ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 2
1960

Wpływ boru i fosforu na absorpcję i przemieszczanie sacharozy

The influence of boron and phosphorus on the absorption and translocation of sucrose

Z. TURNOWSKA-STARCK

U większości roślin sacharoza stanowi formę transportową cukrów w tkankach sitowych (Loomis 1945, Turkina i Dubinina 1953, Kursanow i in. 1953, Turkina 1954, Kursanow, Wyskiebiencewa 1954, Wanner 1955, Zeigler 1956, Zimmerman 1957, Swanson, El-Shishiny 1958). Przenikanie cukrów przez błony plazmatyczne jest procesem endoergicznym, ściśle uzależnionym od metabolizmu komórek (Phillis, Mason 1937, Weatherley 1954, Harley, Smith 1956, Collander 1957, Pennel Weatherley 1958).

Niektórzy badacze przypuszczają, że cukry przenikają do komórek w postaci estrów z kwasem fosforowym (Dormer, Street 1949, Street, Lowe 1950), lub też przemieszczają się z komórki do komórki w postaci związków heksozofosforanowych (Wanner 1955). Rothstein (1954) wykazał powiązanie procesu fosforylacji z pobieraniem glukozy przez komórki drożdży.

Badania, dotyczące roli fosforu w aktywnym transporcie i przemieszczaniu przez sita, idą głównie w dwóch kierunkach: oznacza się estry sacharozo-fosforowe w roślinach i enzymy powodujące ich syntezę (Albaum 1956, Daudoroff 1943) lub też zawartość różnych estrów cukrowo-fosforowych w wiązkach sitowo-naczyniowych, oraz aktywność fosfataz i fosforylaz w tkankach przewodzących (Kursanow, Wyskiebiencewa 1954, Bauer 1953, Kursanow, Turkina 1954, Sheil i in. 1953). U wielu roślin wspomniane enzymy są w tych tkankach bardzo aktywne, co nie przesądza jednak sprawy bezpośredniego udziału fosforu w przemieszczaniu cukrów w sitach lub w ich aktywnym przenikaniu w innych tkankach.

Säid (1948) podkreśla pewien związek pomiędzy stopniem zaopatrzenia roślin w fosfor i absorpcją sacharozy. W jego doświadczeniach absorpcja była nieznaczna w przypadku deficytu fosforu. ^{32}P przemieszczał się w większym stopniu, gdy go wprowadzano przez liście wraz z sacharozą (doświadczenia Barrier i Loomis 1957).

Wszystkie przytoczone badania nie rozstrzygają jednak roli fosforu w procesie przemieszczania cukrów.

W ostatnich latach coraz większą uwagę zwraca się na wpływ boru na te procesy.

Węglowodany tworzą z łatwością związki kompleksowe z kwasem bornym oraz z kwasem arylborowym (Zittle 1951, Calvin, Kressman 1957, Torssell 1956). Dotychczas jednak nie wyizolowano z roślin żadnego związku zawierającego bor, pomimo prób podejmowanych w tym kierunku (Winfield 1945a). Może to być wynikiem dużej labilności opisywanych związków.

Biorąc pod uwagę powyżej opisane własności boru, zbadane w doświadczeniach in vitro, i fakt gromadzenia cukrów w liściach (Johnston, Doore 1929, Scripture i in. 1945, White-Stevens 1938, Jakowlewa 1955, Odhnoff 1957, Neals 1959) oraz obniżenie ich zawartości w korzeniach w przypadku deficytu boru (White-Stevens 1938, Oren 1945, Wayne i in. 1956), wpływ boru na przemieszczanie wydaje się bardzo prawdopodobny. Liczni badacze przypuszczają, że bor odgrywa w tym procesie zasadniczą rolę (Gauch, Dugger 1953, 1954, Sisler i in. 1956, Szkolnik i in. 1958). Gauch i Dugger stwierdzili znacznie większą radioaktywność poszczególnych organów w przypadku wprowadzenia do roślin sacharozy wraz z borem, w porównaniu z roślinami, którym dostarczono samą sacharozę. Wspomniani badacze sądzą, że bor wpływa bądź na przemieszczanie cukrów w sitach, bądź też na aktywne przenikanie (active transport) poprzez błony plazmatyczne.

Żadna z tych prac nie daje jednak pełnego wyjaśnienia roli boru w tych procesach.

O możliwości wpływu boru na przemieszczanie cukrów świadczą też pośrednio i inne prace (Mitchell i in. 1953, Spurr 1957, Dugger 1957).

Skok (1957a, b, 1958) bardzo krytycznie odnosi się do wspomnianych wyżej teorii; we własnych doświadczeniach nie potwierdził wpływu boru na przemieszczanie cukrów radioaktywnych. Przypuszcza on (podobnie jak szereg innych autorów — Odhnoff 1957, Torssell 1956), że bor wpływa raczej na proces wzrostu. Zdaniem Skoka zahamowanie prze-

mieszczenia, w przypadku deficytu borowego, do wierzchołków wzrostu, może być wynikiem osłabienia aktywności najmłodszych komórek, które są ważnymi akceptorami węglowodanów.

Inni autorzy tłumaczą zahamowanie odpływu asymilatów z liści wykazujących deficyt boru, nekrotycznymi zmianami w tkankach przewodzących, a głównie we floemie.

Znacznie mniejsza ilość prac poświęcona jest badaniom wpływu boru na przepuszczalność protoplazmy lub też na aktywny transport.

O'Kelley (1957) wykazał nieznaczny wzrost absorpcji cukrów pod wpływem boru (doświadczenia prowadzono na ziarnach pyłku). Nelson i Gorham (1957) stwierdzili zwiększone przenikanie radioaktywnej glukozy do liści soi, jeżeli do roztworu dodano H_3BO_3. Turnowska-Starck (1959) badała wpływ tego mikroelementu na absorpcję sacharozy przez epidermę cebuli. Nie stwierdzono tam jednak wyraźnego wpływu boru na przenikanie cukru do komórek.

Jak wynika z powyższego przeglądu literatury, zagadnienie wpływu boru na powyższe procesy nie jest dostatecznie wyjaśnione i wymaga dalszych, szczegółowych badań. Są one tematem niniejszej pracy.

METODYKA DOŚWIADCZEŃ

Doświadczenia prowadzono w ciągu trzech lat (1956, 1957, 1958) na odciętych liściach fasoli odmiany „Saxa", pochodzących z tego samego piętra, w jednakowym stadium rozwojowym roślin. Liście te charakteryzowały się najcieńszą kutikulą, co wykazały doświadczenia Niewęgłowskiej prowadzone w Zakładzie Fizjologii Roślin SGGW. Był to zawsze pierwszy trójdzielny liść, który nie zakończył wprawdzie wzrostu, jednak osiągnął niemal swe końcowe rozmiary.

W pierwszym roku doświadczeń fasola rosła na poletkach, natomiast w następnych latach — w kulturach wodnych. Nasiona zaprawiano 0,1% sublimatem w ciągu trzech minut i wysiewano na szalkach Petriego, umieszczonych w termostacie, w temperaturze 25—28°C. Po kilku dniach kiełkujące nasiona przenoszono do kiełkowników z wodą wodociągową, a następnie do szklanych słojów ze szkła bezborowego o pojemności około 1 litra na pożywkę o następującym składzie:

na 1 wazon (4 rośliny), czyli 0,7 litra wody:

NH_4NO_3	—	0,4 g
$CaCl_2 \cdot 6H_2O$	—	0,1 g
K_2SO_4	—	0,25 g
$MgSO_4 \cdot 7H_2O$	—	0,25 g
$Ca(H_2PO_4)_2 \cdot H_2O$		0,2 g
NaCl		0,1 g

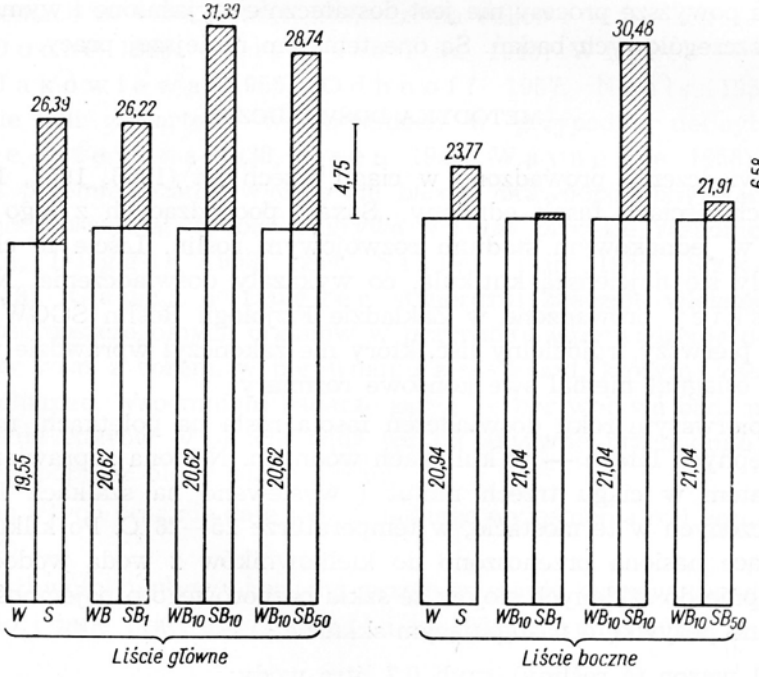
mikroelementy:

Zn	0,05 mg	jako $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$
Cu	0,1 mg	jako $CuSO_4 \cdot 5H_2O$
Mn	0,25 mg	jako $MnSO_4 \cdot 4H_2O$
Mo	0,01 mg	jako $(NH_4)_6MoO_{24} \cdot 4H_2O$
Fe		jako cytrynian w ilości 10 mg

Zależnie od celu doświadczenia niektóre serie roślin hodowano na pożywkach ze zróżnicowaną dawką boru lub fosforu.

Część liści, po odcięciu od roślin, analizowano na zawartość węglowodanów, a pozostałe przetrzymywano w ciemności w ciągu 36 godzin w termostacie o temperaturze 26—28°C, w celu obniżenia poziomu węglowodanów. W tym czasie liście były zanurzone ogonkami w wodzie destylowanej. Po głodzeniu pobierano drugą kontrolną próbkę do analizy na zawartość węglowodanów.

W doświadczeniach prowadzonych w 1956 roku jeden z bocznych liści złożonego liścia fasoli odcinano, gdyż miał on stanowić kontrolę zawartości



Ryc. 1. Wpływ różnych dawek boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów. Doświadczenie I/1956. Rośliny z pola. Zawartość węglowodanów w mg cukrów prostych na 1 g świeżej masy. (Część zakreskowana — wzrost zawartości cukrów)

cukrów w stosunku do pozostałego liścia bocznego. Ponieważ jednak te odcięte liście więdły (pomimo umieszczenia w wilgotnej atmosferze), we

wszystkich przytoczonych wynikach nie brano ich pod uwagę. Środkowy listek złożonego trójdzielnego liścia * fasoli zanurzano na 10 godzin do 10% roztworu sacharozy, a towarzyszący mu liść boczny zabezpieczano przed utratą turgoru. W tych warunkach liście przetrzymywano w ciemności w temperaturze 26—28°C. Po tym czasie liść główny wyjmowano z roztworu, płukano trzykrotnie wodą destylowaną i utrwalano w 80% alkoholu etylowym. Tak samo utrwalano i analizowano liść boczny, natomiast ogonków, w pierwszym roku doświadczeń, nie analizowano.

W większości przypadków doświadczenia prowadzono w czterech powtórzeniach.

W następnych latach zmieniono nieco metodykę doświadczeń. Do każdej próbki brano nie jeden, lecz 4 liście, co w większym stopniu pozwalało wyeliminować wahania w zawartości cukrów między poszczególnymi powtórzeniami badanych kombinacji. Zaniechano też odrywania jednego z bocznych listków. Blaszkę liścia głównego zanurzano w roztworze sacharozy lub w wodzie, w naczyniach z pleksiglasu o pojemności około 0,4 litra, po 8 liści w każdym naczyniu. Wszystkie naczynia umieszczono w termostacie w wilgotnej atmosferze. Część ogonka odcinano przed doświadczeniem, bezpośrednio przed zanurzeniem liści. Wodę używaną do przygotowania odpowiednich roztworów przewietrzano w ciągu 30 minut. Po ekspozycji liście płukano trzykrotnie wodą destylowaną i następnie część ich utrwalano we wrzącym 80% etanolu, a w pozostałych — oznaczano suchą masę. W obu przypadkach liście dzielono na trzy części: 1) liście główne, 2) liście boczne, 3) ogonki.

W doświadczeniach w 1958 roku suchą masę oznaczano w tych samych liściach co węglowodany. W tym celu, po ekspozycji, każdy liść dzielono na połówki przecinając je wzdłuż żyłki głównej. W jednych połówkach oznaczano suchą masę oraz zawartość boru lub fosforu, natomiast pozostałe utrwalano w etanolu i oznaczano w nich węglowodany, po odparowaniu etanolu w łaźni wodnej. Do takiego podziału liści upoważniły nas wstępne doświadczenia, w których wykazano niemal identyczną zawartość węglowodanów w obu połówkach liścia (różnice nie przekraczały 5%). Analizowane liście rozcierano przy pomocy szklanego homogenizatora (Bojarkin 1955), po czym poddawano hydrolizie 2% HCl w ciągu trzech godzin w temperaturze 100°C. Po zobojętnieniu roztworu do pH = 7, oznaczano sumę węglowodanów metodą Fujita Akiji, Danzo Iwatake (1931). W niektórych doświadczeniach w roku 1958 oznaczano również cukry proste i sacharozę (po hydrolizie inwertazą z drożdży). Bor oznaczano w suchej masie po spopieleniu w 450°C metodą kur-

* W dalszym ciągu ta część liścia fasoli nazywana jest liściem głównym.

kuminową (Dible, Berger, Truog 1954). Fosfor oznaczano po spaleniu na mokro metodą kolorymetryczną (Fiske, Subbarow 1925).

CZĘŚĆ DOŚWIADCZALNA

Doświadczenia wstępne

Wstępne doświadczenia przeprowadzono na odciętych liściach fasoli rosnącej na żyznej glebie bielicowej. Rośliny wysiano 13.VIII, a zebrano do doświadczeń 18.IX. Po 36 godzinach przetrzymywania liści w ciemności umieszczono je w następujących roztworach na 10 godzin w ciągu nocy:

Woda	W
Woda + 10 mg B/1 jako H_3BO_3	WB_{10}
10% sacharoza	S
10% sacharoza + 1 mg B/1 jako H_3BO_3	SB_1
„ 10 „ „ „	SB_{10}
„ 50 „ „ „	SB_{50}

Doświadczenie przeprowadzono w 4 powtórzeniach. Zawartość węglowodanów w liściach przed i po głodzeniu (średnie z 2 powtórzeń) przytoczono w tabeli 1. W czasie głodzenia zawartość węglowodanów maleje.

Tabela 1

Zawartość węglowodanów w liściach fasoli przed i po głodzeniu (w mg cukrów prostych na 1 g świeżej masy)

	Przed głodzeniem	Po głodzeniu
Liść główny	31,85	18,69
Liść boczny	33,62	20,97

Po głodzeniu stwierdzono jeszcze pewne ilości skrobi (przy pomocy próby Sachsa), co jest dowodem, że liście brane do doświadczeń nie wykazywały skrajnego głodu węglowodanowego. Zawartość węglowodanów w liściach różnych kombinacji po 10 godz. zanurzenia w opisanych roztworach ilustruje ryc. 1.

Przyrost cukrów w liściach głównych był dość znaczny we wszystkich kombinacjach. Dodatek boru do sacharozy spowodował większe przenikanie cukrów do liści głównych w porównaniu z kombinacją S tylko przy dawce 10 mg boru na litr, co jest statystycznie udowodnione przy $P = 0{,}05$. Pozostałe różnice leżą w granicach błędu doświadczenia. Przedział ufności w tym doświadczeniu jest duży, gdyż zarówno zawartość węglowodanów w poszczególnych liściach, jak i ilość cukrów pobranych z roztworów wahała się w szerokich granicach. Wyraźniej uwidacznia się wpływ dodatku boru na wzrost zawartości węglowodanów w liściach bocznych, będący

wynikiem przemieszczania cukrów. W kombinacji SB_{10} udowodniono statystycznie (nawet przy $P = 0{,}01$) przemieszczanie cukrów do liści bocznych. Pozostałe różnice leżą w granicach błędu.

Z powyższego doświadczenia wynika wniosek, na którym oparto się w dalszych doświadczeniach, że z tych trzech zastosowanych dawek boru optymalną okazała się — 10 mg boru na litr. Dlatego też najczęściej tę ilość dodawano w dalszych doświadczeniach.

W roku 1956 przeprowadzono również doświadczenia nad wpływem fosforanu sodu na absorpcję i przemieszczanie sacharozy. Rośliny przygotowano analogicznie jak w doświadczeniu poprzednim. Nasiona wysiewano 13.IX, a doświadczenie przeprowadzono 6.X, w godzinach dziennych. Liście głodzono 48 godzin. Wyniki ilustruje tabela 2.

Tabela 2

Zawartość węglowodanów w liściach fasoli (w mg cukrów prostych na 1 g świeżej masy)

Liście	*W*	*S*	*WP*	*SP*	Liście po głodzeniu
Liście główne	14,78	26,47	13,43	25,84	16,53
Liście boczne	15,37	18,77	14,43	21,67	15,46

Przedziały ufności	liście główne	liście boczne
$P = 0{,}05$	1,86	3,29
$P = 0{,}01$	2,89	4,61

Oznaczenia: *WP* = woda + 0,2 g Na_2HPO_4 na 100 ml,
SP = 10 % sacharoza + 0,2 Na_2HPO_4 na 100 ml.

Jak wynika z przytoczonych danych, nie stwierdzono dodatniego wpływu fosforanu ani na absorpcję sacharozy, ani na jej przemieszczenie. Różnice leżą w granicach błędu.

Fasola z kultur wodnych z pełnej pożywki

Doświadczenie 1957 r.

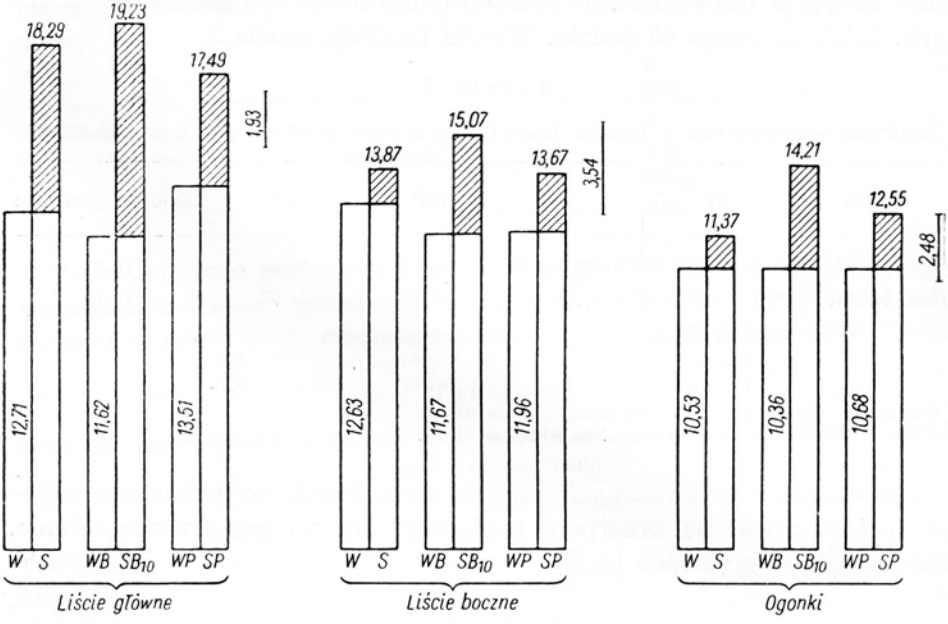
Nasiona wysiano 29.VI.1957 r., 13.V. przesadzano na pełną pożywkę zawierającą 2 mg boru na litr jako H_3BO_3, a liście zebrano do doświadczeń — 25.V. o godz. 19.30. Po 36 godzinach głodzenia doświadczenie założono w godzinach rannych.

Doświadczenie obejmowało następujące kombinacje:

Woda	*W*
Woda + Na_2HPO_4 . 0,4 g na 100 ml	WP_1
Woda + 10 mg boru na litr jako H_3BO_3	WB_{10}
10% sacharoza	*S*
„ „ + 0,4 g Na_2HPO_4 na 100 ml	*SP*
„ „ + 10 mg B na litr jako H_3BO_3	SB_{10}

Blaszki liściowe przed głodzeniem zawierały 32,68 mg węglowodanów na 1 g świeżej masy, natomiast ogonki — 16,09 mg. Zawartość węglowodanów po doświadczeniu ilustruje ryc. 2.

Chociaż przy wprowadzeniu 10 mg boru na litr do roztworu sacharozy, wzrost zawartości węglowodanów w liściu głównym w kombinacji *SB* w porównaniu z odpowiednią kontrolą *(WB)* jest większy od wzrostu ich zawartości w przypadku stosowania samej sacharozy, to jednak różnice leżą w granicach błędu. Przemieszczanie do liści bocznych we wszystkich kombinacjach jest statystycznie nie udowodnione, choć w przypadku stosowania boru jest prawie równe przedziałowi ufności. W ogonkach wy-



Ryc. 2. Wpływ boru i fosforu na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów. Doświadczenie I/1957. Pełna pożywka. Oznaczenia jak na ryc. 1.

kazano przemieszczanie cukrów tylko w kombinacji sacharoza + bor oraz istotną różnicę między kombinacjami *SB* i *S*. Wpływu fosforanu nie stwierdzono w żadnym przypadku.

Z analiz liści na zawartość fosforu wynika, że w kombinacjach *WP* i *SP* w liściach głównych zawartość tego pierwiastka wzrastała z 6,0 mg P na 1 g suchej masy (w kombinacjach kontrolnych) do 11,9 mg na 1 g suchej masy. Nie stwierdzono natomiast przemieszczania fosforu do liści bocznych i ogonków (oznaczanych łącznie). Średnia zawartość fosforu w liściach bocznych i ogonkach na 1 g suchej masy w kombinacjach kontrolnych wynosiła 6,5 mg, a w kombinacjach *SP* — 6,4 mg.

Ponieważ w tych doświadczeniach analizowano wszystkie części liścia, można było przeprowadzić bilans węglowodanów i obliczyć procentowo, ile cukrów przemieściło się w stosunku do zaabsorbowanych. W tym celu obliczono ogólny przyrost zawartości węglowodanów w mg, w całych liściach zanurzonych w sacharozie w porównaniu z liśćmi kontrolnymi — zanurzonymi w wodzie; następnie obliczono, jaki procent cukrów przemieścił się do ogonków i do liści bocznych. W celu porównania zawartości węglowodanów w poszczególnych kombinacjach, a nawet powtórzeniach liści lub ogonków o różnej masie, obliczono (w każdej próbce składającej się z 4 liści) zawartość węglowodanów przypadającą na średnią masę liści głównych, bocznych lub ogonków. Tę średnią masę obliczono biorąc pod uwagę wszystkie powtórzenia i kombinacje. Reprezentuje ona w opisanym doświadczeniu 96 liści. Uzyskane w ten sposób wyniki przedstawione są w tabeli 3.

Tabela 3

Wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów w liściach fasoli (w mg cukrów prostych)

Doświadczenie I/57

Kombinacje	Wzrost zawartości węglowodanów w liściach głównych w mg	Przemieszczanie w mg do			Sumaryczna absorpcja w mg	% przemieszczania do		
		liści bocznych	ogonków	sumarycznie		liści bocznych	ogonków	razem
S	7,14	2,75	0,38	3,13	10,27	26,7	3,7	30,4
SB	9,81	7,61	1,81	9,42	19,23	39,6	9,4	49,0

Przedziały ufności:
dla absorpcji 9,79
dla przemieszczenia 3,17

	Średnia masa liści w próbkach	Średni błąd średniej arytmetycznej	% udział poszczególnych części liści
Liście główne	1.28	0,1	32,2
Liście boczne	2,22	0,15	55,9
Ogonki	0,47	0,05	11,9
			100,0

By ocenić, czy sumaryczne wielkości absorpcji i przemieszczania różnią się pomiędzy sobą w obu kombinacjach, przeprowadzono dodatkowe obliczenia statystyczne. W tym przypadku średnią zawartość węglowodanów w całych liściach (lub w liściach bocznych i ogonku) odejmowano od

poszczególnych liczb obrazujących sumaryczną zawartość węglowodanów w całych liściach (lub liściach bocznych i ogonkach) w kombinacji *S* lub *SB*. Dla uzyskanych w ten sposób liczb, obrazujących sumaryczną absorpcję (lub przemieszczanie), obliczono przedziały ufności. Są one bardzo duże, gdyż przy takim sposobie obliczania nie uwzględnia się zmienności zawartości węglowodanów w kombinacjach kontrolnych.

Z liczb tych wynika, że chociaż statystycznie udowodniono wpływ boru na przemieszczanie tylko w ogonkach ,a w pozostałych częściach liści zaznaczyła się jedynie pewna tendencja tego wpływu, to sumując różnice w zawartości węglowodanów w poszczególnych kombinacjach i różnych częściach liści widzimy wyraźny wpływ tego mikroelementu na oba badane procesy. Z tabeli 3 wynika, że w kombinacji z borem do liści głównych weszła prawie dwukrotnie większa ilość cukrów w porównaniu z kombinacją z samą sacharozą, a przemieściło się 3-krotnie więcej cukrów.

W kombinacji *SB* prawie połowa zaabsorbowanych cukrów (49%) została przemieszczona do liści bocznych i do ogonków, natomiast w kombinacji *S* — nieco mniej (30,4%).

Doświadczenie 1958 r.

Rośliny wysiano 25.V, a na pełną pożywkę (zawierającą 1 mg boru na wazon) przesadzono 9.V. Jak wspomniano w części metodycznej, w 1958 r. z tych samych liści pobierano połówki na oznaczanie suchej masy i węglowodanów. Ponadto w doświadczeniach stosowano sacharozę dodatkowo

Tabela 4

Zawartość węglowodanów w liściach fasoli przed i po głodzeniu
(w mg cukrów na 1 g świeżej masy)
(średnie z 4 powtórzeń)

Część rośliny	Przed głodzeniem	Po 36 godzinach głodzenia			
		cukry proste	dwucukry	skrobia	suma
Liście główne	50,82	2,76	0,81	12,27	15,84
Liście boczne	46,67	2,54	0,55	11,09	14,18
Ogonki	34,85	3,01	1,01	8,01	12,03

oczyszczoną (przekrystalizowaną z alkoholu). Jej zanieczyszczenie borem wynosiło tylko 3,9 μg na 1 g sacharozy.

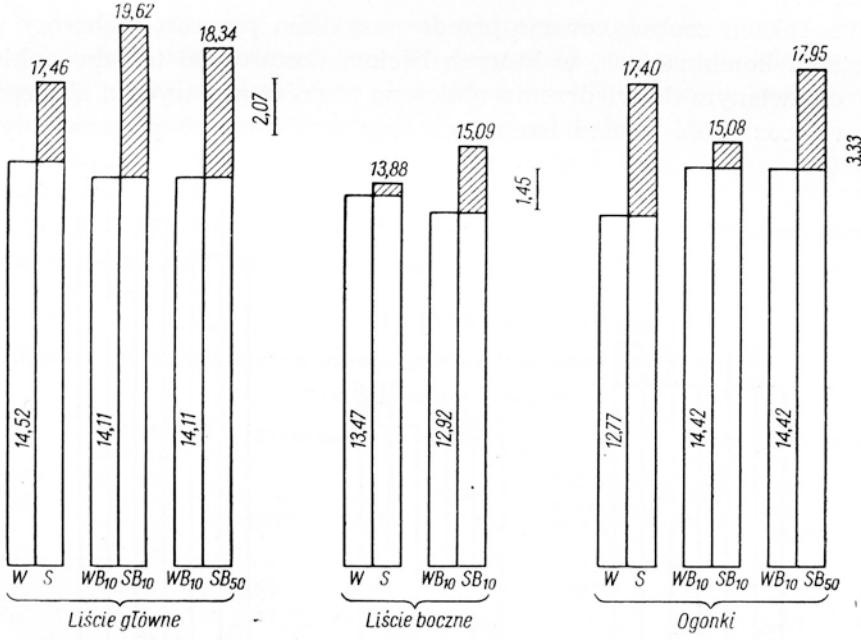
W doświadczeniu tym oznaczano poszczególne formy węglowodanów (monosacharydy, sacharozę i polisacharydy). Wyniki dotyczące zawartości węglowodanów, przed i po ekspozacji w ciemności, zestawiono w tabeli 4.

Doświadczenie założono 24.V w godzinach rannych. Zawartość węglo-

wodanów po doświadczeniu ilustruje rys. 3. Jak widać również i w tym przypadku bor wywiera wpływ na wzrost zawartości węglowodanów w liściu głównym, szczególnie przy dawce 10 mg B/1, co jest potwierdzeniem wyników z doświadczenia z 1956 r.

Przemieszczanie do liści bocznych stwierdzono tylko w kombinacji z dodatkiem 10 mg B/1, co udowodniono nawet przy $P = 0{,}01$, natomiast w ogonkach w tej kombinacji zaobserwowano bardzo nieznaczny wzrost zawartości węglowodanów w przeciwieństwie do kombinacji *S*, a nawet SB_{50}. Przemieszczanie do ogonków udowodniono tylko w kombinacji *S*.

Analizując zawartość poszczególnych form węglowodanów stwierdzono zasługujący na uwagę fakt bardzo małej zawartości cukrów prostych



Ryc. 3. Wpływ różnych dawek boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów. Doświadczenie I/1958. Pełna pożywka. Oznaczenie jak na ryc. 1.

i sacharozy oraz dużą ilość polisacharydów w kombinacjach kontrolnych. Wprowadzona do liści głównych sacharoza nawet po dziesięciu godzinach pozostaje prawie całkowicie w stanie niezmienionym. Sumaryczny wzrost zawartości węglowodanów tylko nieznacznie przewyższa wartość samej sacharozy. W liściu głównym stwierdzono pewien wzrost ilości cukrów prostych, szczególnie w kombinacji *SB*.

W liściach bocznych nie stwierdzono różnic w zawartości cukrów prostych, ani też w ilości sacharozy, natomiast w kombinacji *SB* wykazano wzrost zawartości polisacharydów.

Tabe

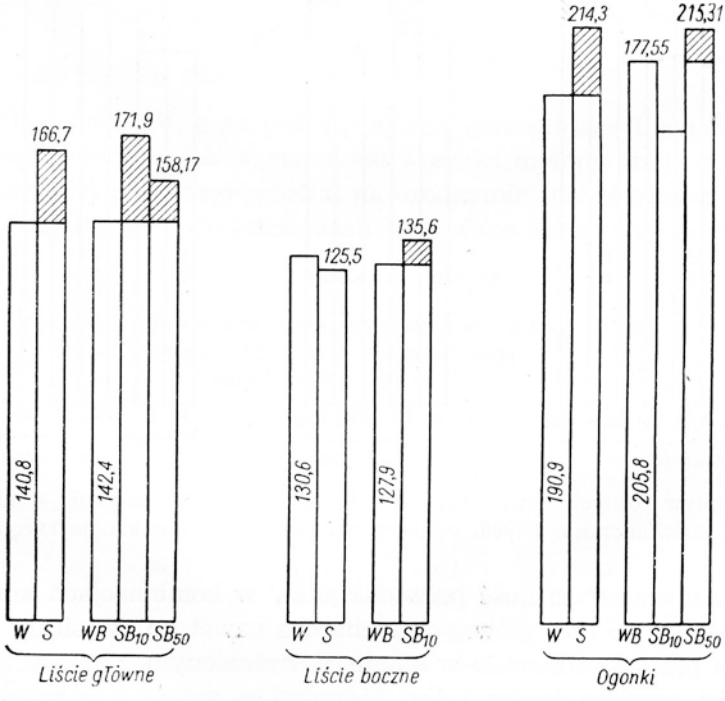
Zawartość poszczególnych form węglowodanów w odciętych liś

Doświad

	Liście główne					Przedział ufności 0,05
	W	*S*	WB_{10}	SB_{10}	SB_{50}	
Cukry proste	2,63	3,18	2,35	3,67	3,26	0.65
Dwucukry	0.73	4,48	0,97	5,56	4,32	1,38
Polisacharydy	11,16	9,80	10,79	10,39	10,76	$F_t > F_e$
Suma węglowod.	14,52	17,46	14,11	19,62	18,34	2,07

W ogonkach zaobserwowano przede wszystkim przyrost sacharozy we wszystkich kombinacjach, w których liściom dostarczano ten dwucukier.

W omawianym doświadczeniu obliczono również sumaryczną absorpcję cukrów oraz ilość przemieszczonych węglowodanów w poszczególnych



Ryc. 4. Wpływ różnych dawek boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów. Doświadczenie I/1958. Pełna pożywka. Zawartość węglowodanów w mg cukrów prostych na 1 g suchej masy. Pozostałe oznaczenia jak na ryc. 1.

kombinacjach wyrażoną w procentach absorpcji. Sumaryczna absorpcja jest i tym razem większa w kombinacji sacharoza plus bor (tabela 6).

la 5

ciach fasoli (w mg na 1 g świeżej masy) Rośliny z pełnej pożywki

czenie I/58

Liście boczne				Przedział ufności 0.05	Ogonki					Przedział ufności 0,05
W	*S*	WB_{10}	SB_{10}		*W*	*S*	WB_{10}	SB_{10}	SB_{50}	
2,42	2,37	2,17	2,25	$F_t > F_e$	2,37	3,28	2,78	2,42	3,04	$F_t > F_e$
0,75	1,27	0,46	1,03	0,74	1,91	3,45	1,16	2,30	2,67	0,56
10,32	10,24	10,29	11,81	1,46	8,49	10,65	10,48	10,34	12,24	2,68
13,47	13,88	12,92	15,09	1,45	12,77	17,40	14,42	15,08	17,95	3,33

Wykazano wyraźny wpływ boru na przemieszczanie cukrów do liści bocznych oraz stwierdzono duże ich nagromadzenie w ogonkach w kombinacji *S* i bardzo nieznaczne w kombinacji *SB*. Procent przemieszczonych cukrów jest w obu przypadkach niemal jednakowy.

Tabela 7 ilustruje zawartość suchej masy i boru w poszczególnych częściach liści z różnych kombinacji.

Procentowa zawartość suchej masy jest większa w liściach zanurzonych w sacharozie lub w sacharozie z borem w porównaniu z kombina-

Tabela 6

Wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów w odciętych liściach fasoli (w mg cukrów prostych)

Kombinacje	Wzrost zawartości węglowod. w liściach głównych w mg	Przemieszczanie w mg			Sumaryczna absorpcja w mg	% przemieszczania		
		do liści bocznych	do ogonków	sumaryczne		do liści bocznych	do ogonków	razem
S	2,90	0,64	1,48	2,12	5,02	12,7	29,4	42,1
SB_{10}	5,40	3,25	0,21	3,46	8,86	36,6	2,4	39,0

Przedziały ufności:
dla absorpcji 3,42
dla przemieszczenia $F_t > F_e$

Część liścia	Średnia masa liści w próbkach	% udział poszczególnych części liści
Liście główne	0,981	34,5
Liście boczne	1,549	54,3
Ogonki	0,321	11,2

cjami kontrolnymi, czego nie usprawiedliwia ilość zaabsorbowanych cukrów. Stąd można wysunąć wniosek, że w badanych liściach zmienia się nie zawartość suchej masy, lecz uwodnienie liści. W roztworze sacharozy

Tabe

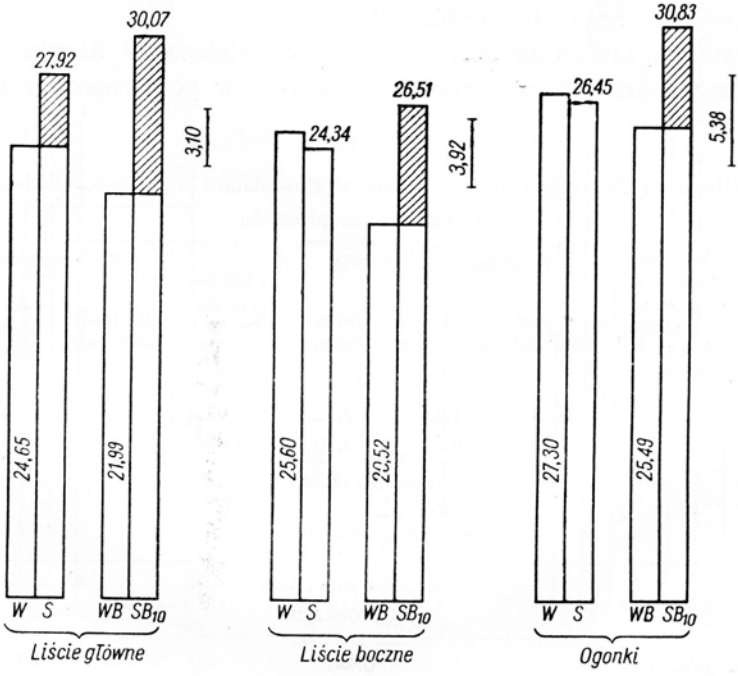
Zawartość boru i suchej masy w odciętych liś

	Liście główne					Przedział ufności
	W	*WB*	*S*	SB_{10}	SB_{50}	
Procenty suchej masy	10,09	9,91	10,39	11,48	11,68	0,43* 0,59**
Bor w μg na 1 g s. m.	62,3	85,6	75,8	94,6	181,0	22,91* 31,68**

* Przy poziomie ufności $P = 0,05$
** Przy poziomie ufności $P = 0,01$

woda może być odciągana z tkanek, co może odbić się nie tylko na procentowej zawartości suchej masy liści głównych, lecz również w pewnym stopniu — liści bocznych i ogonków.

Ponieważ stwierdzono zmiany w procentowej zawartości suchej masy w liściach kombinacji *S* i *SB*, obliczenia zawartości węglowodanów na



Ryc. 5. Wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów. Doświadczenie III/1958. Deficyt boru. Oznaczenia jak na ryc. 1.

suchą masę obciążone są dodatkowym błędem, wynikającym z wprowadzenia nowego, zmiennego parametru, jakim jest w danym przypadku względna zawartość suchej masy. Sucha masa zmienia się między innymi

l a 7

ciach fasoli zaniurzanych w różnych roztworach

Liście boczne					Przedział ufności	Ogonki					Przedział ufności
W	*WB*	*S*	SB_{10}	SB_{50}		*W*	*WB*	*S*	WB_{10}	WB_{50}	
10,31	10,13	10,89	11,07	11,44	0,68* 0,94**	6,75	6,95	8,14	8,48	8,38	0,94* 1,30**
63,3	66,5	71,1	75,3	70,5	$F_t > F_e$	53,0	54,8	45,9	51,6	52,2	$F_t > F_e$

na skutek wprowadzenia do liści cukrów, czyli jest uzależniona od badanego czynnika. Dla porównania jednak w jednym doświadczeniu przytoczono dane, w których zawartość węglowodanów przeliczono na 1 g suchej masy (ryc. 4). Przy takim sposobie przedstawiania wyników prawidłowości są takie same, tylko różnice pomiędzy kombinacjami bardziej zacierają się, ponieważ węglowodany w kombinacjach *S* i *SB* przeliczone są na większą suchą masę.

Z zestawienia zawartości boru (wyrażonego w mg na 1 g suchej masy) wynika, że duże ilości tego pierwiastka zostały zaabsorbowane przez liść. Wielkość absorpcji boru jest uzależniona od jego stężenia w roztworze. Przytoczone liczby wskazują na brak przemieszczania boru do innych części liścia (różnice leżą w granicach błędu), nawet w przypadku gdy zawartość boru w liściu głównym wzrosła trzykrotnie.

FASOLA WYKAZUJĄCA OBJAWY GŁODU BOROWEGO

Doświadczenia 1957.

Nasiona wysiano 29.IV, a na pożywkę pozbawioną boru przesadzono 13.V. Po 7 dniach zaobserwowano pierwsze objawy głodu borowego na korzeniach i wierzchołkach pędu. Młody, rozwijający się pierwszy, trójdzielny liść był kruchy, a jego blaszka zaczęła się wyginać ku dołowi. 23.V dodano po 0,1 mg boru na wazon (czyli na 4 rośliny) w postaci H_3BO_3, by nie dopuścić do śmierci całych roślin. Po kilku dniach w większości wazonów rozwinęły się trójdzielne liście, choć powierzchnia ich była przeszło dwukrotnie mniejsza od liści roślin dostatecznie zaopatrzonych w bor. Liście i ogonki pozostały jednak nadal kruche, o nienormalnym zabarwieniu. W wielu wazonach, w których w czasie głodu pozamierały stożki wzrostu, po dodaniu boru rośliny rozwinęły pąki w pachwinach liści. Takich roślin nie brano do dalszych doświadczeń.

Liście do doświadczenia ścięto 1.VI i po 36 godzinach głodzenia zanurzano w różnych roztworach w godzinach dziennych. Materiał był

Tabe

Zawartość boru i węglowodanów w odciętych liściach fasoli (bor w μg

Doświadcze

	Liście główne				Przedział ufności 0,05
	W	*WB*	*B*	*SB*	
Węglowodany po ekspozycji	19,55	18,86	37,47	38,05	7,82
Bor (średnie z 2 oznacz.)	24,5	95,8	85,1	139,2	—
Węglowodany przed głodzeniem		38,18			
Po 36 godz. głodzenia		21,61			

bardzo niejednorodny zarówno pod względem wielkości liści, jak również stopnia deficytu borowego (co wynika z analiz na zawartość boru w poszczególnych liściach). Poziom węglowodanów w poszczególnych liściach był również niejednakowy.

Wyjściową zawartość węglowodanów przed i po głodzeniu oraz ilość węglowodanów i boru po doświadczeniu obrazuje tabela 8. Z przytoczonych liczb widać wyraźnie, że liście były ubogie w bor. Normalnie odżywione liście fasoli zawierają 60,80 mg boru na 1 g suchej masy. Porównując ilości węglowodanów w kombinacjach *S* i *SB* z wynikami z poprzednich doświadczeń należy stwierdzić znacznie większy wzrost ich zawartości w liściach głównych, przy czym obie kombinacje nie różnią się między sobą pod tym względem (w granicach błędu doświadczenia). Bor tylko nieznacznie wpłynął na przemieszczenie zarówno do ogonków, jak i do liści bocznych.

Nieco wyraźniej zaznacza się wpływ boru na przemieszczanie i absorpcję po przeliczeniu tych wyników na wartości bezwzględne (tabela 9). W kombinacji *SB* do liści bocznych przemieściło się 39% cukrów zaabsorbowanych, a do ogonków (które stanowią 16% masy całych liści) około 10%, co w sumie wynosi 49%. W kombinacji *S* sumaryczne przemieszczanie stanowi około 38%. Różnica ta jest spowodowana mniejszym przemieszczaniem do liści bocznych.

W roku 1957 powtórzono jeszcze raz doświadczenie z fasolą, która na początku wegetacji dostała 0,1 mg B/1. Rośliny hodowano w szklarni w październiku. Zewnętrznych objawów braku boru nie stwierdzono. Liście wszystkich roślin były cienkie i przypominały liście etiolowane, łatwo więdły po odcięciu od rośliny. Zawartość węglowodanów przed głodzeniem była przeszło dwukrotnie niższa od zawartości w liściach pochodzących z roślin wysiewanych latem. Wynosiła ona około 14 mg na 1 g świeżej masy. W doświadczeniach tych nie stwierdzono wpływu boru ani na absorpcję, ani na przemieszczanie. Ponieważ jednak liście te były

la 8

na 1 g suchej masy, węglowodany — w mg cukrów prostych na 1 g św. m.)

nie II/57

Liście boczne				Przedział ufności 0,05	Ogonki				Przedział ufności 0,05
W	*WB*	*S*	*SB*		*W*	*WB*	*S*	*SB*	
18,86	17,82	23,82	26,79	8,31	15,15	13,51	20,98	21,04	5,36
33,3	25,3	41,4	39,9	—	36,2	23,0	27,5	54,2	—
	36,04					21,14			
	—					15,13			

nieporównywalne z roślinami używanymi w poprzednich doświadczeniach, uzyskanych wyników nie brano pod uwagę.

Doświadczenie 1958 r.

Nasiona wysiano 6.V, siewki przesadzono na pożywkę bez boru — 17.V. Po 5 dniach zaobserwowano nieznaczne sztywnienie najmłodszego, trójdzielnego listka i wierzchołka pędu. Pierwsza para liści wykazywała dużą kruchość. Jeszcze wyraźniejsze objawy deficytu boru obserwowano po 6 dniach na korzeniach i wówczas dodano roślinom po 0,1 mg B na wazon. Już po kilku dniach wytworzyły się nowe korzonki oraz nastąpił szybki

Tabela 9

Wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów w odciętych liściach fasoli z deficytem borowym

Kombinacje	Wzrost zawartości węglowod. w liściu głównym w mg	Przemieszczanie w mg			Sumaryczna absorpcja w mg	% przemieszczania		
		do liści bocznych	do ogonków	sumaryczna		do liści bocznych	do ogonków	razem
S	10,22	4,76	1,69	6,45	16,67	28,5	10,1	38,1
SB_{10}	10,94	8,43	2,18	10,61	21,55	39,1	10,1	49,1

Przedziały ufności:
dla absorpcji $F_t > F_e$
dla przemieszczania $F_t > F_e$

Części liścia	Średnia masa liści w próbkach w g	% udział poszczególnych części liścia
Liście główne	0,57	31,7
Liście boczne	0,94	52,2
Ogonki	0,29	16,1

Tabe

Zawartość boru, suchej masy i węglowodanów przed gło
Doświad

	Liście główne				Przedział ufności
	W	*WB*	*S*	*SB*	
Procent suchej masy	9,36	9,31	10,09	10,07	$F_t > F_e$
µg boru na 1 g s. masy	39,86	68,01	40,57	67,55	10,39 *
					14,57 **
Węglowodany przed głodz.			35,81		

* Przy poziomie ufności $P = 0,05$
** Przy poziomie ufności $P = 0,01$

Tabe

Zawartość poszczególnych form węglowodorów w odciętych liściach
Doświad

	Liście główne				Przedział ufności 0,05
	W	*S*	WB_{10}	SB_{50}	
Cukry proste	9,48	9,58	8,63	10,82	1,43
Dwucukry	1,69	4,36	1,04	5,75	1,13
Polisacharydy	13,48	13,98	12,32	13,50	3,45
Suma węglowodanów	24,65	27,92	21,99	30,07	3,10

wzrost trójdzielnych liści. Liście do doświadczeń zebrano 2 czerwca i po 36 godzinach głodzenia założono doświadczenie w godzinach dziennych.

W tabeli 10 zestawiono zawartość węglowodanów przed głodzeniem, procent suchej masy oraz zawartość boru w poszczególnych kombinacjach.

Z analiz na zawartość boru wynika, że liście miały wyraźnie obniżoną zawartość tego mikroelementu, jednak nie w takim stopniu, jak w doświadczeniu poprzednim. Wykazano też dużą absorpcję boru przez liście zarówno w kombinacji *WB*, jak i *SB*. Nie stwierdzono natomiast przemieszczania boru do liści bocznych w żadnej kombinacji, do ogonków zaś bor przemieszczał się w niewielkiej ilości i to zarówno w kombinacji *S*, jak i *SB* (przemieszczanie boru w kombinacji *S* świadczy o tym, że nawet z roztworu oczyszczonej sacharozy rośliny pobrały pewną ilość tego mikroelementu). Nie należy jednak zapominać, że oznaczenia boru w ogonkach obciążone są największym błędem analitycznym ze względu na ich bardzo małą masę (35—40 mg suchej masy).

Wyniki analiz na zawartość węglowodanów ilustruje ryc. 5. Widać tu wszędzie nieznaczny wpływ boru zarówno na wzrost zawartości węglowodanów w liściach głównych, jak i na przemieszczanie.

Przyrost cukrów w liściach głównych stwierdzono w obu kombina-

la 10

dzeniem w odciętych liściach fasoli z deficytem boru
czenie III/58

Liście boczne				Przedział ufności	Ogonki				Przedział ufności
W	*WB*	*S*	*SB*		*W*	*WB*	*S*	*SB*	
9,59	9,74	9,92	10,01	$F_t > F_e$	8,26	8,43	8,66	8,81	$F_t > F_e$
37,70	36,24	39,11	35,32	$F_t > F_e$	33,86	34,80	41,94	42,18	6,45
		37,86					23,69		

la 11

fasoli (w mg na 1 g świeżej masy). Rośliny z deficytem borowym
czenie III/58

Liście boczne				Przedział ufności 0,05	Ogonki				Przedział ufności 0,05
W	*S*	WB_{10}	SB_{10}		*W*	*S*	WB_{10}	SB_{10}	
9,67	9,41	7,95	10,50	1,81	9,54	9,17	8,96	10,61	3,80
1,72	1,32	1,02	1,76	0,84	2,86	3,82	2,48	4,58	1,07
15,21	13,61	11,55	14,25	3,45	14,90	13,46	14,05	15,64	$F_t > F_e$
25,60	24,34	20,52	26,51	3,92	27,30	26,45	25,49	30,83	5,38

cjach doświadczalnych. Różnice pomiędzy nimi leżą co prawda w granicach błędów, jednak tendencja przejawia się ta sama co w doświadczeniach poprzednich. Prawie we wszystkich przypadkach wykazano mniejszą ilość węglowodanów, w kombinacjach *WB*; szczególnie jaskrawo uwidoczniło się to w liściach bocznych, gdzie różnice pomiędzy *WB* i *W* są statystycznie udowodnione.

W liściach zanurzonych w sacharozie nie stwierdzono przemieszczenia do liści bocznych, natomiast w kombinacji *SB* jest ono udowodnione nawet przy $P = 0{,}01$. W ogonkach przemieszczanie wykazano również tylko w kombinacji z borem. W tym doświadczeniu w liściach zaobserwowano znacznie większą zawartość węglowodanów, będącą wynikiem głównie większej ilości cukrów prostych, w porównaniu z zawartością w liściach normalnie zaopatrzonych w bor (tabela 11).

Po zanurzeniu liści głównych do sacharozy, podobnie jak w poprzednim doświadczeniu, wzrasta głównie zawartość tego dwucukru. W liściach bocznych poszczególnych kombinacji stwierdzono mniej więcej jednakową ilość sacharozy, natomiast w ogonkach — wyraźny wzrost, co najlepiej uwidacznia się w kombinacji sacharoza plus bor.

W kombinacji *SB* wykazano wzrost zawartości monosacharydów w po-

równaniu z odpowiednią kontrolą, zarówno w liściach głównych, jak i bocznych.

Zawartość polisacharydów w liściach głównych i ogonkach jest we wszystkich kombinacjach niemal jednakowa, natomiast w liściach bocznych stwierdzono obniżoną ilość w kombinacji *WB* w porównaniu z *W*.

W tabeli 12 przedstawiono sumaryczną absorpcję sacharozy oraz cha-

Tabela 12

Wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów
Liście z deficytem borowym
Doświadczenie III/58

Kombinacje	Wzrost zawartości węglowod. w liściach główn. w mg	Przemieszczanie w mg			Sumaryczna absorpcja w mg	% przemieszczania		
		do liści bocznych	do ogonków	sumarycznie		do liści bocznych	do ogonków	razem
S	3,20	0,0	0,0	0,0	3,20	0,0	0,0	0,0
SB_{10}	7,92	9,34	2,14	11,48	19,40	40,82	11,0	51,82

Przedziały ufności:
dla absorpcji 5,7
dla przemieszczania 5,3

Część liścia	Średnia masa liści w próbkach w g	% udział poszczególnych części liści
Liście główne	0,98	33,4
Liście boczne	1,56	53,0
Ogonki	0,40	13,6

rakter przemieszczania węglowodanów z liścia głównego do innych części. Jak wynika z przytoczonych danych, dodatek boru do sacharozy powoduje bardzo znaczny wzrost sumarycznej absorpcji, podobnie jak w doświadczeniach poprzednich (tabela 3, 6, 9), oraz wzrost przemieszczania. W tym przypadku również mniej więcej połowa całej ilości wprowadzonych cukrów przemieściła się do liści bocznych i ogonków. W kombinacji *S* nie stwierdzono wzrostu zawartości węglowodanów w żadnej części liścia.

ZESTAWIENIE WYNIKÓW DOŚWIADCZEŃ DOTYCZĄCYCH WPŁYWU BORU NA ABSORPCJĘ I PRZEMIESZCZANIE SACHAROZY

We wszystkich doświadczeniach stwierdzono mniej lub bardziej wyraźny wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów. Nie wszędzie jednak różnice pomiędzy kombinacjami przekraczały przedział

ufności. Dlatego też obliczono przedziały ufności dla sumarycznej absorpcji i przemieszczania, łącznie dla poszczególnych lat 1957, 1958 (tabela 13).

Tabela 13

Wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie węglowodanów

Charakterystyka doświadczeń	Sumaryczna absolutna			Sumaryczne przemieszczanie		
	S	*SB*	Prz. uf.	*S*	*SB*	Prz. uf.
Poż. pełna dośw. I/57, II/58	7,67	14,12	6,17	2,42	6,14	3,66
Deficyt B skrajny głód dośw. II/57	16,67	21,55	$F_t > F_e$	6,45	10,61	$F_t > F_e$
Początkowe objawy głodu dośw. III/58	3,20	19,40	5,70	0,0	11,49	

Z przytoczonych liczb wynika, że zarówno u roślin normalnie zaopatrzonych w bor, jak i przy nieznacznym jego deficycie, dodatek tego mikroelementu wpływa wyraźnie zarówno na absorpcję, jak i na przemieszczanie węglowodanów. Jedynie w przypadku skrajnego głodu borowego nie stwierdzono takiej zależności.

W tabeli 14 przedstawiono dane liczbowe obrazujące wyniki wszystkich doświadczeń (łącznie z rokiem 1956). Liczby przedstawiono w procentach w stosunku do zawartości węglowodanów liści głównych w kombinacji *W* (woda), które przyjęto za 100%.

Zestawienie to (str. 240—241) wykazuje wyraźnie te same prawidłowości co w tabeli 13.

DOŚWIADCZENIA Z FASOLĄ NIEDOSTATECZNIE ZAOPATRZONĄ W FOSFOR

Przeprowadzono serię doświadczeń z liśćmi niedostatecznie zaopatrzonymi w fosfor (rośliny hodowano na pożywce, w której CaH_2PO_4 zastąpiono równoważną ilością $CaCl_2$. Nasiona wysiano 16.V.1957 r., a na pożywkę bez fosforu przesadzono 25.V. Liście do doświadczeń zebrano 10.VI. Rośliny wykazywały nieznaczne zahamowanie wzrostu, o 3—4 dni później rozwinęły pierwszy trójdzielny liść w porównaniu z roślinami kontrolnymi, a liście różniły się zabarwieniem.

W poszczególnych kombinacjach doświadczalnych liście główne zanurzano w następujących roztworach:

Woda	*W*
Woda + 0,4 g Na_2HPO_4 na 100 mg	*WP*
10% sacharoza	*S*
10% sacharoza + 0,4 g Na_2HPO_4 na 100 ml	*SP*

Tabe

Wpływ boru na absorpcję i

		Woda (*W*)		
		liście główne	liście boczne	ogonki
Pełna pożywka	Zawartość węglowodanów w procentach	100	100,5	85,6
	Wzrost zawartości węglowodanów w procentach	—	—	—
	Sumaryczna absorpcja w procentach	—	—	—
Deficyt boru	Zawartość węglowodanów w procentach	100	100,6	96,0
	Wzrost zawartości węglowodanów w procentach	—	—	—
	Sumaryczna absorpcja w procentach	—	—	—

Tabe

Wpływ fosforanu sodu na absorpcję i transport sacharozy

	Liście główne				Przedział ufności
	W	*WP*	*S*	*SP*	
1957 4 powtórzenia	22,66	20,87	23,26	21,85	$F_t > F_e$
1958 3 powtórzenia	23,82	—	30,69	—	$F_t > F_e$

Węglowodany wyrażono w mg cukrów prostych na 1 g świeżej masy.

Wyniki oznaczeń węglowodanów przedstawiono w tabeli 15. W żadnej kombinacji nie stwierdzono absorpcji sacharozy, a w konsekwencji nie obserwowano przemieszczania. Wykonano analizy na zawartość fosforu w liściach analogicznie zanurzanych do roztworu, według podanego wyżej schematu, i również nie stwierdzono przenikania fosforanów do liści. Zawartość fosforu wynosiła 2,66 mg P na 1 g suchej masy.

Dla sprawdzenia uzyskanych wyników doświadczenia powtórzono w 1958 roku. Wysiew — 24.V na pożywkę bez fosforu, przesadzono 9.V wprowadzając tylko kombinacje *W* i *S* — w tym przypadku nie stwierdzono absorpcji sacharozy (tabela 15). Należy jednak zaznaczyć, że błąd tego doświadczenia jest bardzo duży (mała ilość kombinacji i tylko trzy powtórzenia).

W roku 1958 przeprowadzono ponadto doświadczenia na liściach z obniżoną zawartością fosforu (4 rośliny otrzymały 30 mg P). Nasiona

la 14

przemieszczanie węglowodanów

Woda + bor *(WB)*			Sacharoza *(S)*			Sacharoza + bor *(SB)*		
liście główne	liście boczne	ogonki	liście główne	liście boczne	ogonki	liście główne	liście boczne	ogonki
99,1	97,5	91,0	133,7	110,3	105,6	150,1	129,6	107,6
—	—	—	33,7	9,8	20,0	50,1	32,1	16,6
—	—	—	63,5			98,8		
92,4	86,7	88,2	147,9	109,0	107,3	154,1	120,6	117,3
—	—	—	47,9	8,4	11,3	54,1	33,9	29,1
—	—	—	67,6			117,1		

la 15

w odciętych liściach fasoli wykazujących deficyt fosforu

Liście boczne				Przedział ufności	Ogonki				Przedział ufności
W	*WP*	*S*	*SP*		*W*	*WP*	*S*	*SP*	
21,15	18,44	19,69	17,79	$F_t > F_e$	25,56	18,55	20,71	18,44	1,7
25,72	—	27,09	—	$F_t > F_e$	25,71	—	28,81	—	$F_t > F_e$

wysiano 30.IV, a na pożywkę przesadzono 14,V. Liście do doświadczeń zebrano 25.V i po 36 godzinach ciemności zanurzono je w takich samych roztworach, jak w poprzednim doświadczeniu w 1957 r., a także wprowadzono 2 nowe kombinacje ze zwiększoną dawką fosforanów:

Woda + 0,8 g Na_2HPO_4	na 100 ml	WP_2
10% sacharoza + 0,8 g Na_2HPO_4	na 100 ml	SP_2

Odczyny roztworów były następujące: 1) pH = 8,55, 2) pH = 8,45.

Wyniki zestawiono w tabeli 16, z której wynika, że wzrost zawartości cukrów w liściach głównych jest znikomy. W żadnej kombinacji nie stwierdzono przemieszczania do liści bocznych. Tylko w kombinacji SP_2 wykazano istotny wzrost zawartości cukru w ogonkach w porównaniu z kontrolą. Pozostałe różnice leżą w granicach błędu doświadczenia.

Tabela 16

Wpływ fosforanu sodu na absorpcję i transport sacharozy w odciętych liściach fasoli (mała dawka fosforu).

	W	WP_1	WP_2	S	SP_1	SP_2	Przedział ufności
Liść główny	25,92	25,32	26,48	30,48	26,54	29,65	4,24
Liść boczny	25,69	24,99	27,82	27,31	24,96	28,72	$F_t > F_e$
Ogonek	21,61	20,48	21,98	22,86	21,91	24,31	1,89

DYSKUSJA

W badaniach dotyczących przemieszczania węglowodanów, duże trudności nastręcza wprowadzanie cukrów do tkanek. W niniejszej pracy zanurzano liść fasoli do hipotonicznego roztworu sacharozy o wartości osmotycznej ok. 6,5 atm. Metoda ta pozwala oznaczać, oprócz przemieszczania węglowodanów, również absorpcję sacharozy. Podstawową jej wadą jest obniżenie intensywności oddychania liści zanurzonych — o 25 do 35% (Wasilewska, 1959), w porównaniu z liśćmi oddychającymi w warunkach normalnych. Mogło to w pewnym stopniu osłabić aktywne przemieszczanie cukrów, gdyż proces absorpcji związków organicznych uzależniony jest od warunków tlenowych (Phillis, Mason 1937, Kursanowi in. 1948, Brown 1952, Weatherley 1955, Burr, Hartt 1957, Pennell, Weatherley 1958).

Wszystkie doświadczenia prowadzone w ciemności, co pozwoliło wyeliminować proces fotosyntezy, a najprawdopodobniej nie wpłynęło decydująco na przemieszczanie węglowodanów. Nelson, Gorham (1957) wykazał nawet intensywniejsze przemieszczanie cukrów w ciemności niż na świetle.

WPŁYW BORU NA ABSORPCJĘ I PRZEMIESZCZENIE SACHAROZY

Wyjaśnienie fizjologicznej roli boru jest niezmiernie trudne, ponieważ wpływa on na szereg reakcji chemicznych i procesów fizjologicznych (Szkolnik 1950, Gauch, Dugger 1954, Majewski 1956, Skok 1958, Winfield 1945b). W niniejszej pracy w większości doświadczeń dodatek boru do roztworu sacharozy zwiększał wyraźnie absorpcję. Prawidłowość tę stwierdzono zarówno u roślin normalnie zaopatrzonych w bor, jak i u wykazujących nieznaczny jego deficyt.

W doświadczeniu prowadzonym na liściach z widocznym deficytem borowym (doświadczenie II/57) bor w bardzo niewielkim stopniu zwięk-

szył absorpcję. W tym doświadczeniu obserwowano natomiast prawie dwukrotnie większą absorpcję cukrów w liściach głównych zanurzonych zarówno w sacharozie, jak i w sacharozie z borem, czego nie obserwowano w żadnym innym doświadczeniu. Można przypuszczać, że w komórkach tych liści nastąpiły jakieś zmiany w strukturze protoplazmy prowadzące prawdopodobnie do wzrostu jej przepuszczalności.

W większości doświadczeń — zarówno w liściach z nieznacznym deficytem boru, jak i normalnie zaopatrzonych w ten składnik — bor powodował wzmożony odpływ węglowodanów do liści bocznych i ogonków. W niektórych przypadkach różnice pomiędzy kombinacjami „sacharoza plus bor" i „sacharoza" pozostały jednak w granicach błędu.

W doświadczeniu II/57 (liście wykazujące skrajny głód boru) przemieszczanie odbywało się tylko do ogonków, natomiast w liściach bocznych stwierdzono zaledwie nieznaczny wzrost zawartości cukrów. W tym przypadku nie udowodniono statystycznie wpływu boru na przemieszczanie. Osłabienie wędrówki cukrów w powyższym doświadczeniu mogło być wynikiem częściowej nekrozy tkanek przewodzących (jeden z charakterystycznych objawów braku boru). W tej sytuacji nawet dodanie boru do sacharozy tylko nieznacznie wpłynęło na przemieszczanie cukrów.

Na uwagę zasługuje fakt, że w większości doświadczeń obserwowano bardzo małe przemieszczenie cukrów do liści bocznych i ogonków w kombinacjach z samą sacharozą (wzrost zawartości cukrów leży najczęściej w granicach błędu). Szczególnie jaskrawo zaznaczyło się to zahamowanie wędrówki wprowadzonych cukrów w doświadczeniu z 1958 r. na liściach z deficytem borowym (ryc. 5), gdzie nie stwierdzono żadnego przemieszczania ani do ogonków, ani do liści bocznych (należy przypomnieć, że w tym doświadczeniu stosowano dokładnie oczyszczoną sacharozę).

Na ogół w kombinacjach „sacharoza plus bor" około połowy wprowadzonych do liści głównych cukrów przemieszczało się do innych części liści. Natomiast w kombinacjach z samą sacharozą procent ten wahał się od 0 do 32%, zależnie od stopnia zaopatrzenia roślin w bor. Wynika z tego, że wahania w przemieszczaniu cukrów w kombinacjach z samą sacharozą są znacznie większe i bardziej uzależnione od ilości boru w roślinie. Należy przypuszczać, że bor modyfikuje w pewnym stopniu natężenie odpływu cukrów wprowadzonych z zewnątrz.

Doświadczenia prowadzono na izolowanych, wykształconych liściach fasoli. Ich aktywność wzrostowa najprawdopodobniej była bardzo mała. Tym nie mniej obserwowano tu wpływ boru zarówno na absorpcję, jak

i na przemieszczanie węglowodanów, co sugeruje możliwość bardziej bezpośredniego wpływu boru na badane procesy, niezależnie od procesu wzrostu, jak to sugeruje Skok.

Niestety i ta praca nie daje odpowiedzi, na czym polega ten wpływ. Przytoczone wyniki wskazują jedynie na niezmiernie małe prawdopodobieństwo przemieszczania cukrów w postaci kompleksów cukrowo-borowych. Przeciwko tej hipotezie świadczy mała ruchliwość boru zaabsorbowanego w dużych ilościach przez liść główny, przy jednoczesnym przemieszczaniu cukrów do liści bocznych i ogonków. Zwiększona ilość boru w liściu głównym nie dowodzi jednak, że pierwiastek ten przedostał się do wnętrza komórek, a nie zatrzymał się np. w mikrokapilarach błon komórkowych.

Na dowód, że cukry przedostały się do tkanek liści, można przytoczyć doświadczenia Wasilewskiej (1959), w których stwierdzono wzrost intensywności oddychania liści uprzednio zanurzonych w roztworze sacharozy oraz ich przemieszczanie.

WPŁYW FOSFORANÓW NA ABSORPCJĘ I PRZEMIESZCZANIE SACHAROZY

W przedstawionych w niniejszej pracy doświadczeniach nie wykazano wpływu fosforanów ani na absorpcję, ani na przemieszczanie sacharozy. W przypadku roślin z deficytem fosforowym nie obserwowano przenikania cukrów do liści w żadnej kombinacji. Być może uzależnione to jest od anatomo-morfologicznej budowy liści ubogich w fosfor. W tej serii doświadczeń nie stwierdzono też przenikania fosforanów do komórek.

W przypadku liści dobrze zaopatrzonych w fosfor, stwierdzono absorpcję zarówno cukrów, jak i fosforanów, pomimo, że pH roztworów było stosunkowo wysokie. (Z pracy Tukeya 1955 wynika, że fosforany są absorbowane w większych ilościach przy niskim pH). Nie stwierdzono jednak różnic między kombinacjami.

STRESZCZENIE WYNIKÓW

Przeprowadzono badania dotyczące wpływu boru i fosforu na absorpcję i przemieszczanie sacharozy w odciętych liściach fasoli.

W celu wprowadzenia cukrów do liści część środkową trójdzielnego liścia fasoli zanurzano na okres 10 godzin w roztworze: sacharozy, sacharozy z dodatkiem boru (jako H_3BO_3) lub z dodatkiem Na_2HPO_4.

Intensywność przemieszczania oznaczano na podstawie wzrostu zawartości węglowodanów w liściach bocznych i ogonkach w porównaniu z odpowiednią kontrolą; doświadczenia prowadzono w ciemności.

Przeprowadzane badania wskazują, że:

1. Dodanie Na_2HPO_4 nie wpłynęło ani na absorpcję, ani na przemieszczanie sacharozy.

2. Dodanie boru do roztworu sacharozy zwiększało znacznie jej absorpcję i w mniejszym stopniu wpływało na przemieszczanie cukrów do innych części liścia.

3. Obserwowany wpływ boru na te procesy może świadczyć o bezpośrednim jego udziale w przemieszczaniu cukrów przez sita albo w aktywnym transporcie cukrów poprzez protoplazmę lub też w jakimś innym procesie.

4. W kombinacjach, w których liście zanurzano w roztworze samej sacharozy, obserwowano bardzo nieznaczne przemieszczanie cukrów zarówno do liści bocznych, jak i ogonków. Prawidłowość ta wystąpiła najwyraźniej w doświadczeniu z liśćmi wykazującymi deficyt boru.

5. Potwierdzono znany w literaturze wpływ stopnia zaopatrzenia roślin w bor na ilościowy skład poszczególnych węglowodanów (gromadzenie węglowodanów w liściach z deficytem boru).

Pani prof. dr H. Birecki ej składam serdeczne podziękowanie za pomoc i cenne wskazówki udzielane mi w czasie wykonywania niniejszej pracy.

Zakład Fizjologii Roślin SGGW
w Warszawie

(Wpłynęło dn. 15.12.1959 r.)

SUMMARY

The investigation concerns the influence of boron and phosphorus on the absorption and translocation of sucrose in detached leaves of bean plants.

The terminal leaflet of trifoliate bean leaves was immersed into a 10% solution of sucrose or 10% solution of sucrose with 10 p.p.m. of boron (as boric acid), or a solution of sucrose with sodium phosphate (Na_2HPO_4). 10 hours later the leaves were divided into three parts: terminal leaflets, lateral leaflets, petiols.

In all these parts carbohydrates were determined after hydrolisis by 2% HCl. In some samples the monosaccharides, sucrose as well as polysaccharides were also determined.

All the experiments show that phosphates influence neither the absorption nor the translocation of sugars.

The sugar absorption increased in the present of boron in the solution in which the leaflets were immersed. In these cases an increase in the translocation especially to the latteral leaflets was observed.

The content of boron in all the parts of the leaves was determined. It was stated that the terminal leaflets absorbed a remarkable amount of boron from the solution.

At the same time the boron content in the other parts of the leaves remained on the previous level. Thus there is little probability that the sugar moves in sive tubes in the form of sugar-borate compounds.

LITERATURA

Albaum H. G., 1956, Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. IX, 155—176, Ruhland.
Barrier G. R., Loomis W. E., 1957, Plant Physiology 30: 225—231.
Bauer L., 1953, Planta, 42: 367—451.
Bojarkin A. N., 1955, Fizjołogija rastienij 2: 298—302.
Brown R., 1952, Internat. Review of Cytology 1, Ac. press Inc. New Jork, 107—118.
Burr G. O., Hartt H. W. i in., 1957, Annual Review of Plant Physiology 8: 275—308.
Calvin C., Kressman T. R. E., 1957, Ion exchangers in organic and biochemistry, Interscience Publishers.
Collander R., 1957, Annual Review of Plant Physiol. 8: 335—348.
Daudoroff M., 1943, J. Biol. Chem. 151, 351.
Dible W. T., Truog E., Berger K. C., 1954, Anal. chem. 26: 418—421.
Dormer K. J., Street H. E., 1949, Annals of Bot. 13: 199—217.
Dugger W. M. Jr., Humphreys J. E., Calhoun B., 1957, Plant Physiol., 32: 364—370.
Fujita Akiji, Danzo Iwatake, 1931, Biochem. Zeitschrift 242: 43—60.
Fiske C. H., Subba Row Y., 1925, J. Biol. Chem. 66: 375.
Gauch H. G., Dugger W. M., 1953, Plant Physiol. 28: 457—466.
Gauch H. G., Dugger W. M., 1954, The physiological action of boron in higher plants. A review and interpretation, Bull. Maryland Univ. Agr. Expt. Sta., Bul. A, 80, (Tech.).
Harley J. L., Smith D. S., 1956, Annals of Bot. 20: 513—543.
Jakowlewa W. W., 1955, Sbornik statiej „O pitanii rastienij", 174—185, Sielchozgiz, Moskwa.
Johnston E. S., Doore W. H., 1929, Plant Physiology, 4; 31—62.
Kursanow A. L., Kriukowa N. N., Siebienko D. S., 1948, Biochimija, 13: 456—465.
Kursanow A. L., Turkina M. W., Dubinowa J. M., 1958, DAN SSSR, 95: 1115.
Kursanow A. L., Wyskiebiencewa J. J., 1954, Fizjołogija rastienij 1: 156—163.
Loomis W. E., 1945, Science 101: 398—400.
Majewski F., 1956, Postępy nauk rolniczych 38: 47—62.
Mitchell J. W., Dugger W. M., Gauch H. G., 1953, Science 118: 354—355.
Neals T. F., 1959, Nature 183, 483.
Nelson C. D., Gorham R., 1957, Can. J. Bot. 35: 339—347.
Odhnoff C., 1957, Physiologia Plantarum 10: 984—1000.
O'Kelley J. C., 1957, Am. Journ. of Bot. 44: 239—244.
Oren R., Gum, Drown H. D., Durrell R. C., 1945, Plant Physiology 20: 267—275.
Pennell G. A., Weatherley P. E., 1958, New Phytologist 57: 326—339.
Phillis E., Mason T. G., 1937, Annals of Bot. 1: 231—237.
Rothstein A., 1954, Symposia Soc. Expt. Biol. 8: 165—202.
Säid H., 1948, Nature, 162, 496.
Scripture P. N., Mc Harque J. S., 1945, Journ. Amer. Soc. Agron. 37: 360—364.
Sheil M., Mc Gregor Street M. E., 1953, Annals of Bot. 17: 385—397.

Sisler E. G., Dugger Jr. W. M., Gauch H. G., 1956, Plant Physiology 31: 11—17.
Skok J., 1957 a, Plant Physiol. 32: 308—312.
Skok J., 1957 b, Plant Physiol. 32: 648—658.
Skok J., 1957 c, The role of boron in the plant cell, Trace elements, Academic press. New York, London, 227—243.
Spurr A. R., 1957, Science 126: 78—80.
Street W. E., Lowe J. S., 1950, Annals of Bot. 14: 307—329.
Swanson C. A., El-Shishiny E. D. H., 1958, Plant Physiology 33: 33—37.
Szkolnik M. J., 1950, Znaczenije mikroelemientow w żizni rastienij i ziemledielii, Moskwa-Leningrad.
Szkolnik M. J., Abduraszikow S. A., 1958, Fizjołogija rasienij 5: 393—399.
Torssell K., 1956, Physiologia Plantarum 9: 652—664.
Tukey S. H., 1958, Efectiveness of foliar absorption of plant nutrients. Nuclear radiation in food and agriculture, 157—167. D. Von Nostrand Comp.
Turkina M. W., Dubinina J. M., 1953, DAN SSSR 95: 199—202.
Turkina M. W., 1954, Biochimija 19: 357—363.
Turnowska-Starck Z., 1959, Acta Soc. bot. Pol., 28: 409—424.
Wanner H., 1955, Biological Abstract 29, 24724.
Wasilewska D., 1959, Nieopublikowane. Praca magisterska Zakł. Fizjologii Roślin S.G.G.W.
Wayne J., Mc Ilrath, Palser B., 1956, Bot. Gaz. 118: 43—52.
Weatherley P. E., 1954, New Phytologist 53: 204—216.
Weatherley P. E., 1955, New Phytologist 54: 13—28.
White-Stevens R. H., 1938, Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 36: 537—543.
Winfield M. E., 1945, Austral. J. exp. Biol. 23: 111—117.
Winfield M. E., 1945, Austral. J. exp. Biol. 23: 267—272.
Zeigler H., 1956, Planta 47: 447—500.
Zimmerman M. H., 1957, Plant Physiology 33: 213—217.
Zittle C. A., 1951, Advances in Enzymology 12: 493—527.