ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 4
1960

Wpływ boru na przemieszczenie sacharozy w siewkach fasoli

The influence of boron on the translocation of sucrose in bean seedlings

Z. TURNOWSKA-STARCK

W poprzedniej pracy (Turnowska-Starck 1960) badano wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie sacharozy w odciętych liściach fasoli. Z większości opisanych w niej doświadczeń wynika, że bor wpływa na wielkość absorpcji i przemieszczanie cukrów. Powyższe badania nie wyjaśniły jednak, czy obserwowana zależność wywołana jest bezpośrednim udziałem boru w tych procesach.

W ostatnich latach ukazało się w literaturze kilka prac poświęconych temu zagadnieniu (Gauch, Dugger 1953; Sisler i in. 1956; Dugger i in. 1957). Żadna z nich nie daje jednak jasnej odpowiedzi, w jaki sposób bor wpływa na przemieszczanie cukrów. Skok (1957 a i 1957 b) nie potwierdził wpływu boru na wędrówkę cukrów.

Rozbieżność wyników uzależniona jest między innymi od metodyki badań oraz różnorodności badanych roślin i stopnia ich deficytu borowego.

W cytowanej na wstępie pracy środkowy człon trójdzielnego liścia fasoli zanurzano w roztworze sacharozy lub sacharozy z kwasem bornym, a następnie określano absorpcję i przemieszczanie węglowodanów oraz boru. W wyniku dostarczenia roślinom boru wraz z sacharozą wykazano pewien wzrost intensywności absorpcji i przemieszczania cukrów zarówno u roślin z optymalnej dawki boru, jak i wykazujących nieznaczny deficyt. W niektórych przypadkach nie obserwowano przemieszczania sacharozy, gdy wprowadzano ją bez boru do liści.

Absorpcja boru była dość znaczna. Nie stwierdzono jednak przemieszczania tego mikroelementu ani do liści bocznych, ani do ogonków, co jeszcze raz potwierdza jego małą ruchliwość w tkankach roślin.

Ponieważ poprzednie badania prowadzono na izolowanych liściach, w których przemieszczenie cukrów było bardzo nieznaczne, wyłoniła się

konieczność sprawdzenia uzyskanych wyników na całej roślinie, u której można by obserwować wędrówkę cukrów do organów będących typowymi ich akceptorami. Ponadto chodziło o zbadanie, czy wpływ boru na przemieszczanie sacharozy jest bezpośredni, czy też jest wynikiem oddziaływania na jakiś inny proces fizjologiczny, od którego pośrednio lub bezpośrednio uzależniony jest transport cukrów.

Wielu autorów przypuszcza, że fizjologiczna rola boru polega przede wszystkim na regulowaniu procesu wzrostu (Torssell 1956; Odhnoff 1957; Skok 1957 a, 1957 b; 1958). Istotnie jednym z pierwszych zewnętrznych objawów braku boru jest zahamowanie wzrostu korzeni i wierzchołka pędu. Zahamowanie wzrostu obserwuje się co prawda również przy niedoborze innych składników pokarmowych, ale nigdy reakcja nie następuje tak szybko i wyraźnie.

W niniejszej pracy doświadczenia prowadzono na roślinach w różnym stopniu zaopatrzonych w bor. Starano się jednocześnie prześledzić proces wzrostu i oddychania, by lepiej scharakteryzować badane rośliny.

METODYKA BADAŃ

I. Przygotowanie materiału roślinnego i pomiary wzrostu

Doświadczenia prowadzono (podobnie jak w poprzednich badaniach) na fasoli odmiany „Saxa". Rośliny hodowano w kulturach wodnych, w słojach ze szkła bezborowego. Skład pożywki podano w poprzedniej pracy.

Nasiona wysiano 15.V.1959; siewki możliwie jednakowej wielkości przesadzono 27.V. na pięć różnych pożywek zawierających niejednakową ilość boru, po 4 rośliny na wazon:

0,0 mg B; 0,1 mg B; 0,25 mg B; 0,5 mg B; 2,0 mg B/wazon — jako H_3BO_3

Poza szczegółowymi obserwacjami wyglądu roślin dokonywano codziennych pomiarów wzrostu w godzinach rannych. Przy pomocy podziałki milimetrowej mierzono długość i szerokość obu liści pierwszej pary, długość epikotylu i hipokotylu oraz nowo powstających trójdzielnych liści. Pomiary przeprowadzano codziennie na tych samych 12 roślinach z każdej serii.

II. Biosynteza radioaktywnej sacharozy

Biosyntezę radioaktywnej sacharozy przeprowadzano na liściach kanny (charakteryzujących się dużą zawartością sacharozy) częściowo w oparciu o prace Puttmana i in. (1948, 1952). Biosyntezę przeprowadzano

na świetle dziennym w kamerze zawierającej ok. 3% CO_2 znakowanego węglem radioaktywnym (w ilości 1,5 mC).

Sacharozę oddzielano od innych cukrów metodą chromatografii bibułkowej. W celu uzyskania czystych preparatów, poddawano ją rechromatografii. Po wyeluowaniu sacharozy przygotowywano roztwór znakowanej sacharozy w ten sposób, by w 100 µl znajdowało się jej 5 mg o ogólnej radioaktywności 9 µC (czyli 1 milion impulsów na min., bez uwzględnienia wydajności licznika).

III. Sposób wprowadzenia radioaktywnej sacharozy do rośliny

Roślinom usuwano pierwszą parę liści i przetrzymywano je w ciemności w ciągu 33—34 godz. Po tym okresie poszczególne rośliny umieszczano pojedynczo w słoikach ze szkła bezborowego na świeżo przygotowanej pożywce, lecz pozbawionej boru. Zgodnie bowiem z doświadczeniem Pristupy i Kursanowa (1957) oraz Anisimowa (1959) w przypadku absorpcji soli mineralnych wzmaga się przemieszczanie węglowodanów do korzeni.

Roztwór radioaktywnej sacharozy nakroplono na górną powierzchnię listka głównego (środkowego) pierwszego trójdzielnego wykształconego liścia fasoli.

We wstępnych doświadczeniach z radioaktywną glukozą stwierdzono, że u fasoli radioaktywność poszczególnych organów jest niemal jednakowa bez względu na miejsce naniesienia roztworu (górna czy dolna powierzchnia liścia).

We wszystkich przypadkach nanoszono po 100 µl roztworu sacharozy w ok. 300 punktach, możliwie równomiernie rozmieszczonych na całej powierzchni. Powierzchnia zetknięcia roztworu z liściem wynosiła ok. 2 cm^2, co stanowi 5—10% powierzchni blaszki liścia .

Aby zapobiec spływaniu kropel, liściom nadano pozycję poziomą.

Po naniesieniu roztworu fasolę umieszczono w kamerze z pleksiglasu, w której ustawiono naczynia z NaOH (w celu obniżenia intensywności fotosyntezy).

IV. Utrwalenie materiału roślinnego i oznaczanie radioaktywności

Po 5 lub 10 godz. ekspozycji rośliny dzielono na 7 części:

1) listek główny (środkowy), na który nanoszono radioaktywny roztwór,
2) listki boczne tego samego liścia,
3) drugi trójdzielny liść (blaszka i ogonek),
4) wierzchołek pędu z najmłodszą częścią łodygi,
5) ogonek całego liścia traktowanego,

6) łodyga,
7) korzeń.

Nie oznaczano radioaktywności listka traktowanego sacharozą.

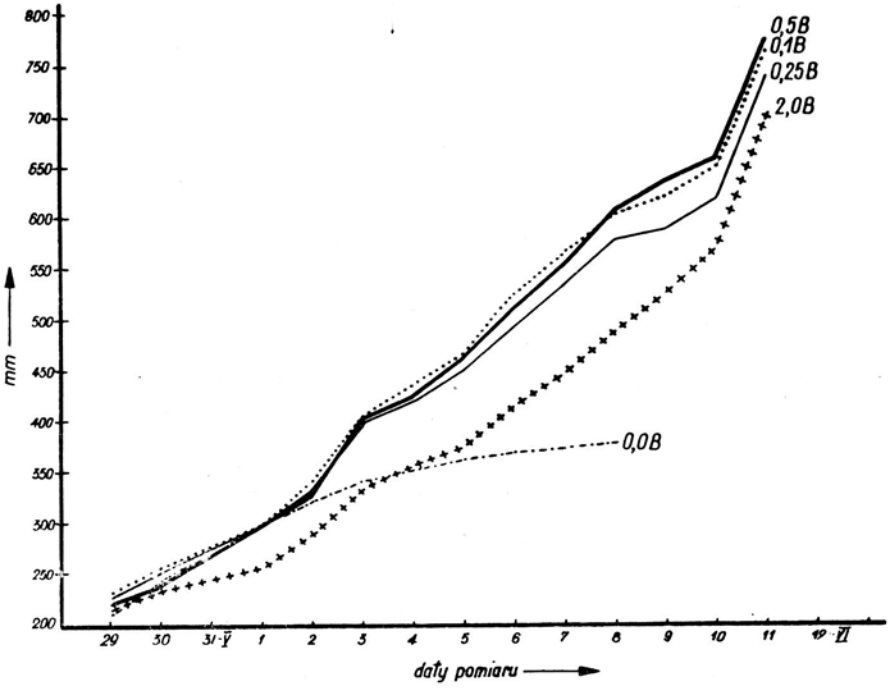
Każdą część zabijano w suchym lodzie i ważono przed oznaczeniem radioaktywności. Próbki rozcierano w homogenizatorach; radioaktywność ogólną oznaczano w 0,2 ml homogennej zawiesiny, osuszonej pod infraczerwoną lampą, zawierającej 1—2 mg s.m., przy pomocy licznika w okienku mikowym grubości 1,1 mg/cm², średnicy 25 mm. Wydajność licznika wynosiła ok. 5% (przy stosowanym kącie bryłowym).

We wszystkich tabelach przytoczono pomiary radioaktywności bez uwzględnienia wydajności licznika.

OMÓWIENIE WYNIKÓW

I. Przebieg wzrostu i oddychania

Pierwsze objawy braku boru zaobserwowano w serii 0,0 mg B, po 6 dniach od chwili wysadzenia roślin na pożywkę. Wyrażały się one zamieraniem końców korzeni i sztywnieniem pierwszej pary liści. Po 7—8



Ryc. 1. Wpływ stopnia zaopatrzenia roślin w bor na przebieg wzrostu fasoli
Influence of different boron supply to plants on the growth of beans

dniach stwierdzono ponadto zamieranie wierzchołków pędu. Rośliny wykształciły tylko pierwszą parę liści, natomiast zawiązki liści trójdzielnych pozasychały. Dlatego też nie brano tej serii roślin do doświadczeń z przemieszczeniem radioaktywnej sacharozy.

U roślin, które otrzymały w pożywce bor (niezależnie od jego dawki), nie obserwowano w tym czasie żadnych różnic ani we wzroście, ani w wyglądzie roślin. Potwierdzają to wyniki codziennych pomiarów poszczególnych części fasoli (ryc. 1). Rzędne obrazują tu sumę wszystkich pomiarów 12 roślin danej serii w mm. W ten sposób wykreślone krzywe pozwalają porównywać szybkość wzrostu (niestety tylko części nadziemnej) zależnie od dawki boru w pożywce.

Zaobserwowano wyraźne zahamowanie wzrostu części nadziemnej roślin serii bezborowej już po 8 dniach od momentu wysadzenia ich na pożywkę. Obserwowano nieco osłabiony wzrost roślin (szczególnie w pierwszych dniach po wysadzeniu) w serii 2,0 mg B/wazon.

Tabela 1

Oddychanie fasoli z pożywek o różnym poziomie boru
Intensywność oddychania (wyrażona w μlO_2) roślin
z pożywki 0,1 mg B/wazon przyjęto za 100%

	Ilość mg B na wazon			
	0,1	0,25	0,5	2,0
Intensywność oddychania (w %)	100	100,4	99,5	102,9

Poza pomiarami wzrostu oznaczano oddychanie liści roślin różnie zaopatrzonych w bor. Pomiar oddychania prowadzono na krążkach z pierwszego trójdzielnego liścia w aparacie Warburga w temp. 28°C, w dniu, w którym badano przemieszczanie radioaktywnych związków (tj. 11.VI.1959). Przed oznaczeniem oddychania, rośliny przebywały 36 godz. w ciemności.

Wyniki tych pomiarów wskazują na brak różnic w intensywności oddychania poszczególnych serii liści (tabela 1).

II. Przemieszczanie radioaktywnego węgla w zależności od stopnia zaopatrzenia roślin w bor

Doświadczenie I. 11.VI.1959. Badano przemieszczanie radioaktywnego węgla, wprowadzonego w postaci sacharozy, po 5 i 10 godz. ekspozycji na roślinach różnie zaopatrzonych w bor. Doświadczenie prze-

prowadzono w szklarni w godz. rannych (godz. 5.00). W czasie doświadczenia temperatura wzrosła od 13 do 19°C.

Aby scharakteryzować pierwszy trójdzielny liść oznaczono suchą masę przed i po okresie ciemności oraz zawartość cukrów rozpuszczalnych (suma monosacharydów + sacharoza) po głodzeniu roślin w ciemności (tabela 2). Niestety materiał przeznaczony do analiz uległ zniszczeniu i dlatego oznaczano cukry w liściach zabitych w suchym lodzie, a następnie suszonych w 105°C. Stąd należy się liczyć z możliwością pewnego błędu oznaczeń cukrów.

Tabela 2

Zawartość cukrów rozpuszczalnych i suchej masy w fasoli przed i po okresie ciemności (średnie z 3 roślin)
Doświadczenie I/59

mg B na wazon	Przed okresem ciemności (sucha masa)						Po 36 godz. ciemności liście trójdzielne			
	Liść trójdz.		Część wierzchołkowa		Korzenie		S. masa		Cukry rozp. w mg	
	w mg	w % św. m.	w mg	w % św. m.	w mg	w % św. m.	w mg	w % św. m.	na 1g św. m.	na 1g s. m.
0,1	224	13,5	66	12,9	206	6,0	156	10,2	5,25	50,09
0,25	216	13,3	47	11,2	177	6,1	170	9,3	3,99	43,58
0,50	194	11,8	50	11,4	194	6,0	170	9,9	3,66	36,90
2,0	222	12,4	70	14,0	180	6,2	174	11,7	5,72	48,50
										Przed. ufn. = 9,3

Jak widać z przytoczonych liczb, zawartości suchej masy (w wartościach bezwzględnych i względnych) nie różniły się w poszczególnych seriach roślin. Podobnie poziom węglowodanów był niemal jednakowy, odbiega tylko seria 0,5 mg B. Liczby przeliczone na 1 g świeżej masy obarczone są większym błędem, gdyż niektóre liście (szczególnie serii 2,0 mg) były zwiędnięte.

Wyniki pomiarów radioaktywności zebrano w tabeli 3. Rozbieżności pomiędzy powtórzeniami w ramach serii były bardzo duże.

Radioaktywność całych roślin po 5 godz. ekspozycji w serii z najniższą dawką boru (0,1 mg B) była mniejsza niż roślin obficiej w niego zaopatrzonych. Różnice te są nieco mniejsze w przeliczeniu na 1 g świeżej masy roślin (ryc. 2).

Największe różnice zaobserwowano po 5 godz. w radioaktywności łodygi, co widać wyraźnie zarówno z liczb bezwzględnych, jak i przeliczonych na jednostkę masy.

Tabela 3

Wpływ zasobności roślin w bor na rozmieszczenie radioaktywnego węgla
(w tys. imp./min i w %)
Doświadczenie I/59

Część rośliny	Radio-aktywność	5 godz. ekspozycji					10 godz. ekspozycji				
		0,1	0,25	0,5	2,0	Przedz. ufn.* P = 0,05	0,1	0,25	0,5	2,0	Przedz. ufn. P = 0,05
		mg B na wazon					mg B na wazon				
Liście boczne	w tys. imp. w %	0,0 0,0	0,75** 2,8	0,29 1,5	0,0 0,0	$F_t > F_e$	0,0 0,0	0,17 0,2	0,08 0,2	0,21 0,4	$F_t > F_e$
Liść mały	w tys. imp. w %	1,30 10,9	0,71 2,5	0,87 4,0	1,83 9,0	$F_t > F_e$	13,58 22,9	10,12 13,5	7,92 15,6	9,37 22,2	$F_t > F_e$
Wierzchołek	w tys. imp. w %	0,27 1,8	0,19 0,7	0,36 1,7	0,32 1,5	$F_t > F_e$	3,90 6,2	1,58 2,2	2,18 4,4	2,11 4,5	$F_t > F_e$
Ogonek	w tys. imp. w %	4,12 37,3	5,73 27,1	6,67 32,3	4,21 20,2	2,01	9,00 14,6	12,96 18,0	8,25 15,6	6,58 15,5	4,67
Łodyga	w tys. imp. w %	5,21 45,7	13,96 57,9	11,25 56,5	13,54 63,1	7,01	21,58 33,8	30,79 41,9	20,08 38,4	17,50 38,5	$F_t > F_e$
Korzeń	w tys. imp. w %	0,58 4,3	2,37 9,0	0,79 4,0	1,42 6,2	$F_t > F_e$	12,62 22,5	18,17 24,2	14,13 25,8	9,12 18,9	$F_t > F_e$
Razem	w tys. imp.	11,48	23,70	20,22	21,32	10,35	60,69	73,78	52,64	44,89	$F_t > F_e$

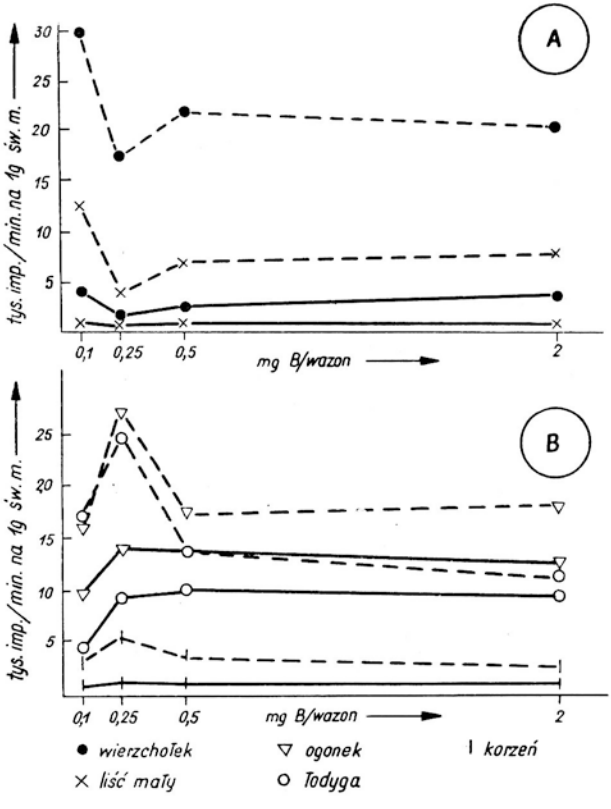
* Obliczeń statystycznych dokonano na podstawie analizy zmienności z zastosowaniem testu Snedecora.

** Radioaktywność poniżej 1 tys. imp./min. odpowiada kilku impulsom na min. oznaczonym w obj. 0,2 ml (na miseczce).

Około połowy C^{14} wykrytego w całej roślinie znajdowało się w łodygach, a 20—30% — w ogonkach (tabela 3).

Łączna radioaktywność łodygi i ogonka wynosiła ponad 80% niezależnie od stopnia zaopatrzenia roślin w bor.

Inny obraz uzyskano po 10 godz. ekspozycji. W tym przypadku różnice pomiędzy seriami zatarły się. Najbardziej odbiega seria 0,25 mg B, przy czym tu nieco inaczej reagują organy powyżej i poniżej liścia traktowanego.



Ryc. 2. Wpływ stopnia zaopatrzenia roślin w bor na rozmieszczenie radioaktywnego węgla w siewkach fasoli. Dośw. I/59. Pomiary w tys. imp./min./1g św. m.

Linia ciągła po 5 godz. ekspozycji; linia przerywana po 10 godz. ekspozycji; *A* — organy nad liściem traktowanym; *B* — organy pod liściem traktowanym

Influence of boron supply on the distribution of radioactive carbon in bean seedlings. Experiment I/59. Measured in thousands of counts per minute per 1 g. of fresh matter

Continuous line — after 5 hours of exposition; Dashed line — after 10 hours of exposition; *A* — organs above treated leaf; *B* — organs below treated leaf

Procentowy udział łodygi we wszystkich seriach jest mniejszy niż przy krótszej ekspozycji i wynosi 35—40%. W łodydze wraz z ogonkiem stwierdzono prawie połowę C^{14} zawartego w całej roślinie (oczywiście oprócz liścia traktowanego sacharozą).

Radioaktywność korzeni, listka małego, a częściowo i wierzchołka pędu znacznie wzrosła w porównaniu z radioaktywnością stwierdzoną po 5 godz. ekspozycji.

Tabela 4

Wpływ stopnia zaopatrzenia roślin w bor
na rozmieszczenie radioaktywności w poszczególnych organach
Doświadczenie I/59

Część rośliny	Radio-aktywność	0,1 mg B/wazon			Średnia z 0,25 / 0,5 mg B/wazon / 2,0		
		po 5 godz.	po 10 godz.	różnica	po 5 godz.	po 10 godz.	różnica
Wierzchołek	w tys. imp.	0,27	3,30	3,63	0,29	1,96	1,67
	w %	2,3	6,8		1,4	3,57	
Liść mały	w tys. imp.	1,30	13,58	12,28	1,14	9,14	8,00
	w %	11,2	21,8		5,3	16,3	
Ogonek	w tys. imp.	4,12	9,00	4,88	5,54	9,26	3,72
	w %	35,9	14,8		25,7	15,8	
Łodyga	w tys. imp.	5,21	21,58	16,37	12,92	22,79	9,87
	w %	45,6	35,8		59,5	39,0	
Korzeń	w tys. imp.	0,58	12,62	12,04	1,53	13,80	12,27
	w %	5,0	20,8		6,8	23,7	
Cała roślina	w tys. imp.	11,48	60,69	49,21	21,75	57,10	35,35
	w %	100,0	100,0		100,0	100,0	

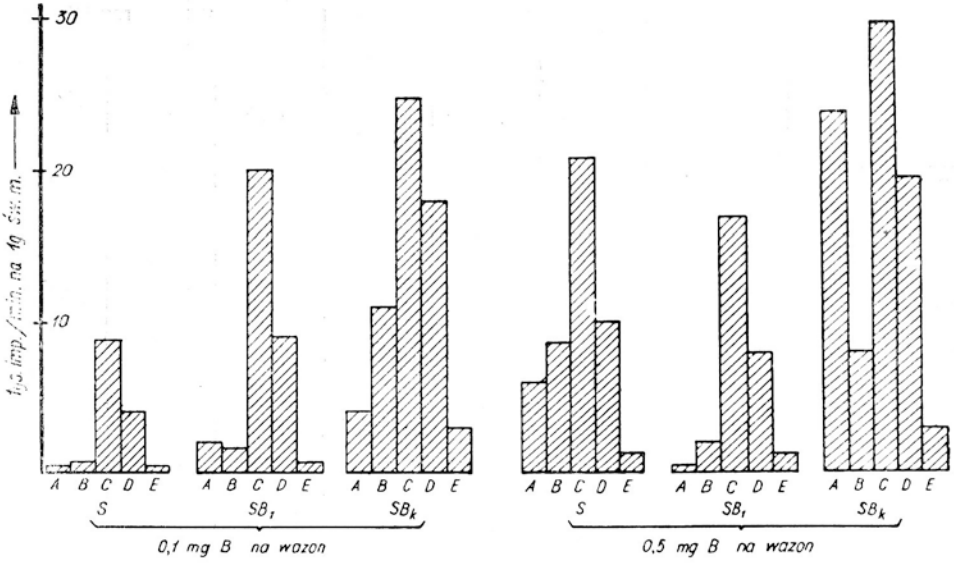
W tabeli 4 porównano wyniki radioaktywności serii 0,1 mg B ze średnią z trzech pozostałych serii. Z takiego zestawienia wynika, że radioaktywność całych roślin po 10 godz. była znacznie większa (prawie wszystkie ponad dwukrotnie), w porównaniu z radioaktywnością po 5 godz. Po krótszym okresie ekspozycji w organach odległych od liścia traktowanego wykryto zaledwie ślady C^{14} i dopiero w ciągu następnych 5 godz. przemieściły się do nich większe ilości radioaktywnych związków.

Nie stwierdzono natomiast takich zależności w ogonku, w którym radioaktywność w ciągu całego doświadczenia wzrastała prawie równomiernie.

III. Wpływ boru na przemieszczanie radioaktywnego węgla

Doświadczenie II. 13.VI.1959. Doświadczenie przeprowadzono na roślinach serii 0,1 mg B i 0,5 mg B. Przed naniesieniem radioaktywnej sacharozy pobrano po 3 próbki z każdej serii do oznaczeń cukrów rozpuszczalnych; oznaczano je w trójdzielnych liściach, analogicznych do tych, które traktowano radioaktywną sacharozą i zabitych w suchym lodzie. Zawartość cukrów rozpuszczalnych w serii 0,1 mg B wynosiła 8,30 mg na 1 g św. masy, a w serii 0,5 mg B — 9,0/mg. Różnica ta leży w granicach błędu.

Część roślin obu serii na 2 godz. przed wprowadzeniem radioaktywnej sacharozy przeniesiono na pożywkę z borem, po 20 ml świeżo przygotowanej pełnej pożywki na jedną roślinę, z dodatkiem H_3BO_3 w ilości 2 mg



Ryc. 3. Wpływ boru na rozmieszczenie ^{14}C w roślinach różnie zaopatrzonych w ten mikroelement. Dośw. II/59. Pomiary w tys. imp./min. 1g św. m.

Influence of boron on the distribution of ^{14}C in plants with different boron supply. Experiment II/59. Measured in thousands of counts per minute per 1 g. of fresh matter

B/1. W ten sposób każda roślina otrzymała w pożywce po 40 μg B. Część pozostałych roślin otrzymała radioaktywną sacharozę w sposób opisany powyżej, a pozostałe — roztwór sacharozy C^{14} z dodatkiem 30μg B na roślinę jako H_3BO_3.

Roślinom, które bor otrzymały w pożywce, naniesiono na liść roztwór radioaktywnej sacharozy.

Doświadczenie składało się zatem z trzech kombinacji:

1) C^{14} — sacharoza — S,
2) C^{14} — sacharoza + B (na liście) — SB_l,
3) C^{14} — sacharoza + B (przez korzenie) — SB_k.

W czasie ekspozycji rośliny kombinacji S i SB_l znajdowały się na pożywce bezborowej. Doświadczenie rozpoczęto wczesnym rankiem (godz. 4), a czas ekspozycji wynosił 5 godz. Temperatura stopniowo wzrastała z 15 do 26°C.

Pomiary radioaktywności ilustruje tabela 5 i ryc. 3. Radioaktywność roślin serii 0,1 mg B była bardzo mała. W całej roślinie stwierdzono zaledwie 9,5 tys. imp. (jest to średnia z 3 roślin, z których w jednej prawie wcale nie wykryto C^{14}).

W wyniku wprowadzenia boru przez liście wraz z sacharozą wzrastała znacznie radioaktywność poszczególnych organów roślin serii 0,1 mg B. Zaznacza się to szczególnie wyraźnie w ogonku i łodydze oraz w znacznie mniejszym stopniu w organach położonych ponad liściem traktowanym oraz w korzeniach.

Wprowadzenie boru przez korzenie w jeszcze większym stopniu wpłynęło na wzrost aktywności poszczególnych części rośliny. W tej kombinacji obserwowano dużą radioaktywność łodygi, korzeni oraz organów położonych powyżej liścia traktowanego C^{14} - sacharozą, czyli różnice pomiędzy kombinacjami S i SB_k zaznaczyły się we wszystkich częściach (oprócz liści bocznych, które we wszystkich doświadczeniach nie były radioaktywne).

W serii roślin 0,5 mg B różnice między kombinacjami były znacznie mniejsze. W kombinacji SB_l wykazano mniejszą radioaktywność wierzchołka i małego listka. Pozostałe różnice leżą w granicach błędu. Kombinacja SB_k wyróżnia się tu też największą radioaktywnością, jednak różnice leżą w granicach błędu.

W tabeli 5 przedstawiono też procentowy udział radioaktywności poszczególnych organów we wszystkich kombinacjach i w obu seriach.

W serii roślin ubogich w bor radioaktywność łodygi i korzeni (łącznie) wynosi w kombinacji S i SB_l około 80% (podobnie jak w doświadczeniu poprzednim po 5 godz.), natomiast w przypadku wprowadzenia B przez korzenie procent ten obniża się do 65%. W serii roślin 0,5 mg B we wszystkich kombinacjach radioaktywność łodygi i ogonka wynosi 60—73%.

U roślin serii 0,1 mg B procentowy udział radioaktywności ogonków w kombinacji S i SB_l jest na ogół duży (ponad 30%), natomiast obniża się bardzo znacznie w przypadku wprowadzenia boru przez korzenie.

Tabela 5

Wpływ boru na rozmieszczenie C^{14} w roślinach różnie zaopatrzonych w bor w tys. imp./min i w %

Doświadczenie II

Część rośliny	Radio-aktywność	0,1 mg B/wazon				0,5 mg B/wazon			
		S	SB_l	SB_k	Przedz. ufn. P = 0,05	*S*	SB_l	SB_k	Przedz. ufn. P = 0,05
Liście boczne	w tys. imp.	0,0	0,0	0,0		0,17	0,21	0,46	
	w %	0,0	0,0	0,0		0,4	2,6	1,0	
Liście małe	w tys. imp.	0,28	0,92	2,58		4,29	0,46	4,51	4,20
	w %	3,2*	5,4	4,5		12,7	0,0	9,0	
Wierzchołek	w tys. imp.	0,33	0,67	4,37	2,74	4,38	0,92	6,20	2,32
	w %	3,6*	2,1	9,3		14,4	7,8	4,0	
Ogonek	w tys. imp.	3,42	10,33	10,12	6,78	8,79	6,87	11,21	5,20
	w %	34,3*	35,3	20,7		24,5	44,6	22,5	
Łodyga	w tys. imp.	3,92	12,92	21,46	9,02	12,83	9,96	25,21	9,02
	w %	41,8*	49,1	44,4		35,7	28,4	46,5	
Korzeń	w tys. imp.	1,54	2,42	9,42	4,70	5,12	4,54	8,54	$F_t > F_e$
	w %	17,1*	8,1	21,1		12,4	16,6	17,0	
Cała roślina	w tys. imp.	9,50	27,26	47,96	8,31	35,58	22,95	49,49	21,49
	w %		100,0	100,0		100,0	100,0	100,0	

* Średnie obliczono tylko z 2 roślin, gdyż trzecia wykazywała znacznie mniejszą radioaktywność.

W tym przypadku wynosi on 21%, czyli jest zbliżony do procentowego udziału radioaktywności ogonków roślin z pożywki 0,5 mg B. Procentowy udział korzeni nie był wszędzie jednakowy i nie wykazywał regularnych zmian.

W kombinacji SB_l i SB_k w serii roślin 0,5 mg B radioaktywność wierzchołków i małych liści jest mniejsza w porównaniu z kombinacją *S*. Nieco inne wyniki uzyskano w serii 0,1 mg B. Tu bowiem w kombinacji SB_k wierzchołek jest bardziej radioaktywny niż w serii SB_l.

Aby stwierdzić, w jakim stopniu na rozmieszczenie związków wpływa masa poszczególnych organów, obliczono ich procentowy udział w masie całych roślin, którą przyjęto za 100%. Dane te ilustruje tabela 6.

Tabela 6

Procentowy udział masy poszczególnych organów
(masę całej rośliny przyjęto za 100%)
(średnie z 9 powtórzeń)
Doświadczenie II/59

Część rośliny	Seria 0,1 mg B	Seria 0,5 mg B
	na wazon	
Liście boczne	12,9	12,2
Liście małe	9,5	8,4
Wierzchołek	5,6	6,0
Ogonek	6,1	6,3
Łodyga	19,3	19,0
Korzeń	46,6	48,1
	100,0	100,0

Korzenie prawie we wszystkich przypadkach stanowiły ok. 50% masy całych roślin (niezależnie od serii), natomiast ich radioaktywność nigdzie nie przekroczyła 32%, a przeciętnie wynosiła 20%. Łodyga stanowiła natomiast 20% masy rośliny, a ogonki nieco powyżej 6%, czyli oba te organy razem reprezentują 26% masy, natomiast ich radioaktywność niejednokrotnie przekracza 80% ogólnej radioaktywności całej rośliny poza liściem traktowanym. A zatem rozmieszczenie radioaktywności nie jest proporcjonalne do masy poszczególnych organów.

Charakterystyczną jest rzeczą, że stosunki mas poszczególnych organów są jednakowe w obu seriach, co potwierdza raz jeszcze, że rośliny z pożywki o małej zawartości boru nie zareagowały zahamowaniem wzrostu któregoś z organów.

Rozmieszczenie radioaktywnego węgla w przeliczeniu na 1 g św. masy przedstawiono na ryc. 3; jak widać charakter wpływu boru w obu seriach roślin w poszczególnych kombinacjach jest taki sam, jak to wynika z liczb przedstawionych w tabeli 5.

DYSKUSJA

W niniejszej pracy w dwojaki sposób badano wpływ boru na absorpcję i przemieszczanie sacharozy, a mianowicie porównywano intensywność przemieszczania C^{14} u roślin różnie zaopatrzonych w bor oraz w przypadku dostarczenia roślinom boru w czasie ekspozycji.

W obu przypadkach wykazano pewną zależność pomiędzy fizjologiczną funkcją boru i przemieszczaniem sacharozy. Rośliny lepiej zaopatrzone w bor wykazywały większą radioaktywność poszczególnych organów, do których odbywało się przemieszczenie cukrów, co zaznacza się szczególnie wyraźnie w doświadczeniu II.

Aby określić nieco bliżej, na czym polega ta zależność, należy rozpatrzyć szereg czynników, które mogłyby w dużym stopniu wpłynąć na uzyskane wyniki.

Celem pracy było, jak już wspomniano, zbadanie wpływu boru na przemieszczenie sacharozy. Prawdopodobnie jednak wprowadzona do rośliny sacharoza uległa w czasie ekspozycji w pewnym stopniu przekształceniu na inne związki, np. na cukry proste, aminokwasy, kwasy organiczne. Z doświadczeń Turkiny (1959) prowadzonych na wiązkach sitowo-naczyniowych buraka cukrowego wynika, że w ciągu 2—3 godz. ok. 15% C^{14} wprowadzonego w postaci sacharozy przekształciło się na związki nie węglowodanowe. Część C^{14} sacharozy natomiast została zużyta jako substrat oddechowy (Craigie i in. 1958).

W naszych doświadczeniach należy się też liczyć z faktem, że część wprowadzonego C^{14} znajdowała się po 5—10 godz. ekspozycji w wielu związkach organicznych. Przypuszczać należy jednak, że większość radioaktywnego węgla występowała w sacharozie.

Przy interpretacji wyników doświadczeń, w których stosuje się radioaktywne pierwiastki, należy zwrócić szczególną uwagę, czy rozcieńczenie izotopowe w poszczególnych kombinacjach i seriach, a tym bardziej w powtórzeniach było porównywalne. Odnosi się to szczególnie do organów, na które nanoszono C^{14}. Rozcieńczenie izotopowe zależy od zawartości cukrów w komórkach oraz od ilości znakowanej sacharozy, która przedostała się do wnętrza tkanek.

W opisanych doświadczeniach zawartość cukrów rozpuszczalnych w poszczególnych seriach (w ramach danego doświadczenia) była bardzo zbliżona, nie kontrolowano jednak wielkości absorpcji sacharozy. Dlatego też nie można być pewnym, czy rozcieńczenie izotopowe wszędzie było jednakowe.

Duża zmienność radioaktywności ogólnej w ramach tej samej serii i kombinacji oraz znacznie większa zgodność liczb, wyrażających procentowe rozmieszczenie C^{14} w poszczególnych organach, nasuwa przypusz-

czenie, że najbardziej zmiennym parametrem w poszczególnych powtórzeniach była absorpcja. Może to być wynikiem nierównomiernego zasychania naniesionego roztworu z powierzchni liści, pomimo że wszystkie rośliny znajdowały się w podobnych warunkach. Dlatego też wnioski dotyczące absorpcji sacharozy należy wysuwać tu z dużą ostrożnością.

Radioaktywność ogólna poszczególnych organów zależy zarówno od absorpcji, jak i intensywności przemieszczenia. Rozpatrując natomiast procentowy udział radioaktywności w różnych częściach rośliny można już wnioskować o charakterze samego przemieszczenia.

Wielu badaczy przypuszcza, że zakłócenie w procesie przemieszczania u roślin wykazujących deficyt boru jest wynikiem patologicznych zmian w różnych tkankach, a szczególnie we floemie. Takie zmiany obserwowano u wielu roślin (Baker, Gauch, Dugger 1956, Reed 1947, Palser, McIlrath 1956).

W naszych doświadczeniach nie obserwowano żadnych zewnętrznych objawów deficytu boru, ani też nekrozy tkanek przewodzących, nawet u roślin z pożywki 0,1 mg B/wazon. Dlatego nie można tłumaczyć zahamowania przemieszczania sacharozy w serii 0,1 mg B/wazon uszkodzeniem tkanek floemu. W takich samych bowiem roślinach, u których obserwowano nieznaczne przemieszczenie C^{14} wprowadzonego w postaci sacharozy, stwierdzono kilkakrotnie większą radioaktywność, gdy rośliny w czasie ekspozycji otrzymały również bor (dośw. II). Gdyby nawet tkanki przewodzące tych roślin były nieco uszkodzone, w tak krótkim czasie nie mogłaby nastąpić ich regeneracja. Stąd należy przypuszczać, że przyczyn zahamowania wędrówki cukrów u roślin ubogich w bor należy szukać nie w zmianach anatomicznych, lecz fizjologicznym stanie roślin. W związku z tym starano się możliwie dokładnie scharakteryzować badane rośliny pod względem fizjologicznym. Niezależnie od dawki boru w pożywce, siewki fasoli nie różniły się intensywnością oddychania, tempem wzrostu, zawartością cukrów rozpuszczalnych ani też procentową zawartością suchej masy.

Wydaje się więc, że większa radioaktywność roślin w serii z wyższym poziomem boru lub też w przypadku dostarczenia boru w czasie ekspozycji, nie jest związana ani z procesem wzrostu, ani też z oddychaniem. Nie świadczy to jednak jednoznacznie, że bor wpływał bezpośrednio na proces przemieszczania. Mógł on np. wpływać na szybkość przemian radioaktywnej sacharozy na inne związki, które mogą przemieszczać się z różną szybkością (Nelson, Gorham 1959, Overbeek 1956, Day 1952). Na tego rodzaju oddziaływanie boru nie mamy żadnych dowodów. Takiej możliwości nie można jednak wykluczyć w świetle przytoczonych badań. Fakty stwierdzone natomiast w poprzedniej pracy (Turnowska-Starck 1960), w której badano wpływ boru na przemieszczanie sacharozy nieizotopowej (na podstawie wzrostu ilości węglowodanów) wska-

zują, że mikroelement ten wpływa na absorpcję i przemieszczanie samych cukrów. Może on jednak ułatwiać albo wnikanie sacharozy do komórek, jak to przypuszcza Nelson i Gorham (1957), albo przyspieszać jej wędrówkę w tkance miękiszowej lub też w samych sitach w jakiś inny sposób. Co prawda Turnowska-Starck (1959) nie wykazała wyraźnego wpływu boru na absorpcję sacharozy przez epidermę cebuli, jednak wyników badań, uzyskanych na roślinach jednoliściennych i na izolowanej tkance, nie można porównywać z absorpcją cukrów przez liście fasoli.

By częściowo oddzielić możliwość wpływu boru bezpośrednio na absorpcję, w drugim doświadczeniu niniejszej pracy, w jednej z kombinacji wprowadzono bor przez korzenie, a sacharozę przez liście. W tym bowiem przypadku działanie boru na wnikanie sacharozy powinno być raczej mniejsze.

Rozgraniczenie wpływu boru na proces absorpcji i przemieszczania jest na podstawie uzyskanych wyników bardzo trudne. Pewne światło na przebieg obu procesów rzuca jednak analiza rozmieszczenia radioaktywności w poszczególnych organach.

Procentowy udział radioaktywności łodygi i ogonków maleje po dłuższym czasie ekspozycji, co jest prostą konsekwencją wzrostu radioaktywności tych organów będących akceptorami węglowodanów (radioaktywność całej rośliny przyjęto za 100%). Podobną prawidłowość, choć wyrażoną w mniejszym stopniu, zaobserwowano w przypadku wprowadzenia boru przez korzenie (tabela 7). I tu spadek procentowego udziału radioaktywności łodygi i ogonka jest dowodem większego (lub szybszego) odpływu znakowanych cukrów do innych części roślin, będących akceptorami węglowodanów.

Tabela 7

Procentowy udział radioaktywności ogonków i łodygi w serii roślin 0,1 mg B

% udział radioaktywn.	Doświadczenie I		Doświadczenie II		
	po 5 godz.	po 10 godz.	S	SB_l	SB_k
Ogonki	35,9	14,8	34,3	35,3	20,7
Łodygi	45,6	35,8	41,8	49,1	44,4
Razem	81,5	50,6	76,1	84,4	65,1

Takiej prawidłowości nie stwierdzono natomiast w kombinacji SB_l (bor wprowadzony wraz z sacharozą przez liść), choć i w tym przypadku ogólna radioaktywność roślin jest prawie trzykrotnie większa w porównaniu z kombinacją kontrolną (czyli samą sacharozą) (Tabela 5). Wzrost ten dotyczy tu jednak głównie ogonków i łodygi; wskazuje to być może na wpływ boru na absorpcję w przypadku wprowadzenia go na liść wraz

z sacharozą. Bor wprowadzony przez korzenie zwiększał natomiast intensywność przemieszczania — a być może i absorpcję — lecz na to nie mamy dowodów. W tym bowiem przypadku przemieścił się on do części nadziemnej wraz z prądem transpiracyjnym, a dostarczony na liść — *w dużym stopniu tam pozostał i dlatego działał lokalnie.*

Charakterystyczną jest rzeczą, że stopień zahamowania wędrówki cukrów u roślin serii 0,1 mg B w obu doświadczeniach nie był jednakowy. W pierwszym przypadku stosunek radioaktywności całych roślin (prócz liścia traktowanego) serii 0,5 mg B do radioaktywności roślin serii 0,1 mg B wynosił po 5 godz. ekspozycji $\frac{20,22}{11,48} = 1,8$. Po 10 godz. ekspozycji w doświadczeniu I radioaktywność serii 0,1 mg B nie była mniejsza od pozostałych roślin. Po 2 dniach stosunek ten (po 5 godz. ekspozycji) wynosił $\frac{35,59}{9,5} = 3,7$. Na podstawie tego porównania można przypuszczać, że w ciągu 2 dni dzielących oba doświadczenia, stan fizjologiczny roślin uległ zmianie. Być może zmiana ta polega na wyczerpaniu się jakiejś formy boru, stanowiącej dostępny jego zapas do różnych procesów fizjologicznych (Skok i in. 1958).

W doświadczeniu I radioaktywność roślin wszystkich serii jest znacznie większa po 10 godz. niż po 5 godz., choć wzrost ten nie jest jednakowy we wszystkich organach. Dodatek boru przez korzenie (dośw. II) w czasie ekspozycji wpłynął również niejednakowo na wzrost radioaktywności poszczególnych organów.

Tabela 8

Porównanie stosunku radioaktywności serii 0,1 mg B/wazon $\frac{\text{po 10 godz.}}{\text{po 5 godz.}}$ ze stosunkiem radioaktywności $\frac{SB_k}{S}$ (czas ekspozycji 5 godz.)

Część rośliny	Doświadczenie I			Doświadczenie II		
	0,1 mg B/wazon			0,1 mg B/wazon po 5 godz.		
	po 5 godz.	po 10 godz.	stos. radioak. $\frac{\text{10 godz.}}{\text{5 godz.}}$	S	SB_k	stos. radioakt. $\frac{SB_k}{S}$
Liść mały	1,30	13,58	10,4	0,28	2,58	9,1
Wierzchołek	0,27	3,90	14,5	0,33	4,37	13,3
Ogonek	4,12	9,00	2,2	3,42	10,12	2,9
Łodyga	5,21	21,58	4,1	3,92	21,46	5,4
Korzeń	0,58	12,62	2,2	1,54	9,42	6,1
Cała roślina	11,48	60,69	5,3	9,50	47,96	5,2

Gdyby bor wpływał bezpośrednio na szybkość absorpcji lub przemieszczenia, wówczas po krótszym czasie ekspozycji można by oczekiwać w kombinacji SB_k podobnego rozkładu radioaktywności, jak w przypad-

ku przemieszczania samej sacharozy po dłuższym czasie ekspozycji. Aby sprawdzić, czy istnieje taka prawidłowość w tabeli 8 porównano stosunek radioaktywności organów serii 0,1 mg B po 10 godz. do radioaktywności po 5 godz. ze stosunkiem radioaktywności roślin, którym dano sacharozę + B_k do radioaktywności kombinacji z samą sacharozą.

Jak widać, we wszystkich organach, oprócz korzeni, stosunki te są bardzo zbliżone, co sugeruje, że bor wprowadzony przez korzenie przyspiesza przebieg badanych procesów. Należy bowiem pamiętać, że intensywność przemieszczania zależy zarówno od szybkości, jak i ilości przemieszczanych związków.

Podsumowując wyniki uzyskane w opisanych doświadczeniach należy stwierdzić, że niniejsza praca stanowi próbę określenia charakteru wpływu boru na wędrówkę cukrów w roślinach. W przeciwieństwie do poprzednich prac wykonanych na ten temat starano się możliwie dokładnie określić fizjologiczny stan roślin wskazujący na stopień deficytu boru. Niestety jednak i te doświadczenia nie dały ostatecznego wyjaśnienia badanych zagadnień, które wymagają dalszych jeszcze, bardziej szczegółowych, badań.

STRESZCZENIE WYNIKÓW

1. Przeprowadzono badania nad wpływem boru na przemieszczanie C^{14}, wprowadzonego do liści fasoli jako C^{14}-sacharoza. Doświadczenia prowadzono na młodych siewkach.

2. Badano zarówno wpływ zasobności roślin w bor, jak i wpływ dostarczonego boru w czasie oddziaływania sacharozą na przebieg procesu przemieszczania C^{14}.

3. Wykazano wpływ stopnia zaopatrzenia roślin w bor na przemieszczanie sacharozy. Radioaktywność roślin ubogich w bor była kilkakrotnie niższa od radioaktywności roślin lepiej zaopatrzonych w ten pierwiastek, pomimo że nie obserwowano zewnętrznych objawów braku boru ani nekrozy tkanek floemu, ani też różnic w zawartości cukrów rozpuszczalnych, czy też w stopniu uwodnienia tkanek. Zahamowanie przemieszczania C^{14} u roślin ubogich w bor nie mogło być wynikiem zmian anatomo-morfologicznych floemu.

4. Bor wprowadzony przez korzenie jednocześnie z sacharozą wpłynął na przemieszczanie C^{14}. Wydaje się, że bor wprowadzony do liści wraz z sacharozą wpłynął głównie na wzrost absorpcji bez większego wpływu na intensywność przemieszczania.

5. Dostarczenie boru w tym samym czasie, w którym wprowadzono sacharozę, nie spowodowało wyraźnego wzrostu intensywności przemieszczania u roślin dobrze zaopatrzonych w bor.

6. Istnieje bliska fizjologiczna zależność między procesem przemieszczania cukrów i działaniem boru warunkującym przenikanie cukrów do komórek lub też przemieszczanie węglowodanów poprzez komórki miękiszowe lub rurki sitowe. Brak jednak dostatecznych danych by sądzić, czy ta zależność jest pośrednia czy bezpośrednia.

Pani profesor dr H. Bireckiej składam serdeczne podziękowanie za cenne rady i krytyczne uwagi udzielane mi w czasie wykonywania niniejszej pracy.

Serdecznie dziękuję również kol. mgrowi T. Wodzickiemu, mgr. J. Skupieńskiej i mgrowi E. Nalborczykowi za pomoc przy wykonywaniu doświadczeń.

Zakład Fizjologii Roślin S.G.G.W.
w Warszawie

(Wpłynęło dn. 22.2.1960 r.)

SUMMARY

1. Experiments were carried out on the influence of boron on the translocation of C^{14} introduced into the leaves of beans as C^{14} sucrose. For experiments bean seedlings were used.

2. The influence of boron supply and boron added during sucrose treatment on the translocation of C^{14} was investigated.

3. It was showed that the amount of boron supply affected the translocation of sucrose. The radioactivity of plants on a low level of boron was several times lower than of plants with a high content of this element, though the former plants manifested no external symptoms of boron deficiency the tissue of their phloem did not show necrosis, and they showed differences neither in the content of soluble sugars nor in the hydration of tissues. The inhibition of C^{14} migration in plants with a low boron content could have been caused neither by anatomical nor morphological changes of the phloem.

4. Boron supplied to plants through the roots simultaneously with saccharose influenced the migration of C^{14}. It seems that boron introduced into leaves together with sucrose caused mainly an increase of absorbtion and had no major effect on the intensity of migration.

5. In plants with a suitable amount of boron the supply of boron simultaneously with sucrose caused no marked increase in the intensity of translocation.

6. There was a close physiological relation between the proces of sugar migration and the function of boron controlling this migration of sugars into cells or translocation of carbohydrates through parenchyma cells or sieve-tubes. However, obtained data were insufficient to determine whether this relation was direct or indirect.

LITERATURA

Anisimow A. A., 1959, Fizjołogia rast. 6: 138—143.
Baker J. E., Gauch H. G., Dugger W. M., 1956, Plant Physiol. 31: 90—94.
Craigie J., Krotkov G., Wetmore R. H., 1958, Americ Journ. of Bot. 45: 373—377.
Dugger W. M., Humphreys J. E., Calhoun B., 1957, Plant Physiol. 32: 364—370.
Day B. E., 1952, Plant Physiol. 27: 143—152.
Gauch H. G., Dugger W .M., 1953, Plant Physiol. 28: 457—466.
Nelson C. D., Gorham P. R., 1957, Can. J. Bot. 35: 339—347.
Nelson C. D., Gorham P. R., 1959, Can. J. Bot. 37: 431—438.
Michniewicz M., Kurowska K., 1959, Acta Agrobotanica 8: 5—10.
Odhnoff C., 1957, Physiologia Plantarum 10: 984—1000.
Overbeck J., 1956, Annual Review of Plant Physiol. 7: 315—372.
Palser B., Wayne J. McIlrath, 1956, Bot. Gaz. 118: 53.
Pristupa N. A., Kursanow A., 1957, Fizj. Rast. 4: 417—424.
Puttman E. W., Hassid W. Z., Krotkov G., Barker H. A., 1948, Journ. of Biological Chem. 173: 785—795.
Puttman E. W., Hassid W. Z., 1952, Journ. of Biological Chem. 196: 749—756.
Reed H. S., 1947, Hilgardia Journ. Agric. Science, Publ. by the California Agric. Exp. St. 17: 377—411.
Sisler E. C., Dugger W .M., Gauch H. G., 1956, Plant Physiol. 31: 11—17.
Skok J., 1957 a, Plant Physiol. 32: 648—654.
Skok J., 1957 b, Plant Physiol. 32: 308—312.
Skok J., Wayne J., McIlrath, 1958 a, Plant Physiol. 33: 428—431.
Skok J., 1958 b, Trace elements, 227—243. Acad. Press, New York — London.
Torssell K., 1956, Physiologia Plantarum 9: 652—664.
Turkina M. W., 1959, Fizj. rast. 6: 709—718.
Turnowska-Starck Z., 1959, Acta Soc. Bot. Pol. 28: 409—424.
Turnowska-Starck Z., 1960, Acta Soc. Bot. Pol. 29: 219—247.