ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 4
1960

Badania nad fizjologiczną rolą manganu w roślinach

Some experiments on the physiological role of the manganese in tomato plants

M. RUSZKOWSKA

I. PRZEGLĄD LITERATURY

Najbardziej charakterystyczną cechą roślin wykazujących niedobór manganu są typowe zmiany w zabarwieniu blaszki liściowej: cała powierzchnia żółknie, a tylko wzdłuż wiązek naczyniowo-sitowych pozostaje zielona. Te objawy nasuwały badaczom myśl, że mangan bierze udział w syntezie chlorofilu, co jednak nie zostało dotąd udowodnione. Sherman G. D. (1941, cytuje Maksimow 1949, za Harmerem 1941) twierdzi, że powodem chlorozy przy braku manganu jest wytrącanie się żelaza wzdłuż „żyłek". Eltlinge E. T. (1941) zaobserwowała, że u pomidorów zarówno przy braku Mn, jak i przy jego dawce toksycznej, chloroplasty przybierają żółtozieloną barwę, tracą stopniowo ziarna skrobi, a w końcu ulegają całkowitemu rozpadowi. Równoczesna obecność dużej ilości kryształów soli i kropel tłuszczu świadczyłaby o wadliwej przemianie materii.

Shive J. W., Somers I. I. i Gilbert S. G. (1941, 1942, cyt. Szkolnik 1950 oraz Mulder i Gerretsen 1952) wysunęli hipotezę, że dla normalnego rozwoju rośliny konieczny jest odpowiedni stosunek Fe: Mn i w środowisku odżywczym i w tkance roślinnej. Stosunek ten powinien mieścić się w granicach od 1,5:1 do 2,5:1. Gdy jest on szerszy niż 2,5:1, mogą wystąpić objawy nadmiaru Fe, które są identyczne z oznakami niedoboru Mn. Jeśli stosunek Fe: Mn jest węższy od 1,5:1 — rośliny cierpią na nadmiar manganu, co równa się brakowi żelaza. Sprawdzając hipotezę Shive liczni badacze stwierdzili, że zakres stosunku Fe: Mn, wymagany dla normalnego rozwoju roślin, jest bardziej szeroki. Oulette G. J. (1951) znalazł, że dla optymalnego rozwoju soi ma znaczenie nie tylko stosunek Fe: Mn, ale i bezwzględne ilości tych składników

w pożywce. Również wielu badaczy uważa, że objawy nadmiaru Mn nie są identyczne z objawami niedoboru Fe i odwrotnie.

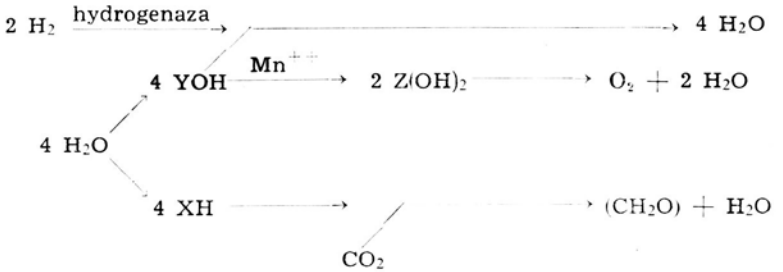
Przy badaniu fizjologicznych funkcji manganu może najwięcej uwagi zwraca się ostatnio na udział tego mikroelementu w procesach oksydoredukcyjnych. Już Lundegårdh H. (1939) sądził, że mangan jest istotnym elementem w systemie oddechowym roślin. McElroy W. D. i Alvin Nason (1954) uważają, że mangan i magnez są pośrednimi przenośnikami elektronów w tych enzymatycznych reakcjach, w których biorą udział fosforany. Mangan jest również czynny w reakcjach dekarboksylacji i hydrolizy (Ochoa S. 1948, Vennesland B. i in. 1949, Salles J. B. V. i in. 1950, cyt. Mulder i Gerretsen 1952). W metabolizmie azotowym działalność wielu peptydaz roślinnych i zwierzęcych wymaga obecności metalicznych jonów: często manganu, a także kobaltu, żelaza i magnezu. Według Frutona J. S. (1946, cyt. McElroy i Alvin Nason 1954) mangan jest specyficznym składnikiem prolidazy, katalizującej przejście glicyl-proliny w prolinę.

Od dłuższego czasu badacze dyskutują na temat udziału manganu w redukcji azotanów w roślinach (Burström H. 1939, 1940, Friederichsen I. 1944 oraz Hewitt E. J. i in. 1949, cyt. Mulder i Gerretsen 1952). Doświadczenia Mendela J. L. i Vissera D. W. (1951 l.c.) wskazują, że w roślinach istnieją prawdopodobnie dwa mechanizmy asymilacji azotanów. Burström H. (1949 l.c.) uważa, że w korzeniach pszenicy i mangan i molibden są podstawowymi elementami przy asymilacji azotanów oraz, że w liściach roślin wyższych i u mikroorganizmów mechanizm asymilacji jest odmienny niż w korzeniach.

Rudra M. N. i in. (1938, 1944), Hester J. B. (1941, cyt. Mapson L. W. 1955), Ruszkowska M. i Zinkiewicz (1953) oraz inni stwierdzili korzystne działanie manganu na zawartość witaminy C. Nie ma jednak dotąd dowodów na bezpośredni udział manganu w syntezie kwasu askorbinowego. Mapson L. W. (1955) przypuszcza, że wpływ ten jest raczej pośredni, w związku z kluczową rolą manganu w cyklu kwasów trójkarboksylowych.

Już Hiltner E. (1924, cyt. Mulder i Gerretsen 1952) w swoich badaniach nad szarą pasiastością u owsa stwierdził ścisły związek między asymilacją CO_2 a działalnością manganu w roślinach. Gerretsen F. C. (1949, 1950) zaobserwował przy niedoborze manganu u owsa zmniejszenie się asymilacji CO_2 do 25—40%. Na podstawie pomiarów potencjałów oksydo-redukcyjnych w oświetlonych suspensjach liści owsa autor ten wnioskował, że w roślinie istnieje fotosyntetyczny układ oksydo-redukcyjny, w którym mangan i żelazo grają rolę dopełniających czynników utleniająco-redukujących. Wysunął on hipotezę, że przy fotolizie wody Mn^{+++} jest odbiorcą elektronu od jonu OH^{-}, a Fe^{++}

— dawcą elektronu jonowi H^+. Pirson A. i Bergman L. (1955) przeprowadzając doświadczenia nad zielonymi glonami, rosnącymi autotroficznie, heterotroficznie lub miksotroficznie, potwierdzili przypuszczenia Gerretsena, że mangan jest niezbędnym składnikiem fotosyntetycznego aparatu. Dalsze badania nad udziałem manganu w asymilacji CO_2 podjął Kessler E. (1957). Do doświadczeń swych użył on glonów *Ankistrodesmus braunii*, zawierających hydrogenazę i dających się adaptować do atmosfery wodoru. Po takiej adaptacji glony *A. Braunii* są zdolne do tzw. fotoredukcji, czyli fotosyntezy bez wydzielania tlenu. Kessler stwierdził, że brak manganu w pożywce hamuje fotosyntezę, lecz nie hamuje fotoredukcji. Wynikałoby z tego, że mangan jest czynny przy tworzeniu fotonadtlenku w myśl schematu:



Przegląd literatury obrazuje, że z biegiem lat fizjologiczne funkcje manganu w roślinach są coraz lepiej poznawane; z drugiej jednak strony widzimy, że dużo jest tu jeszcze luk i poglądów będących w sferze dyskusji i hipotez.

II. BADANIA WŁASNE

Badania nad udziałem manganu w fotosyntezie były dotychczas prowadzone częściej na jednokomórkowych glonach (Pirson i Bergman 1955, Kessler 1957, i in.) niż z wyższymi roślinami (Gerretsen 1949, 1950). Autorka postanowiła zbadać wpływ Mn na asymilację CO_2 u pomidora — rośliny czułej na niedobór manganu i dogodnej jako obiekt doświadczalny.

We wstępnych badaniach usiłowano poznać gospodarkę manganową w tej roślinie. W tym celu badano wpływ żywienia manganem w różnych okresach wegetacji na rozwój pomidorów (doświadczenie 1 wazonowe z 1952 roku i doświadczenie 2 w kulturach wodnych z 1954 roku). W doświadczeniach tych zwrócono uwagę między innymi na stosunek Fe: Mn, jako na czynnik mogący rzucić światło na udział manganu w procesach fotosyntetycznych (w myśl nie potwierdzonej jeszcze hipotezy Gerretsena 1949, 1950). W dalszym toku badań usiłowano

uchwycić różnice w metabolizmie roślin optymalnie zaopatrzonych w mangan i roślin wykazujących typowe objawy niedoboru manganu. Różnice te miały dać również podstawę do wnioskowania o roli manganu w aparacie fotosyntetycznym. Chcąc stworzyć roślinom zróżnicowane warunki fotosyntezy część roślin zacieniano (doświadczenie 3 wazonowe z 1956 roku i doświadczenie 4 z 1957 roku) lub sztucznie wzbogacano w cukry przez dolistne dokarmianie sacharozą (doświadczenie 4 wazonowe z 1957 roku).

Następne badania, które autorka ma zamiar prowadzić w najbliższej przyszłości, będą poświęcone bezpośrednim pomiarom natężenia fotosyntezy u roślin zaopatrzonych lub nie zaopatrzonych w mangan.

Wszystkie doświadczenia (ogółem 4) przeprowadzono w hali wegetacyjnej metodą wazonową na piasku (doświadczenie, 1, 3 i 4) oraz metodą kultur wodnych (doświadczenie 2). W celu pozbycia się śladów manganu, piasek kwarcowy, używany do doświadczeń (pochodzący z wydm nadwiślańskich) płukano w 10% HCl; balony na wodę destylowaną oraz słoje do kultur wodnych wytrawiano w HCl. Wodę dwukrotnie destylowano lub przegotowywano z $CaCO_3$ (2 g $CaCO_3$ na 1 l wody). Pożywkę mineralną z solami pro analysi oczyszczano metodą Stouta P. R. i Arnona D. J. (1939, cyt. W. Stiles 1946). W toku doświadczeń przekonano się, że najlepszym sposobem uzyskania roślin wykazujących wyraźne objawy niedoboru manganu, było podniesienie odczynu podłoża do pH>7 przez zastosowanie odpowiedniej dawki $CaCO_3$. Metodyka przeprowadzonych doświadczeń wegetacyjnych będzie podana bardziej szczegółowo przy opisie każdego doświadczenia.

Metodyka analiz chemicznych i biochemicznych przedstawiała się następująco:

1. Oznaczanie manganu przeprowadzano kolorymetryczną nadsiarczanową metodą wg Beli Horwatha, zmodyfikowaną przez Musierowicza A. i in. (1948), a przystosowaną przez autorkę do oznaczeń w materiale roślinnym. Pomiary kolorymetryczne w zmineralizowanej próbce (ekwiwalent 2 g s.m. w 100 ml roztworu) wykonywano w fotometrze Pulfricha przy użyciu filtru S-F 53 i kuwety 2 cm. Wyniki podawano w ppm Mn zawartego w suchej masie, a także przeliczano na plon manganu w γ (= 0,000001 g) z 1 rośliny lub roślin z 1 wazonu.

2. Oznaczanie żelaza w materiale roślinnym wykonywano kolorymetryczną metodą rodankową wg Schillaka R. (1954). Pomiary kolorymetryczne w zmineralizowanej próbce (ekwiwalent 2 g s. m. w 100 ml roztworu) przeprowadzano w fotometrze Pulfricha przy użyciu filtru S-F 50 i kuwety 5 cm — ściśle po 15 minutach od chwili zadania badanego roztworu rodankiem amonu. Wyniki podawano jak przy Mn.

3. Azot ogólny oznaczano miareczkowo wg metody Kjeldahla; destylację amoniaku przeprowadzano w aparacie Parnasa.

4. Azot azotanowy. Po zmineralizowaniu próbki roślinnej w stęż. kwasie siarkowym (jak w p. 3) przeprowadzano redukcję azotanów stopem Dewarda, a następnie destylowano azot w postaci amoniaku uzyskując sumę azotu: tzw. „ogólnego" + azotanowego. Ilości azotu azotanowego obliczano z różnicy po odjęciu azotu „ogólnego".*.

Wyniki dotyczące azotu podawano w procentach s. m. lub przeliczano na plon N w mg z 1 rośliny lub roślin z 1 wazonu.

5. Cukry redukujące i ulegające łagodnej hydrolizie oznaczano w liściach i owocach metodą Bertranda (oznaczanie miareczkowe) wg „Kalendarza Przemysłu Spożywczego r. 1954". Oznaczenia wykonywano w materiale uprzednio zakonserwowanym wg Chmielewskiej J. (1955). Wyniki podawano w %% glukozy lub sacharozy zawartych w świeżej masie liści czy owoców, a także przeliczano na plon cukrów zawartych w owocach z 1 rośliny lub owocach z 1 wazonu.

6. Kwas askorbinowy w owocach pomidorów oznaczano metodą Tilmansa wg Ruszkowskiej i Zinkiewicz (1953). Próbki owoców ekstrahowano w 2% roztworze kwasu meta-fosforowego. Wyniki podawano w mg-% kwasu l-askorbinowego w przeliczeniu na świeżą masę owoców.

7. Intensywność oddychania oznaczano metodą bezpośrednią Warburga wg Brzeskiego W. i Kaniugi Z. (1956). Wyniki podawano w µl O_2 pobranego w ciągu 60 minut przez 200 mg skrawków świeżych liści.

8. Aktywność katalazy oznaczano w aparacie Warburga wg Grabianowskiej B. (1954). Wyniki podawano w µl O_2 wydzielonego po 8 (lub 4) minutach przez suspensję tkanki liściowej o określonej koncentracji.

9. Analizę chromatograficzną barwników chloroplastów wykonano wg Czosnowskiego J. i Szweykowskiej A. (1954).

Analizując świeże liście wybierano liście z górnych pięter lecz całkowicie już wyrośnięte.

A. Żywienie manganem w różnych okresach rozwojowych pomidorów

Doświadczenie 1. Wazonowe z pomidorami na piasku, rok 1952. Doświadczenie założono 4. VII w doniczkach o pojemności 1 kg piasku (płukanego w HCl). Skład pożywki mineralnej (pożywka wg Brenchley,

---

* Metoda ta nie jest bezbłędna, ponieważ pewne ilości tlenków azotu mogą ulatniać się w czasie spalania materiału roślinnego, przed ich zredukowaniem. Autorka nie mogła jednak zastosować bardziej właściwej metody, np. metody Reifera I. (1939), z powodu trudności w nabyciu odczynników, a także z powodu innych trudności technicznych.

zmodyfikowana w Pracowni Fizjologii Żywienia Roślin IUNG w Puławach) na 1 kg piasku: 0,058 K_2HPO_4, 0,042 g KH_2PO_4, 0,033 g $MgSO_4$, 0,075g K_2SO_4, 0,24g KNO_3, 0,18g $Ca/NO_3/_2$, 0,6g $CaCO_3$, 5 mg $FeCl_3$, 0,83mg H_3BO_3, 0,16 mg $CuSO_4$, 0,25mg $ZnSO_4$ i 0,25mg molibdenianu amonu. Węglan wapnia wymieszany był z całą zawartością piasku; reszta pożywki dana (w roztworze) trzykrotnie: a — 4.VII, przy zakładaniu doświadczenia, b — 26.VII, c. — 17.VIII. Każda seria składała się z 5 powtórzeń; w jednej doniczce rósł 1 pomidor odmiany „Karzełek Puławski", przepikowany z piaskowego rozsadnika po wykiełkowaniu. Rośliny przez cały czas trwania doświadczenia podlewano do 50% całk. pojemności wodnej piasku wodą dwukrotnie destylowaną.

PLAN DOŚWIADCZENIA

1. Kontrola (Mn = 0);
2. Optymalna dawka Mn (= 7,5 mg Mn/1 kg piasku) wprowadzona do pożywki:
   a) na początku wegetacji;
   b) przed kwitnieniem;
   c) w okresie zawiązywania owoców;
3. Mn dany w 2 dawkach (po 3,75 mg Mn/1 kg piasku):
   a) na początku wegetacji;
   b) przed kwitnieniem.

W seriach bez dodatku manganu już po 10 dniach od chwili posadzenia roślin pojawiły się charakterystyczne objawy braku manganu: żółknięcia blaszki liściowej, która tylko wzdłuż wiązek naczyniowo-sitowych pozostawała zielona. Objawy te, przypominające „siateczkę" trwały u roślin kontrolnych przez cały czas doświadczenia. U roślin, którym mangan dano w późniejszych okresach (a więc przed kwitnieniem i w okresie zawiązywania owoców), objawy te, po wprowadzeniu manganu do pożywki, w przeciągu tygodnia prawie całkowicie zanikały, pozostając jedynie na częściach niektórych dolnych liści. Pozielenienie następowało najpierw u listków najmłodszych, potem stopniowo u coraz starszych i szło od nasady liścia ku wierzchołkowi (patrz ryc. 1).

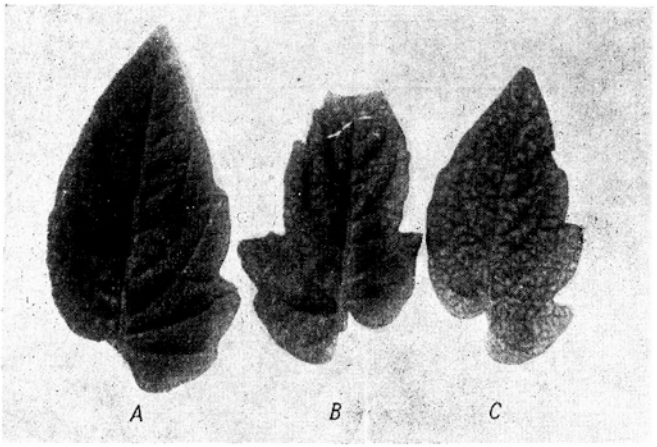
Wobec spóźnionej pory rośliny ścięto, przed całkowitym wykształceniem owoców, dnia 10.X. Wyniki doświadczenia ujmuje wykres (ryc. 2). Na ich podstawie można stwierdzić:

1. W warunkach omawianego doświadczenia (silny niedobór Mn) wpływ manganu uwidocznił się najdobitniej na owocowaniu pomidorów. Najwyższe plony owoców uzyskano w serii, gdzie mangan był dany na początku wegetacji. Mangan wprowadzony do pożywki przed kwitnieniem dał plony owoców dużo niższe. Przy dawce Mn w okresie zawiązywania owoców, pomidory zupełnie się nie wykształciły (podobnie, jak i w kontroli Mn=O).

2. Wpływ manganu na plon suchej masy części wegetatywnych (łodygi i liście) był dużo mniejszy niż na plon owoców. O wysokości tego plonu decydowała zarówno dawka manganu wprowadzona do pożywki na początku wegetacji, jak i przed kwitnieniem.

3. Na zawartość kwasu askorbinowego w owocach w większym stopniu wpłynęła dawka manganu wprowadzona przed kwitnieniem niż na początku wegetacji.

Doświadczenie 2 z pomidorami w kulturach wodnych; rok 1954. W doświadczeniu uwzględniono osiem kombinacji wprowadzania lub wyłączania manganu z pożywki w różnych okresach rozwoju pomidorów



Ryc. 1. Objawy niedoboru manganu u pomidorów: *A* — listek pomidora dostatnio odżywionego manganem (intensywnie zielony); *B* — listek pomidora, który otrzymał mangan w pożywce przed kilkoma dniami: objawy niedoboru Mn zanikają, widoczne są jedynie na brzegach i wierzchołku listka; *C* — listek pomidora z typowymi objawami niedoboru manganu w postaci tzw. „siateczki"

(patrz tabl. 1). Doświadczenie założono w 1-litrowych słojach. Do kultur stosowano wodę dwukrotnie destylowaną z dodatkiem pożywki wg Olsena C. (1950). Skład pożywki na 1-litrowy słój: 0,84 g $Ca(NO_3)_2$, 0,50g $MgSO_4$, 0,12g KH_2PO_4, 0,75g KNO_3, 0,4mg H_3BO_3, 0,1mg $CuSO_4$, 0,2mg $ZuSO_4$, 0,05mg molibdenianiu amonu i 5 ml 1% roztworu cytrynianu żelazowego. Dla uzyskania odczynu pożywki powyżej pH 7 dodadano po 2g $CaCO_3$ na słój. Każda seria miała 6 powtórzeń. W każdym słoju rósł jeden pomidor odmiany „Karzełek Puławski". Kultury były co dzień przewietrzane, wodę w słojach uzupełniano w miarę potrzeby, mniej więcej co drugi dzień. W ciągu wegetacji całkowitą pożywkę mine-

Tabela 1

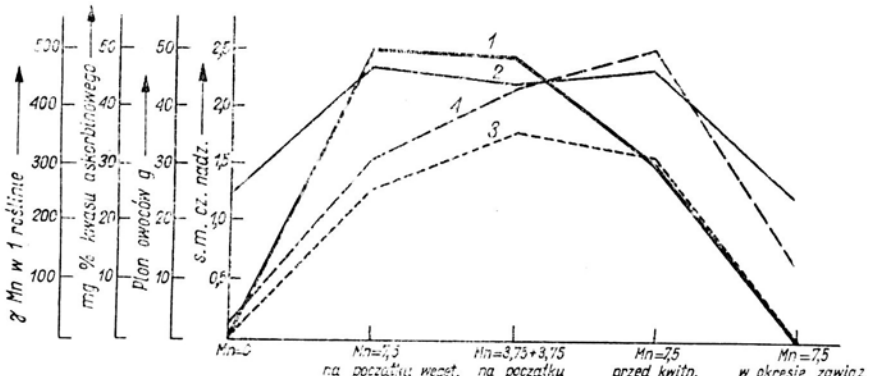
Żywienie pomidorów manganem w różnych okresach ich rozwoju
Doświadczenie 2 w kulturach wodnych, 1954 r.

Seria	Termin wprowadzenia manganu d pożywki				Owoce			Część nadziemna: liście i łodygi						Korzenie
	a 14.V.	*b* 9.VI.	*c* 2.VII	*d* 31.VII.	śr. plon z 1 krzaka g	śr. liczba z 1 krzaka szt.	zawart. kwasu askorbin. w świeżych owocach mg—%	średni plon suchej masy z 1 rośliny g	zawartość Mn w s.m. ppm	zawartość Mn w s.m. średnio w 1 roślinie γ	zawartość Fe w s.m. ppm	zawartość Fe w s.m. średnio w 1 roślinie γ	stosunek Fe: Mn	średni plon suchej masy z 1 rośliny g
I	—	—	—	—	126,6	4,4	15,0	6,66	90,0	599,4	352,5	2347,6	3,9:1	1,16
II	—	—	—	+	144,0	4,2	22,1	6,05	92,5	559,6	371,0	2244,5	4,0:1	1,13
III	—	—	+	+	128,8	3,6	19,7	6,35	125,0	793,7	283,5	1800,2	2,3:1	1,31
IV	—	+	+	+	**195,4**	**6,8**	24,5	**8'25**	240,0	1980,0	210,0	1732,5	0,9:1	**1,71**
V	+	+	+	+	172,8	4,8	23,7	7,54	307,5	2318,0	263,0	1983,2	0,9:1	**1,60**
VI	+	+	+	—	**230,4**	**7,2**	20,8	**9,54**	330,0	3148,0	242,5	2313,4	0,7:1	**1,56**
VII	+	+	—	—	179,0	6,0	19,1	**8,51**	257,5	2191,0	326,0	2774,3	1,3:1	**1,64**
VIII	+	—	—	—	177,8	4,2	20,1	**8,37**	145,0	1213,0	373,5	3126,2	2,6:1	**1,57**
Przedział ufności (5%) L. st. swob. 32					59,9	2,17		1,39						0,37

Objaśnienia:
a: pomidory w stadium 1-ych listków; *b* : stadium przed kwitnieniem; *c* : początek zawiązywania owoców; *d* : początek dojrzewania owoców;
— : mangan wyłączony z pożywki;
+ : mangan dany do pożywki w ilości 1 mg Mn /1 litr pożywki/ roślinę (dawka optymalna w warunkach kultur wodnych).
Liczby wyróżnione drukiem różnią się w sposób istotny od wyników serii I.

ralną czterokrotnie zmieniono. Owoce zbierano stopniowo w miarę dojrzewania.

U roślin, które na początku wegetacji nie otrzymały manganu (tzn. serie I, II, III i IV — patrz tab. 1), objawy braku tego mikroskładnika wystąpiły około 10 dnia od chwili założenia doświadczenia. Objawy te jednak ulegały czasami częściowemu zatarciu, widocznie przez dopływ do rośliny śladów manganu (z wody, pożywki czy naczyń). Gdy przy zmia-



Ryc. 2. Żywienie manganem w różnych okresach rozwoju pomidorów. Doświadczenie z pomidorami na piasku, 1952 r.

1 — średni plon św. masy w g; *2* — śr. plon suchej masy części nadziemnych w g; *3* — % kw. askrobiowego w owocach w mg; *4* — śr. zawartość Mn w roślinie w γ.

nie pożywki dodawano mangan tym roślinom, które go poprzednio nie miały, jego wpływ uwidoczniał się bardzo szybko, bo już na 3 dzień. Objawy niedoboru manganu znikały wówczas w sposób opisany przy doświadczeniu 1. Natomiast te rośliny, które na początku wegetacji dostały mangan, a później mikroskładnik ten wyłączono im z pożywki (serie VI, VII i VIII — patrz tab. 1), do końca okresu wegetacyjnego nie wykazały objawów niedoboru manganu. Byłoby to dowodem na przemieszczanie manganu ze starszych części rośliny, odżywionych manganem, do części młodych, które wyrosły na pożywce bezmanganowej.

Liczbowe wyniki doświadczenia podaje tabela 1. Można z niej wysnuć następujące wnioski:

1. Plon i ilość owoców pomidorów wzrósł znacznie pod wpływem manganu, ale tylko wtedy, gdy mikroelement ten był obecny w pożywce w okresie przed kwitnieniem i na początku zawiązywania owoców (termin b. i c.). Natomiast zawartość kwasu askorbinowego w owocach podniosła się również pod wpływem dawki Mn zastosowanej w czasie dojrzewania pomidorów (termin d).

2. Wydaje się, że o plonie suchej masy części wegetatywnych (liście

i łodygi oraz korzenie) w dużej mierze zadecydowała dawka manganu wprowadzona do pożywki od razu na początku wegetacji (termin a) lub przed kwitnieniem (termin b).

Przy omawianiu wyników doświadczenia 2 należałoby podkreślić dwie sprawy:

1. Rośliny z serii kontrolnej (seria I), które nie otrzymały manganu w pożywce, pobrały go, pomimo to, przeszło 600 γ na 1 roślinę *. Głównym źródłem tych zanieczyszczeń mogła być woda (mimo dwukrotnej destylacji), której rosnące przez 4 miesiące w kulturach wodnych pomidory zużywały znaczne ilości, bo średnio ok. 0,5 l dziennie na roślinę. Ślady manganu mogły przechodzić do wody z balonów, w których była ona przechowywana, lub ze słojów, w których rosły rośliny, a może i z odczynników chemicznych. Ten spory dopływ manganu do roślin, które miały być zupełnie pozbawione tego mikroskładnika, bez wątpienia zaciemnił obraz wpływu manganu na rozwój pomidorów.

2. Niezrozumiały jest fakt, że rośliny z serii V, tj. te, które otrzymywały mangan przez cały czas wegetacji, dały niższe plony niż pomidory z serii IV i VI, a także pobrały mniej manganu od roślin z serii VI (tab. 1).

W związku z pobieraniem manganu przez pomidory z omawianego doświadczenia nasuwają się następujące uwagi:

a. W początkowych stadiach rośliny pobierały więcej manganu niż w końcowych okresach wegetacji. Te rośliny, które dostały mangan na początku doświadczenia, pobrały go z pożywki w całości, natomiast te, które otrzymały mangan później, pobrały go tylko częściowo.

b. Rośliny, które zawierały więcej manganu, pobrały nieco mniej żelaza (patrz wykres na ryc. 3 i tab. 1). Przeciętnie jedna roślina zawierała 2-3 mg Fe. Ponieważ w ciągu całej wegetacji rośliny otrzymały w formie cytrynianu ok. 35 mg Fe, więc znaczyłoby to, że ogromna większość żelaza pozostała w pożywce. Stosunek Fe: Mn w roślinach, które dały najwyższy plon owoców, wynosił od 0,7:1 do 0,9:1. U roślin, które dały niższe plony, stosunek Fe: Mn był dużo szerszy. Należy jednak pamiętać, że stosunek Fe: Mn w tkance roślinnej prawdopodobnie ulegał zmianom w ciągu wegetacji na skutek włączania lub wyłączania manganu z pożywki (poziom żelaza w pożywce był stale taki sam).

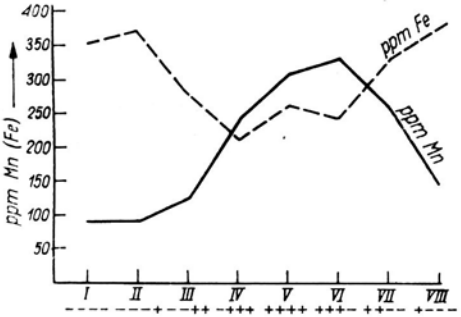
c. Przy oznaczaniu zawartości manganu i żelaza usiłowano zbadać, czy składniki te są rozłożone w całej roślinie równomiernie. W tym celu analizowano rośliny w stadium kwitnienia **: osobno część wierzchołkową łodygi (wierzchołek pędu z młodymi, nie wyrośniętymi liśćmi i kwiatostanami), a osobno dolną część łodygi ze starszymi liśćmi. Wyniki przedsta-

---

* W tabeli 1 nie uwzględniono zawartości manganu w korzeniach i owocach.

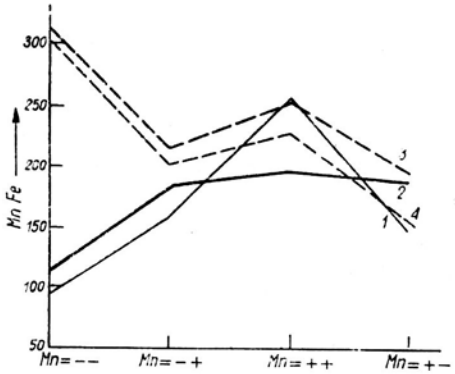
** Były to rośliny stanowiące rezerwę na wypadek, gdyby którąś z serii trzeba było uzupełnić.

wia wykres (ryc. 4). Rośliny, które w ogóle nie dostały manganu (seria Mn=--) zawierały go najmniej, przy czym w dolnej części zawartość ta była niższa niż w górnej. W serii Mn=—+, czyli tej, która dostała mangan dopiero przed kwitnieniem, oraz w serii Mn=+—, gdzie mangan był dany na początku wegetacji, a potem wycofany z pożywki, dolne części roślin zawierały mniej manganu niż górne. W serii Mn=++, która otrzymała mangan i na początku wegetacji i przed kwitnieniem, było przeciwnie: dolne piętra zawierały dużo więcej manganu niż górne. Na uwagę



Ryc. 3. Zawartość Mn i Fe w liściach i łodygach pomidorów żywionych manganem w różnych okresach rozwoju. Doświadczenie w kulturach wodnych 1954 r.

Na osi rzędnych cyfry rzymskie oznaczają poszczególne serie pomidorów żywionych manganem w różnych okresach rozwoju. Szczegółowe objaśnienia podane są w tabeli 1



Ryc. 4. Zawartość Mn i Fe w suchej masie liści i łodyg pomidorów będących w stadium kwitnienia. Doświadczenie w kulturach wodnych, 1954 r.

1 — Zawartość Mn w dolnych piętrach; 2 — Zawartość Mn w górnych piętrach; 3 — Zawartość Fe w górnych piętrach; 4 — Zawartość Fe w dolnych piętrach.

zasługuje, że w częściach górnych (z wyjątkiem serii Mn= ——, silnie niedoborowej pod względem manganu) zawartości manganu były bardzo podobne.

Zawartość żelaza kształtowała się w tych roślinach jednakowo: młodsze części rośliny zawierały stale nieco więcej żelaza, niż dolne. Przy serii Mn=—— (silny niedobór Mn) względna zawartość żelaza była w roślinach najwyższa.

B. Funkcje fizjologiczne manganu, związane z procesem fotosyntezy u pomidorów

Wpływ manganu na proces fotosyntezy u pomidorów starano się zbadać w doświadczeniu 3 z 1956 roku i doświadczeniu 4 z 1957 roku. Nie mogąc przeprowadzić bezpośrednich pomiarów asymilacji CO_2 u roślin

doświadczalnych *, zagadnienie starano się rozwiązać na drodze pośredniej. W tym celu porównywano rośliny cierpiące na niedobór manganu z roślinami dostatnio odżywionymi tym mikroelementem, oznaczając w nich: zawartość cukrów, intensywność oddychania, aktywność katalazy, zawartość azotu amoniakalnego i azotanowego i in. Aby móc lepiej zaobserwować wpływ manganu na metabolizm pomidorów, usiłowano stworzyć tym roślinom zróżnicowane warunki asymilacji CO_2, zacieniając część roślin lub sztucznie wzbogacając w cukry przez dolistne dokarmianie sacharozą (o czym już wspomniano we wstępie).

METODYKA DOŚWIADCZEŃ

Doświadczenie 3 z 1956 roku. Plan doświadczenia przedstawia tabela 2. Do doświadczenia użyto doniczek o pojemności 3 kg piasku (płukanego w HCl). W każdej doniczce rosły 4 pomidory odmiany „Karzełek Puławski", przepikowane z piaskowego rozsadnika zaraz po skiełkowaniu. Każda seria miała 12 powtórzeń. Roślinom dano pełne nawożenie mineralne (bez manganu lub z optymalną dawką Mn = 7,5 mg/1 kg piasku, wg Olsena, 1950); przy zakładaniu doświadczenia rośliny otrzymały pełną dawkę pożywki, taką jak na 1 l roztworu kultur wodnych, a potem w ciągu wegetacji trzy razy po pół dawki. Piasek przed założeniem doświadczenia wymieszano z 4 g $CaCO_3$ w celu podniesienia odczynu do pH ok. 7,5. Rośliny podlewano 2-krotnie destylowaną wodą do 50% całk. pojemności wodnej piasku. Rośliny zacieniane nakrywano dużymi pudłami z kartonu w południe każdego dnia: od 13.VI do 17.VI — na przeciąg 1 godziny, od 18.VI do 2.VII — na 2 godziny, a od 3.VII do 1.IX — na 3 godziny. Dbano, by rośliny w czasie zacieniania miały odpowiedni dopływ powietrza. Doświadczenie założono 5.VI. W początkowym okresie zawiązywania owoców pobrano z roślin reprezentatywne próbki liści; oznaczano w nich zawartość cukrów, intensywność oddychania, aktywność katalazy oraz przeprowadzono analizę barwników chloroplastów. Owoce zebrano 1.IX, gdy były już wyrośnięte, ale jeszcze zielone. Powodem zebrania owoców w stanie zielonym było to, że do analiz obcięto sporą ilość liści, więc dojrzewanie owoców odbywałoby się i tak w niezbyt naturalnych warunkach.

Doświadczenie 4 z 1957 roku. W porównaniu do poprzedniego doświadczenia plan doświadczenia rozszerzono. Prócz serii zacienianych wprowadzono serie roślin dolistnie dokarmianych sacharozą (jakby przeciwstawność roślin zacienianych) oraz serie ze zwiększoną dawką molib-

* Z powodu braku odpowiedniej aparatury.

Tabela 2

Doświadczenie 3 z pomidorami na piasku w 1956 r.
(Wyniki po zakończeniu wegetacji)

Lp.	Seria	Plon świeżej masy średnio z 1 doniczki* g	Plon suchej masy śred. z 1 doniczki* g	% wody w świeżej masie	Mangan		Żelazo		Stosunek Fe : Mn	Azot ogólny	
					śred. zawart. w s.m. ppm	plon z 1 doniczki* γ	śred. zawart. w s.m. ppm	plon z 1 doniczki* γ		% w s.m.	Plon z 1 doniczki* mg
	I. Część nadziemna: liście i łodygi										
1	Mn = 0 nie zacieniane	39,3	7,34	82,75	80,0	587,6	196,9	1446,0	2,5:1	3,18	233,5
2	Mn = 7,5 mg nie zacieniane	66,5	11,62	83,88	235,0	2729,8	171,6	1993,5	0,7:1	2,06	239,3
3	Mn = 0 zacieniane	56,0	7,69	87,30	80,0	615,0	189,3	1455,3	2,4:1	3,22	247,5
4	Mn = 7,5 mg zacieniane	88,4	11,66	88,34	220,0	2622,6	154,0	1835,8	0,7:1	2,10	250,0
Przedział ufn. (5%) dla całości L. st. swob. 44			±1,268								
Przedział ufn. (5%) dla nawoż. Mn (i dla zacien.)			±0,896								
	II. Korzenie										
1	Mn = 0 nie zacieniane		1,10		75,0	82,3	285,0	312,9	3,8:1	1,92	21,1
2	Mn = 7,5 mg nie zacieniane		2,61		210,0	549,1	254,0	664,2	1,2:1	1,28	33,5
3	Mn = 0 zacieniane		1,55		87,5	135,3	316,8	489,8	3,6:1	1,55	24,0
4	Mn = 7,5 zacieniane		2,96		215,0	635,3	265,3	783,9	1,2:1	1,15	34,0
Przedział ufn. (5%) dla całości L. st. swob. 44			±0,344								
Przedział ufn. (5%) dla nawoż. Mn (i dla zacien.)			±0,243								
	III. Owoce									Średnia liczba owoców szt.	
1	Mn = 0 nie zacieniane	24,34	1,78	92,70	90,0	159,9	147,2	261,5	1,6:1	3,3	
2	Mn = 7,5 mg nie zacieniane	79,01	6,24	92,10	87,5	546,2	85,3	532,4	1,0:1	6,8	
3	Mn = 0 zacieniane	5,21	0,41	92,07	130,0**	53,7	198,8	82,1	1,5:1	1,7	
4	Mn = 7,5 mg zacieniane	49,02	3,92	92,00	80,0	313,7	75,9	297,6	1,0:1	4,7	
Przedział ufn. (5%) dla całości L. st. swob. 44			±3,049								
Przedział ufn. (5%) dla nawoż. Mn (i dla zacien.)			±2,156								

* W jednej doniczce rosły 4 rośliny.
** Wynik niepewny — próbka mała, brak powtórzenia.

Tabela 3

Doświadczenie 3 z pomidorami na piasku, 1956 r.
Wyniki analiz przeprowadzonych w świeżych liściach i świeżych owocach

Lp.	Seria	Liście				Owoce			
		zawart. cukrów* reduk. w śwież. liściach % glukozy	intens. oddych. µl O_2 pobranego. przez 60 min.	zawart. katalazy		zawartość cukrów redukujących w świeżej masie		zawartość kwasu l-askorbinowego w świeżej masie	
				początek zawiązyw. owoców 1.VIII	okres zawiązyw. owoców 25.VIII	% glukozy	plon z 1 doniczki** mg	mg—%	plon z 1 doniczki** mg
				µl O_2 wydzielonego po 4 min.					
1	Mn = 0 nie zacieniane	0,13	104,1	156,0	120,3	1,93	469,8	16,65	4,0
2	Mn = 7,5 mg nie zacieniane	0,50	50,3	130,9	90,6	2,45	1935,7	19,35	15,3
3	Mn = 0 zacieniane	<0,09	74,8	126,2	89,8	1,88	97,9	2,70	0,15
4	Mn = 7,5 mg zacien.	0,21	52,9	75,2	52,1	2,38	1166,6	13,05	6,39

* Cukrów ulegających łatwo hydrolizie nie wykryto.
** W 1 doniczce rosły 4 pomidory.

Tabela 4

Wyniki doświadczenia 4 wazonowego z pomidorami na piasku, 1957 r.
I. Okres kwitnienia

Lp.	Seria	Liście i łodygi												Korzenie
		śr. plon pow. s.m. z 1 doniczki*	intensyw. oddychania	zawartość cukrów		zawartość Mn w s.m.		zawartość N w s.m.						śr. plon pow. s.m. z 1 doniczki*
				w świeżych liściach				ogółem		N/NH_4***		N/NO_3		
			$\mu l\ O_2$ po 60 min.	glukozy %	sacharozy %	ppm	Plon Mn z 1 doniczki* γ	%	mg**	%	mg**	%	mg**	
1	Mn = 0 nie zacieniane	4,87	128,1	1,12	0,28	60	309	2,35	121	2,31	119	0,04	2,1	2,37
2	Mn = 0 zacieniane	4,10		0,63	0,07	60	221	3,31	122	2,33	86	0,98	36,2	1,18
3	Mn = 0, nie zacieniane + sacharoza (dolistnie)	6,76		0,94	0,22	55	335	2,40	146	2,39	146	0,01	0,6	2,42
4	Mn = 0, nie zacieniane + zwiększona dawka Mo	6,19		0,93	0,08	60	334	2,74	153	2,54	141	0,20	11,1	2,00
5	Mn = 7,5 mg/1 kg piasku, nie zacieniane	7,94	88,4	2,06	0,32	407,5	2914	1,73	124	1,73	124	0	0	3,07
6	Mn = 7,5 mg/1 kg piasku, zacieniane	5,74		1,52	0,09	392,5	2029	2,38	123	2,35	121	0,03	1,5	2,00
7	Mn = 7,5 mg/1 kg nie zacien. + + sacharoza	8,24		2,07	0,13	350,0	2449	1,87	154	1,91	142	0	0	3,35
8	Mn = 7,5 mg/1 kg nie zacien. + + zwiększona dawka Mo	8,58		1,87	0,29	355,0	2741	2,02	156	1,98	153	0,04	3,1	3,67
Przedział ufności (5%) dla całości		0,972												0,658
Przedział ufności (5%) dla nawoż. Mn		0,485												0,329
Przedział ufności (5%) dla serii		0,686												0,465

* W doniczce rosło 4 rośliny.
** Plon N z 1 doniczki.
*** N NH_4 jest symbolem azotu zredukowanego

Tabela 5

Wyniki doświadczenia wazonowego 4 z pomidorami na piasku, 1957 r.
II. Okres owocowania

Lp.	Seria	Owoce							
		śr. plon świeżej masy g	śr. liczba owoców* szt.	zawartość cukrów				zawartość kwasu askorbinowego mg-% świeżej masy	
				glukozy		sacharozy			
				%	mg*	%	mg*	14.IX	9.X
1	Mn = 0 nie zacieniane	187,60	6,8	3,64	6828	0,12	225	27,9	34,7
2	Mn = 0 zacieniane	139,80	4,4	2,82	3942	0,14	196	23,4	26,1
3	Mn = 0 nie zac. + sacharoza	210,75	7,3	3,45	7270	0,10	211	24,7	27,9
4	Mn = 0 nie zac. + zwięk. daw. Mo	216,40	7,6	3,69	7985	0,17	368	25,2	32,4
5	Mn = 7,5 mg nie zacieniane	213,20	9,0	4,75	10127	0,17	362	30,6	35,1
6	Mn = 7,5 mg zacieniane	195,80	6,0	3,91	7656	0,96**	1880**	26,6	27,1
7	Mn = 7,5 mg nie zac. + sacharoza	219,20	8,0	4,60	10083	0,11	241	26,1	36,1
8	Mn = 7,5 mg nie zac. + zwięk. daw. Mo	186,0	6,4	4,60	8593	0,14	261	32,0	37,8
Przedział ufn. (5%) dla całości		±36,90							
Przedział ufn. (5%) dla serii		±26,10							

* Przeliczenie na plon z 1 doniczki (4 rośliny).
** Wynik niepewny — brak powtórzenia.

denu — mikroelementu biorącego udział w redukcji azotanów, a więc pośrednio przyczyniającego się do sprawniejszego „odbioru" produktów asymilacji CO_2, wykorzystywanych przy syntezie związków azotowych. Plan doświadczenia przedstawiony jest w tabeli 4. Serie II i VI zacieniano 3 razy tygodniowo od godziny 8 do 19, a nie, jak w 1956, każdego dnia przez 2—3 godziny w południe. Pomidory dokarmiane dolistnie opryskiwano przy pomocy małego rozpylacza 3 razy tygodniowo wodnym roztworem sacharozy o stężeniu 1% (na początku wegetacji), potem 2%, a w końcu (w okresie kwitnienia) — 3%. Zwracano uwagę, by roztwór cukru nie dostał się do piasku. W seriach ze zwiększoną dawką molibdenu mikroelement ten podawano stopniowo; w sumie rośliny otrzymały 1,1 mg molibdedianu amonu na 1 doniczkę (normalna dawka wynosiła 0,05 mg). Doświadczenie założono 25.V. Każda seria miała 8 powtórzeń, z których 3 sprzątnięto w okresie kwitnienia, a 5 pozostawiono do całkowitego dojrzenia owoców. Owoce zbierano stopniowo; koniec zbiorów przypadł 10.X; w innych szczegółach metodycznych doświadczenie było tak samo prowadzone, jak w roku 1956.

OBSERWACJE W CZASIE WEGETACJI

1. W seriach kontrolnych (Mn=O) objawy niedoboru manganu wystąpiły na 9—10 dzień po posadzeniu roślin i wprowadzeniu pożywki. Objawy te utrzymywały się w obu doświadczeniach przez cały czas wegetacji, ale okresowo ulegały częściowemu zatarciu, szczególnie na listkach najmłodszych. Świadczyło to o dopływie śladów manganu do rośliny.

2. Rośliny zacieniane miały dużo jaśniejszą zieleń niż rośliny nie zacieniane, były od nich wyższe i miały większe blaszki liściowe (przy tej samej ilości liści). U roślin tych, przy Mn=O wystąpiły nieco silniejsze objawy niedoboru manganu niż u roślin nie zacienianych. U roślin zacienianych nie zaobserwowano zwijania się dolnych liści — cechy odmianowej „Karzełka Puławskiego". Zakwitały one kilka dni później niż nie zacieniane.

3. Rośliny dolistnie dokarmiane sacharozą (doświadczenie 4) były niższe od roślin nie opryskiwanych cukrem i miały ciemniejszą zieleń. W późniejszym okresie na ich liściach pojawił się w większej ilości mączniak, co prawdopodobnie obniżyło korzystny efekt stosowania sacharozy, widoczny w 1 okresie.

WYNIKI

Wyniki liczbowe doświadczeń 3 i 4 przedstawiają tabele 2, 3, 4 i 5. Można z nich wyciągnąć następujące wnioski:

1. W obydwu doświadczeniach nawożenie manganem wpłynęło w istotny sposób na plon suchej masy części wegetatywnych (łodygi, liście i korzenie).

2. Plon owoców w doświadczeniu 3 zdecydowanie się zwiększył pod wpływem nawożenia manganem. W doświadczeniu 4, gdzie był mniej ostry niedobór Mn, różnice były istotne jedynie w seriach zacienianych.

3. Zacienianie w doświadczeniu 3 nie wpłynęło ujemnie na plon suchej masy części wegetatywnych, natomiast w doświadczeniu 4 obniżyło plony i części nadziemnych i korzeni. W obydwóch doświadczeniach zacienianie odbiło się wyraźnie na owocowaniu; u roślin kontrolnych (Mn=O) zacienianie to w dużo większym stopniu obniżyło plony owoców, niż u roślin dostatnio zaopatrzonych w mangan.

4. Dolistne dokarmianie sacharozą (dośw. 4) podniosło w okresie kwitnienia plon suchej masy części nadziemnych znacznie więcej u roślin niedoborowych niż dostatnio zaopatrzonych w mangan. Zwyżka w plonie owoców była niewielka.

5. Zwiększona dawka molibdenu (dośw. 4) korzystniej podziałała na plony roślin w serii Mn=O niż w serii Mn=7,5mg.

6. W obydwu doświadczeniach pomidory z serii Mn=O pobrały z zanieczyszczeń wykrywalne ilości manganu. Jest to jeszcze jednym dowodem, jak niezmiernie trudno, mimo dużych ostrożności, otrzymać roślinę, która by wyrosła w absolutnie „bezmanganowych" warunkach. Pomidory, które otrzymały 7,5 mg Mn na 1 kg piasku, zawierały kilkakrotnie więcej manganu, niż rośliny niedoborowe.

7. W doświadczeniu 3 względna zawartość Fe była wyższa we wszystkich częściach roślin przy Mn=O niż przy Mn=7,5 mg. Ponieważ jednak rośliny nawożone manganem dały dużo wyższe plony suchej masy, w sumie każda roślina z serii Mn=7,5 mg pobrała więcej żelaza niż rośliny „bezmanganowe".

8. W doświadczeniu 3 stosunek Fe:Mn u pomidorów zaopatrzonych w mangan wahał się od 0,7:1 do 1,2:1. Przy Mn=O stosunek ten był szerszy, bo od 1,5:1 (w owocach), do 3,8:1 (w korzeniach). Na uwagę zasługuje fakt, że w owocach stosunek Fe:Mn u roślin zaopatrzonych w mangan i u roślin „niedoborowych" był bardziej zbliżony niż w innych częściach rośliny.

9. W obu doświadczeniach procentowa zawartość ogólnego azotu była wyższa w seriach Mn=O niż w seriach Mn=7,5 mg, jednak w przeliczeniu na plon, rośliny pobrały w sumie niemal identyczne ilości mg N. Pomidory opryskiwane sacharozą oraz pomidory ze zwiększoną dawką molibdenu (dośw. 4) pobrały na doniczkę o około 30 mg N więcej niż serie kontrolne.

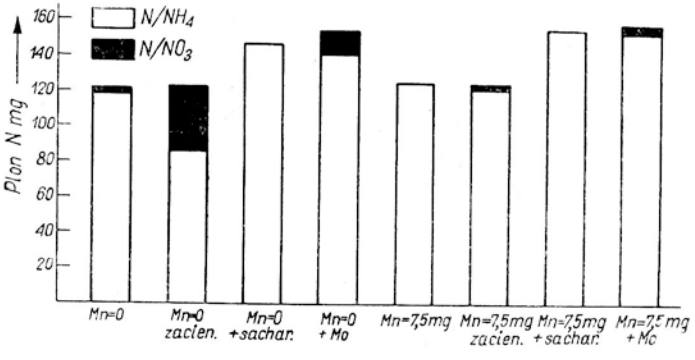
10. Zawartość azotu azotanowego w roślinach (dośw. 4) była na ogół bardzo niewielka. Wyróżniła się jedynie seria 2 (Mn=O, rośliny zacieniane), gdzie około 30% azotu pobranego przez pomidory pozostało w formie nie zredukowanej. Stosunki azotowe w roślinach z omawianego doświadczenia przedstawia wykres na rycinie 5.

11. W obydwóch doświadczeniach u pomidorów zaopatrzonych w mangan stwierdzono dużo wyższą zawartość cukrów w liściach i owocach niż u roślin niedoborowych. Różnice te były szczególnie kontrastowe w seriach zacienianych.

12. W obydwóch doświadczeniach stwierdzono przy Mn=O bardziej intensywne oddychanie i większą aktywność katalazy niż w liściach z serii Mn=7,5 mg.

13. W obydwóch doświadczeniach zawartość kwasu askorbinowego w owocach pomidorów w pewnym stopniu wzrosła pod wpływem manganu.

W doświadczeniu 3 usiłowano zbadać, czy są różnice w składzie barwników chloroplastów w zależności od tego, czy liść jest normalnie zielony



Ryc. 5. Plon azotu w liściach i łodygach pomidorów (z 1 wazonu). Doświadczenie wazonowe na piasku z 1957 r. Okres kwitnienia pomidorów

czy posiada typowe objawy niedoboru manganu. Wyciągi alkoholowe sumy chlorofilów z liścia niedoborowego miały zielonawożółtą barwę, a z liści zaopatrzonych w mangan — zabarwienie wyraźnie zielone. Przy analizie chromotograficznej nie uchwycono jednak różnic w stosunkach ilościowych poszczególnych barwników chloroplastów.

III. DYSKUSJA

Autorka przeprowadziła doświadczenia z pomidorami w warunkach silnego niedoboru manganu, ujawniającego się występowaniem typowych zmian w zabarwieniu liści (w postaci tzw. „siateczki"). W takich warunkach mangan, wprowadzony świeżo do pożywki lub pocho-

dzący ze „śladów", skierowany był przede wszystkim do wierzchołków wzrostu i najmłodszych, rosnących liści, a w dalszej dopiero kolejności do liści coraz starszych. Z drugiej strony u pomidorów rosnących w kulturach wodnych (dośw. 2), którym na początku wegetacji dano mangan, a potem wycofano go z pożywki, objawy niedoboru manganu do końca wegetacji nie wystąpiły; znaczy to, że mangan przechodził ze starszych części rośliny do części młodszych, rosnących już na pożywce bezmanganowej. Te dwa fakty wskazywałyby, że w roślinie istnieje system regulujący rozmieszczenie manganu i zapewniający jego możliwie równomierny dopływ do części najmłodszych, intensywnie rosnących oraz organów generatywnych. Słuszność tego przypuszczenia potwierdzałyby analizy chemiczne na zawartość manganu (patrz wykres, ryc. 4). Wykazały one, że górne piętra roślin (wierzchołek pędu z młodymi liśćmi i kwiatostanami) zawierały dość podobne ilości manganu, niezależnie od tego, czy były dostatnio zaopatrzone w mangan (seria Mn = + +), czy też posiadały pewien jego niedobór (serie Mn = + — i Mn = — +). Ten równomierny dopływ manganu do najmłodszych części rośliny musiał się odbywać kosztem dolnych pięter, które w przypadku niedoboru manganu zawierały mniej manganu niż górne piętra, a przy dobrym zaopatrzeniu w Mn stawały się, jak gdyby magazynem jego zbędnych „nadwyżek". Podobny wniosek można by wysunąć na podstawie doświadczenia 3 (patrz tab. 2), gdzie zawartość manganu w owocach pomidorów była prawie taka sama, niezależnie od poziomu Mn w liściach i łodygach.

Wniosek autorki o przechodzeniu manganu ze starszych części roślin do młodszych nie pokrywałby się z wynikami Rucka H. C. i Gregory F. G. (1955), którzy w doświadczeniach z ziemniakami wykazali, że mangan i magnez, w przeciwieństwie do potasu, są w tkance roślinnej prawie nieruchome. Romney E. i Toth S. (1954) przy pomocy izotopu Mn^{54} badali pobieranie i rozmieszczanie manganu w roślinach. Stwierdzili oni, że wyrośnięte liście gryki, soi i słonecznika gromadziły więcej izotopu Mn^{54} niż młode liście. Częściowo pokrywałoby się to z wynikami doświadczeń autorki, w których pomidory miały manganu pod dostatkiem i pewne jego nadwyżki pozostawały w liściach dolnych. Romney i Toth nie wspominają, by badali rozmieszczenie manganu u roślin niedoborowych, co autorka miała możność obserwować w swoich doświadczeniach. Z drugiej strony autorzy ci stwierdzają, że gdy zwilżali liście pomidora i soi roztworem Mn^{54}, izotop ten był wchłaniany i rozprowadzany przez roślinę, przy czym więcej izotopu Mn^{54} wędrowało w górę, do miejsc intensywnego wzrostu, niż w dół.

Dla rośliny ważne jest nie tylko, czy otrzyma mangan i w jakiej ilości, ale także i to, kiedy go otrzyma. Doświadczenie autorki przeprowadzone w kulturach wodnych (dośw. 2) wskazywałoby, że produkcja owoców po-

midorów zależy od dostatecznego dopływu manganu w okresie przed kwitnieniem, a nawet i w okresie zawiązywania owoców (tab. 1). Natomiast z doświadczenia 1 wynika, że dawka manganu zastosowana przed kwitnieniem nie przyniosła jeszcze obniżki w plonie części wegetatywnych, ale dla produkcji owoców była już spóźniona (patrz wykres, ryc. 2). Tę pozorną rozbieżność wytłumaczyć można tym, że doświadczenie 1 prowadzone było w warunkach silniejszego niedoboru manganu, niż doświadczenie 2 w kulturach wodnych *. W obu doświadczeniach uzyskano zgodny wynik, że na zawartość kwasu askorbinowego w pomidorach korzystnie oddziaływa dopływ manganu w okresach późniejszych, nawet jeszcze w okresie dojrzewania owoców.

składników.

Termin, w którym roślina powinna otrzymać mangan, wiąże się z szybkością jego pobierania. Z doświadczenia 2 wynika, że w pierwszych okresach przed kwitnieniem, pomidory pobrały największe ilości manganu. W okresie dojrzewania owoców tempo pobierania tego mikroelementu było już minimalne. Nasuwa się stąd uogólnienie, że pobieranie manganu przez rośliny ma charakter podobny do pobierania innych mineralnych

W badaniach swych autorka zwróciła uwagę na stosunek Fe: Mn w roślinie doświadczalnej. Stwierdziła ona, że pomidory, które zawierały mniej manganu, posiadały wyższy poziom żelaza w swych tkankach (patrz wykres na ryc. 3). Pokrywałoby się to z wynikami Romney i Totha (1954), którzy w jednym ze swych doświadczeń stwierdzili, że przy $Mn=0$ znacznie wzrosła ilość Fe^{59} w liściach i łodygach soi. Przeciwnie — nawet nieznaczny dodatek manganu do pożywki wywołał zmniejszenie ilości Fe^{59} w tej roślinie. Trudno jeszcze wytłumaczyć, na czym to zjawisko polega. W doświadczeniach autorki niski poziom Mn, a wysoki poziom Fe u pomidorów wykazujących objawy niedoboru manganu sprawiły, że w roślinach tych stosunek Fe:Mn był dosyć szeroki, bo od 2,5:1 do 3,2:1. U pomidorów dostatnio zaopatrzonych w mangan stosunek Fe:Mn wahał się około 1:1. Stosunek ten nigdy nie wyniósł 2:1, jak to stwierdzili dla soi Somers i Shive (1942), mimo, że np. w doświadczeniu 2 w kulturach wodnych pożywka zawierała około 9 razy więcej żelaza niż manganu. Utrzymywanie się w roślinie stosunku Fe:Mn=1:1 mimo woli nasuwa na myśl hipotezę Gerretsena (1949. 1950). W myśl tej hipotezy przy fotolizie wody jon Mn^{+++} odbiera elektron od jonu OH^{-}, a jon Fe^{++} jest dawcą elektronu jonowi H^{+}. Stosunek Fe:Mn=1:1 byłby więc

* Jedna roślina z serii kontrolnej (Mn=0) pobrała z zanieczyszczeń: w doświadczeniu wazonowym 1 — 30γMn, a w doświadczeniu 2 w kulturach wodnych — 600γMn.

korzystny dla równowagi fotosyntetycznego aparatu. Podkreślić jednak należy, że hipoteza Gerretsena nie została jeszcze sprawdzona. Badania Kesslera (1957) wykazały, że mangan jest rzeczywiście czynny przy przemianach jonu OH— (w formę nadtlenku), jednak przypuszczenia Gerretsena o udziale żelaza w fotolizie wody nie znalazły jeszcze potwierdzenia. Z drugiej strony należy pamiętać, że stosunek Fe:Mn w roślinie odgrywa rolę nie tylko przy fotosyntezie, ale i przy wielu innych reakcjach oksydo-redukcyjnych (o czym będzie mowa dalej).

W doświadczeniach swych autorka usiłowała zbadać, jak wpływa żywienie manganem na proces fotosyntezy u pomidorów. W doświadczeniu 3 (patrz tab. 3) autorka stwierdziła zasadnicze różnice w zawartości cukrów redukujących: przy niedoborze manganu było ich dużo mniej niż w liściach pomidorów zaopatrzonych w mangan. Fakt ten pokrywa się z wynikami wielu autorów, którzy wykazali korzystny wpływ manganu na syntezę i zawartość cukrów w roślinach (Mc Harque J. S. 1926, cyt. Mulder i Gerresten 1952; Etlinge 1941; Własiuk 1941, 1945, Szkolnik i in. 1947, cyt. Maksimow, 1954; Maksimow i Chroboczek 1954 i in.). Przeprowadzone jednak przez autorkę pomiary intensywności oddychania liści wykazały, że jest ono dużo silniejsze przy Mn=0 niż przy Mn=7,5 mg (tabl. 3). Zachodzi więc pytanie: czy przy niedoborze manganu jest słabsza asymilacja CO_2 (czego dowodem byłaby obniżona zawartość cukrów), czy też bardziej intensywne procesy oddychania powodują szybsze spalanie wyprodukowanych już asymilatów? Porównując różnice względne widzimy, że u roślin „bezmanganowych" zawartość cukrów w liściach, a szczególnie w owocach, była kilkakrotnie niższa niż u roślin zaopatrzonych w mangan, natomiast różnice w intensywności oddychania były najwyżej dwukrotne (tab. 3). Wydaje się słuszne przypuszczenie, że tak duże różnice w zawartości cukrów nie mogły powstać jedynie na skutek silniejszego spalania produktów asymilacji w seriach Mn=0. To samo potwierdza wynik doświadczenia 4 (tab. 4 i 5), z tym, że różnice w zawartości cukrów są mniej kontrastowe, zapewne w związku z mniej ostrym niedoborem Mn u roślin „bezmanganowych".

W poszukiwaniu dalszych dowodów na udział manganu w fizjologicznych procesach autorka analizowała pomidory na zawartość azotu. W pożywce, którą stosowano do doświadczeń, rośliny te otrzymywały obfite nawożenie azotowe w formie wyłącznie azotanowej. Wyniki, jakie autorka otrzymała (patrz wykres na ryc. 5), wskazywałyby, że pobieranie azotu przez pomidory było niezależne od poziomu manganu w tej roślinie i że prawie cały azot znajdował się w formie zredukowanej. Wyróżniła się tu jedynie seria roślin zacienianych bez manganu, w których około 30% N

pozostało w formie azotanowej * Gdyby i w serii Mn = 0, nie zacienianej, rośliny zawierały takie duże ilości azotanów, mogłoby to być dowodem, że mangan, zgodnie z przypuszczeniami wielu autorów bierze udział wraz molibdenem w redukcji azotu azotanowego. Jednak w serii Mn = 0, nie zacienianej, były minimalne ilości azotanów (podobnie, jak i w seriach zaopatrzonych w mangan). Wobec tego nagromadzenie się azotu azotanowego u roślin „bezmanganowych" zacienianych świadczyłoby, że w tych warunkach rośliny posiadały szczególnie mało produktów asymilacji CO_2 i nie mogły wykorzystać pobranego z pożywki mineralnego azotu. W przeciwieństwie do zacieniania, sacharoza stosowana dolistnie na rośliny „bezmanganowe" zmniejszyła zawartość azotanów do śladów; prócz tego u roślin z tej serii podniósł się ogólny plon N w roślinie i był prawie taki sam, jak w analogicznej serii z manganem.

Wyższa zawartość N oraz obecność pewnych ilości azotanów w roślinach przy zwiększonej dawce molibdenu (patrz wykres na ryc. 5) świadczyłyby, że rola tego mikroelementu nie ogranicza się do redukcji azotu azotanowego, ale że molibden przyczynił się do ogólnego zwiększenia pobierania azotu. Ponieważ w serii Mn = 0 znów część N (większa niż przy Mn = 7,5 mg) pozostała w formie azotanów, wynikałoby, że i tu rośliny bezmanganowe nie mogły nadążyć w dostarczaniu produktów asymilacji CO_2.

Mówiąc o wpływie zacieniania na rozwój pomidorów należy podkreślić, że wpłynęło ono w bardziej destruktywny sposób na rośliny „bezmanganowe" niż na rośliny dostatnio zaopatrzone w mangan. Szczególnie silnie odbiło się to na produkcji owoców i ilości zamagazynowanych w nich cukrów i witaminy C. Przeciwnie — opryskiwania liści sacharozą, a także zwiększona dawka molibdenu, wywołały względnie większą zwyżkę plonu suchej masy i plonu owoców u roślin z serii Mn = 0 niż u roślin z serii Mn = 7,5 mg. Fakty te świadczyłyby, że przy niedoborze manganu jest silnie zachwiana równowaga aparatu fotosyntetycznego, co odbija się na produkcji cukrów, a w dalszej kolejności na gospodarce azotowej, witaminowej czy in. Czy jednak mangan jest specyficznym składnikiem aparatu fotosyntetycznego i bierze czynny udział w fotolizie wody, jak sądzi Gerretsen, Pirson, Kessler oraz inni, o tym na podstawie przedstawionych tu badań rozstrzygnąć nie można.

Wydaje się jednak rzeczą pewną, że jeśli nawet mangan bierze bezpośredni udział w asymilacji CO_2, nie jest to jego jedyną funkcją fizjologiczną, jaką pełni w roślinie. Pamiętajmy, że typowymi objawami niedoboru manganu są zmiany w zabarwieniu liści (tzw. „siateczka"); na czym

* Nagromadzenie się azotanów u roślin cierpiących na brak manganu zaobserwował również u owsa i traw Loeper G. W. (1941 cyt. Mulder i Gerresten 1952).

te zmiany polegają, nie jest dotychczas dostatecznie wyjaśnione, ale bezsprzecznie muszą się one ujemnie odbijać na fotosyntezie. Podobnie i wpływ manganu na produkcję owoców u pomidorów mógłby być tylko częściowo wytłumaczony jego udziałem w asymilacji CO_2. Być może, że między stopniem zaopatrzenia rośliny w Mn a jej generatywnym rozwojem istnieje jakaś bardziej istotna zależność.

Wpływ manganu na intensywność oddychania, jaki autorka stwierdziła u pomidorów, można prawdopodobnie tłumaczyć udziałem manganu w cyklu przemian kwasów trójkarboksylowych, jak to wykazali Ochoa S., Vennesland B. i in. (cyt. Mulder i Gerresten 1952). Aktywność katalazy, czyli enzymu zawierającego żelazo, wiąże się przypuszczalnie ze stosunkiem Fe:Mn w roślinach. Do tego wniosku doszli w każdym razie Weinstein L. W i Robbins W. R. (1955). Badali oni aktywność katalazy i oksydazy cytrochromowej u słonecznika i stwierdzili słabszą aktywność tych enzymów zarówno w przypadku niskiego poziomu Fe w pożywce, jak i wysokiego poziomu Mn. Uogólniając, można by powiedzieć, że zwiększona intensywność oddychania liści pomidorów a także zwiększona aktywność katalazy u roślin cierpiących na niedobór manganu, wskazuje na ogólne zachwianie równowagi procesów oksydo-redukcyjnych w roślinie *. Wykładnikiem tej równowagi jest — być może — stosunek Fe:Mn w tkankach roślinnych, jak to już sugerował w swoim czasie E. Hopkins i in. (1944, cyt. Mulder i Gerresten, 1952).

STRESZCZENIE I WNIOSKI

Autorka przedstawia wyniki swych doświadczeń, przeprowadzonych metodą wazonową i metodą kultur wodnych w latach 1952—1957, z pomidorem jako rośliną doświadczalną. Głównym celem pracy było badanie fizjologicznych funkcji manganu, związanych z procesem fotosyntezy w tej roślinie.

I. Badając gospodarkę manganową w roślinie, autorka stwierdziła, że:

1. Mangan jest kierowany przede wszystkim do stref intensywnego wzrostu. W przypadku niedoboru manganu składnik ten przemieszcza się ze starszych części rośliny do młodszych, intensywnie rosnących.

2. Niedobór manganu wpływa najbardziej destruktywnie na rozwój pomidora w pierwszych stadiach rozwojowych tej rośliny, tj. do okresu przed kwitnieniem. W okresie tym, przy dostatecznym zaopatrzeniu w mangan, tempo pobierania manganu z pożywki jest wtedy najszybsze.

---

* Na niezbędność manganu w utrzymaniu odpowiedniej równowagi redox w roślinie zwracało uwagę wielu autorów, jak Lundegård H. (1939), McElroy i Nason A. (1954) i in.

Dla produkcji owoców pomidorów, w warunkach mniej ostrego niedoboru Mn, ważny był jednak dodatek manganu do pożywki i na początku zawiązywania owoców. Zawartość kwasu askorbinowego w owocach wzrosła jeszcze pod wpływem dawki manganu wprowadzonej w okresie dojrzewania pomidorów.

3. Rośliny zawierające mniej manganu pobierały, w przeliczeniu na 1 g suchej masy, więcej żelaza, niż rośliny lepiej zaopatrzone w mangan.

4. U pomidorów dostatnio zaopatrzonych w mangan stosunek Fe:Mn w liściach i łodygach utrzymywał się na poziomie 1:1. U roślin wykazujących wyraźne objawy niedoboru manganu stosunek ten wahał się od 2,5:1 do 3,2:1.

II. Badając pośrednią drogą udział manganu w fotosyntezie autorka stwierdziła, że w przypadku niedoboru manganu następuje w roślinie silne zachwianie równowagi aparatu fotosyntetycznego. Wniosek ten autorka oparła na następujących faktach:

1. Pomidory wykazujące typowe objawy niedoboru manganu posiadały w liściach i owocach dużo niższą zawartość cukrów niż rośliny zaopatrzone w mangan.

2. U roślin niedoborowych pod względem manganu, przy ich zacienieniu, występowało nagromadzenie w liściach i łodygach znacznych ilości azotanów.

3. Zacienianie wpłynęło w bardzo destruktywny sposób na ogólny rozwój roślin z niedoborem manganu, niż roślin dostatnio zaopatrzonych w mangan. Przeciwnie — dolistne dokarmianie sacharozą podziałało korzystniej na rośliny pozbawione manganu.

III. Prawdopodobny udział manganu w fotosyntezie nie jest jego jedyną funkcją fizjologiczną:

1. brak manganu odbijał się w wybitnym stopniu na rozwoju generatywnym pomidorów;

2. stwierdzenie intensywniejszego oddychania, a także zwiększonej aktywności katalazy w liściach pomidorów wykazujących typowe objawy niedoboru manganu, świadczyłoby o zachwianiu ogólnej równowagi oksydo-redukcyjnej w roślinie.

Przedstawione tu badania nad udziałem manganu w fotosyntezie mają charakter wstępny i będą kontynuowane.

Temat pracy autorka otrzymała od pani prof. dr Anny Nowotny-Mieczyńskiej. Za najwyższe zainteresowanie, jakie stale okazywała tym badaniom, autorka składa Jej serdeczne podziękowanie.

Pracownia Fizjologii Żywienia Roślin
Instytutu Uprawy i Nawożenia Gleb
w Puławach
Kierownik: prof. dr Anna Nowotny-Mieczyńska

(Wpłynęło dn. 14.3.1960)

SUMMARY

Four pot and water-culture experiments were performed with tomato plants in the green house in the years 1952—1957.

I. The author investigated the manganese metabolism in tomato plants. It was established, that:

1. Manganese was transported first of all to the youngest parts of the plant. In the Mn-deficient conditions the manganese was translocated from the older leaves to the younger ones.

2. The Mn-deficiency influenced most destructively the young tomato plants before their blooming period. The yield of the tomato fruits depended, however, on the Mn-supply during the fruit formation. The ascorbic acid content increased in the tomato fruits still under the Mn-supply during period of the fruits ripening.

3. The low Mn-level plants contained more iron, than the high Mn-level ones.

4. The Fe:Mn ratio, in the tomato plants with a sufficient supply of manganese, amounted 1:1. In the Mn-deficient plants it oscillated between 2,5:1 — 3,2:1.

II. The author intended to investigate the role of the manganese in the photosynthetic process. She found in an indirect way a strong disturbance in normal photosynthetic process in the Mn-deficient plants. The evidences of these are as follows:

1. The sugar content in the Mn-deficient leaves and fruits was significantly lower, than in the healthy ones.

2. Mn-deficient leaves and stems contained remarkable quantities of the nitrate nitrogen much more, than the plants sufficiently supplied with Mn.

3. Shading of plants influenced more in a negative way the development of the Mn-deficient tomato plants, than the healthy ones; on the other hand the application of saccharose to leaves increased more the yield of the Mn-deficient plants.

III. The participation of the manganese in the photosynthetic process is not a sole physiological function of this element:

1. Mn-deficiency influenced significantly the generative development of the tomato plants.

2. The Mn-deficient tomato leaves respired more intensively, and showed a higher catalase activity, than the healthy leaves. This would be an indication of destructive effect of the redox potency in the Mn--deficient plants.

Some further experiments are in progress.

Laboratory of Plant Nutrition Physiology
of the Institute for Soil Cultivation
Fertilizing, and Soil Science — Puławy

LITERATURA

Brzeski W. i Kaniuga Z., 1956, Ćwiczenia z biochemii roślin, Warszawa, Państw. Wyd. Nauk.

Burström H., 1939/40, Die Rolle des Mangans bei der Nitratassimilation, Planta 30:129—150 (ref. w. Zeitschr. für Pflanzenernähr. Düng, und Bodenkunde 1948. 41/2/:160).

Chmielewska J. i zespół redakc., 1955. Metody badania składników roślin, Warszawa P.I.W.R.L.

Czosnowski J. i Szweykowska A., 1954, Ćwiczenia z fizjologii roślin, Poznań, Państw. Wyd. Nauk.

Eltlinge E. T., 1941, Effect of manganese deficiency upon the histology of *Lycopersicum esculentum,* Plant Physiol. 16:139—195.

Friederichsen I. 1944, Über Funktionen des Mangans im Stoffwechsel der höheren Pflanzen, Planta 34/1/:67—87.

Gerretsen F. C., 1949, Manganese relation to photosynthesis; Carbon dioxide assimilation and the typical symptoms of manganese deficiency of oats, plant and soil 1/4/:346—358.

Gerretsen F. C., 1950, Manganese in relation to photosynthesis. II. Redox potentials of illuminated crude chloroplast suspensions, Plant and Soil 2/2/:159—193.

Grabianowska B., 1954, Oznaczanie aktywności katalazy w materiale roślinnym, Acta Bioch. Pol. 1/3—4/:265—276.

Kessler E., 1957, Über die Rolle des Mangans bei Photoreduktion und Photosynthese, Planta 49:435—454.

Lundegårdh H., 1939, Mangan als Katalysator der Pflanzenatmung, Planta 29:419—426.

Maksimow A., 1945, Mikroelementy i ich znaczenie w życiu organizmów, PWRiL, Warszawa.

Maksimow A. i Chroboczek E., 1954, Znaczenie mikroelementów w uprawie warzyw na glebach torfowych, Roczn. Nauk Roln. i Leśn. 68-A-3:433—479.

Mapson L. W., 1955, The biosynthesis of ascorbic acid, Vitamins and Hormons 13:71—100.

McElroy W. D. and Alvin Nason, 1954, Mechanism of action of micronutrient elements in enzyme systems, Annual Review of Plant Physiol. 5:1—30.

Mulder E. G., Gerrtsen F. C., 1952, Soil Manganese in Relation to Plant Growth, Advances in Agronomy, 4:221—277.

Musierowicz A., Górski A., Zagitz J., 1948, Materiały do poznania zawartości manganu w glebach polskich, Roczn. Nauk Roln. Leśn. 51:265—274.

Olsen C., 1950, The Significance of Concentration for the Rate of Ion Absorption by Higher Plants in Water Culture, Physiologia Plantarum 3/2/:152—164

Oulette G. J., 1951, Iron-manganese interrelationships in plant nutrition, Scientific Agriculture 31/7/:227—285.

Pirson A., Bergman L., 1955, Manganese Requirement and Carbon Source in Chlorella, Nature 176/4474/:209—210.

Reifer J., 1939, Nitrate Nitrogen in Plant Material, N. Z. Journ. Sci. a Tech. XX./No 6 B/341 B.—345 B.

Romney E., Toth S., 1954, Plant and soil studies with radioactive manganese. Soil Sci. 77/2/:107—117 (wg tłumaczenia O. Nowosielskiego: Zastosowanie izotopów w badaniach rolniczych — zbiór przekładów pod red. M. Górskiego i St. Moskala, Warszawa P.I.W.R.iL., 1956).

Ruck H. C., Gregory F. G., 1955, Mobility of manganese, magnesium and potassium in leaf tissues, Nature 175:378—379 (ref. w Zeitschr. für Pflanzenernähr. Düng. u. Bodenkunde 1955, 71/2/:161).

Rudra M. N., 1938, Role of manganese in the biological synthesis of ascorbic acid, Nature 141:203.

Rudra M. N., 1938, Role of manganese in the biological synthesis of ascorbic acid, Nature 153:743.

Ruszkowska M., Zinkiewicz J., 1953. Kwas askorbinowy w pomidorach, Roczn. Nauk. Roln. 66-A-2:29—42.

Schillak R., 1954, Oznaczanie składników mineralnych w materiałach roślinnych, Referaty i Komunikaty Zjazdu P.T.G. w r. 1954.

Stiles W., 1946, Trace elements in plants and animals.

Szkolnik M., 1950, Znaczenije mikroelementow w żizni rastienij i w ziemledielii, Izd. Ak. N. SSSR, Moskwa — Leningrad.

Weinstein L. W., Robbins W. R., 1955, The effect of different iron and manganese nutrient levels on the green and albino sunflower leaf tissues, Plant Physiol. 30/1/:27—32.