Wstępne badania nad jednocześnie i nieprzerwanie oznaczaną intensywnością transpiracji i absorpcji wody u nie uszkodzonych roślin fasoli w kulturach wodnych

*Preliminary studies the rate of transpiration and water absorption
by intact bean plants in water culture determined continuously
and simultaneously*

J. TARŁOWSKI

W poprzednich pracach (Tarłowski 1955, 1956, 1961) opisano nową metodę jednoczesnego oznaczania transpiracji i absorpcji wody przez całe, nie uszkodzone rośliny. W ostatniej z tych prac opisano nowe modyfikacje aparatury i dokonano szczegółowej analizy błędów metody w oparciu o wyniki prób przeprowadzonych na modelach martwych.

Na ulepszonym aparacie, podobnie jak w ubiegłych latach, wykonano szereg doświadczeń z roślinami. Podstawowym ich celem było przebadanie pracy aparatu w warunkach ustabilizowanych, tzn. przy możliwie małych zmianach warunków zewnętrznych (aby sprawdzić możliwość uchwycenia drobnych wahań w intensywności obu procesów) oraz przy możliwie dużych i gwałtownych zmianach tych warunków (aby sprawdzić, czy i w tym przypadku metoda pozwala wiernie notować przebieg badanych procesów).

CZĘŚĆ DOŚWIADCZALNA

Materiał roślinny

Wszystkie badania wykonano na fasoli szparagowej „Saxa”, hodowanej w kulturze wodnej na pożywce według Bassalika (Tarłowski 1956).

Rośliny po skielkowaniu przenoszono na gazę do krystalizatorów, gdzie rosły na wodzie wodociągowej do rozwinięcia pierwszej pary listków. Następnie przenoszono po 4 rośliny do jednolitrowych naczyń na pełną pożywkę, którą zmieniano co kilka dni. Ubytek wody uzupełniano codziennie utrzymując poziom pożywki na takiej wysokości, aby tylko część korzeni była zanurzona w roztworze, co umożliwiało utrzymanie normalnych warunków oddychania korzeni bez przewietrzania.

Wszystkie rośliny rosły i rozwijały się normalnie. Po rozwinięciu 6—7 piętér liści trójdzielnych kwitły i wykształcały normalne strąki.

Technika przygotowania doświadczeń i ich likwidacji

Niemal wszystkie przeprowadzone doświadczenia trwały 24 godziny bez przerwy. Do doświadczeń dobierano rośliny o możliwie jednakowej powierzchni liści. Na jedną dobę przed doświadczeniem dawano roślinom świeżą pożywkę, a na kilka godzin przed rozpoczęciem badań wazon z wybranymi roślinami przenoszono do kabiny doświadczalnej, aby osiągnęły temperaturę otoczenia.

Sposób osadzania roślin w kolbach doświadczalnych był następujący. W pierwszej kolejności montowano i ustawiano na wagach wszystkie zestawy kompensacyjne, tak aby w kolbach A i w cylindrach B (Tarłowski 1961, str. 74) było zamknięte po 50 ml powietrza. Do każdej kolby A zestawu doświadczalnego wlewano około 25 ml pożywki i umieszczano w niej roślinę. Łodyżkę owijano zwitkiem waty, nasyczonej lanoliną i osadzano w korku, w którym wycięte były jeszcze 2 otwory. W jednym z nich osadzona była rurka szklana, sięgająca niemal dna kolby, a w drugim — rurka wygięta pod kątem 90° , na którą nakładano rurkę gumową łączącą kolbę A z cylindrem B. Górną powierzchnię korka zalewano masłem kakaowym. Następnie kolbę wypełniano przewietrzoną pożywką. Usuwano powietrze pozostające na korzeniach rośliny i pod korkiem. Po całkowitym wypełnieniu kolby pożywką odciągano z niej pipetą 50 ml pożywki i łączono rurką gumową z cylindrem B. Po tych manipulacjach w kolbie pozostawało około 75 ml pożywki.

Kolby z roślinami ustawiano na szalkach wag, tak aby łodygi i liście, które częstokroć znacznie przewyższały wagi, nie hamowały ruchów belek. Było to szczególnie ważne ze względu na ruchy nastyczne liści.

Po zakończeniu doświadczenia odcinano wszystkie liście, oznaczano ich powierzchnię oraz świeżą masę. Łodygę oczyszczano z lanoliny i masła kakaowego, korzenie obsuszano na bibule i oddzielnie ważono.

SPOSÓB PRZEDSTAWIENIA WYNIKÓW

Krzywe przedstawiające przebieg badanych procesów (ryc. 1, 2 i 3) wykreślono w ten sam sposób, jak w poprzednio opisanych doświadczeniach (1955, 1956). Na osi odciętych odkładano czas w godzinach, na osi rzędnych — intensywność procesów wyrażoną w mg/min w liczbach bezwzględnych (na całą roślinę). Linia ciągła przedstawia transpirację, kropkowana — absorpcję.

Aby móc przedstawić na wykresie nawet niewielkie zmiany w intensywności badanych procesów, wyliczono średnie wartości intensywności

dla 10-minutowych odcinków czasu. Oczywiście ilość pojedynczych oznaczeń (zrzutów 63,4-miligramowych odważników), składających się na jeden punkt krzywej, zależy od intensywności w danym 10-minutowym okresie. W omawianych doświadczeniach ilość ta waha się od 0,4 przy intensywności 2,5 mg/min do 6,8 — przy intensywności 43,5 mg/min.

Zmienność warunków zewnętrznych przedstawiono na wykresach w sposób następujący. Światło — odcinki nie zakreskowane, ciemność — odcinki ukośnie zakreskowane. W górnej części rycin linia ciągła oznacza temperaturę, linia przerywana — niedosyt wilgotności wyznaczony z różnicy psychrometrycznej wyrażony w milibarach.

Podobnie jak w poprzednich pracach przytoczono poniżej zaledwie kilka doświadczeń, zachowując numerację chronologiczną.

Doświadczenie 36/6/57

Przedmiotem badań były rośliny 47-dniowe (wysiane 2.V.1957) w fazie owocowania (strąki do 7 cm długości). Doświadczenie trwało od 16⁰⁰ dnia 18.VI. do 16⁰⁰ dnia 19.VI.1957 r. W dniu poprzedzającym doświadczenia pogoda była słoneczna, temperatura w ciągu dnia osiągnęła 29°C w cieniu.

Podczas doświadczenia rośliny były nieprzerwanie oświetlane (odległość włókna 300 W żarówek od liści 25—50 cm). Temperatura wahała się od 29,6 do 31,9°C. Niedosyt wilgotności — od 12,0 do 15,3 mb.

Ryc. 1. Doświadczenie 36/6/57. Roślina Nr 1. Przebieg transpiracji i absorpcji wody u 47-dniowej fasoli w warunkach nieprzerwanego oświetlenia, przez 24 godziny
Experiment 36/6/57. Plant no 1. Course of transpiration and water absorption in 47 days old bean plant in continuous illumination during 24 hours period

Charakterystykę roślin doświadczalnych oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji przedstawia tabela 1.

Jak widać z przytoczonych liczb, materiał roślinny nie był wyrównany nie tylko pod względem masy, lecz i intensywności przebiegu ba-

danych procesów. Ponieważ, jak wspomniano, rośliny były w fazie owocowania, różnice te można prawdopodobnie tłumaczyć niejednakowym stopniem dojrzałości roślin i różnicami w stanie fizjologicznym liści (na co wskazuje pośrednio ciężar jednego dcm^2 liści znacznie mniejszy niż w doświadczeniach przeprowadzonych na roślinach młodych i intensywnie rosnących). Pomimo dużych różnic w intensywności transpiracji i absorpcji wody, występujących pomiędzy poszczególnymi roślinami, charakter przebiegu procesu był podobny. Dlatego na wykresie przedstawiono dane dotyczące tylko rośliny nr 1 (ryc. 1).

Tabela 1 — Table 1

Charakterystyka roślin badanych w doświadczeniu 36/6/57 oraz sumaryczne wielkości transpiracji i absorpcji w ciągu 24 godzin

Characteristics of studied plants in experiment 36/6/57 and total values of transpiration and absorption during 24 hours period

Nr rośliny No. of plant	1	2	3	4
Świeża masa roślin po dośw. w g Fresh weight of plants after the experiment in g	17,20	20,49	25,57	21,89
Sucha masa liści po dośw. w g Dry weight of plants after the experiment in g	5,45	6,24	6,42	7,53
Powierzchnia liści w dcm^2 Surface of leaves in dcm^2	3,736	3,878	3,803	4,207
Ciężar 1 dcm^2 liści w g Weight of 1 dcm^2 of leaves	1,46	1,61	1,69	1,79
Sumaryczna absorpcja w g Total absorption in g	16,86	25,59	37,85	41,83
Sumaryczna transpiracja w g Total transpiration in g	16,17	24,58	35,50	40,58
Stosunek A:T Ratio A: T	1,043	1,026	1,066	1,031

Przy ocenie przebiegu transpiracji i absorpcji wody przedstawionym na ryc. 1 należy zwrócić uwagę na fakt, że przedmiotem badania była roślina charakteryzująca się małą intensywnością wzrostu. Udział młodych, rosnących liści w całej powierzchni transpirującej wynosił zaledwie 8,2%. Doświadczenie prowadzono na roślinie przeniesionej z warunków, w których niewątpliwie transpiracja była intensywna i następnie przez 24 godziny oddziaływano na nią nieprzerwanym oświetleniem. Uniemożliwiło to prawdopodobnie wyrównanie deficytu wody, jaki po-

wstał w dniu poprzedzającym doświadczenie. Być może, tym się też częściowo tłumaczy mała intensywność transpiracji.

W ciągu całego doświadczenia oba badane procesy wykazywały pewne fluktuacje. Wobec stałości oświetlenia i bardzo małych zmian w temperaturze i niedosycie wilgotności powietrza trudno jest mówić o zależności tych zmian od warunków zewnętrznych kontrolowanych w doświadczeniu.

Ponieważ stała zmienność intensywności obu procesów utrudnia określenie wzajemnego ich stosunku w czasie trwania doświadczenia, a sumaryczna absorpcja przewyższa transpirację, przeprowadzono dodatkowe obliczenia obrazujące stosunek absorpcji do transpiracji (A:T) w dwugodzinnych odstępach czasu (tabela 2).

Tabela 2 — Table 2

Przebieg absorpcji i transpiracji oraz stosunek A:T u rośliny nr 1 w doświadczeniu 36/6/57 w dwugodzinnych odstępach czasu (Transpirację wyrażono w procentach od sumarycznej absorpcji)

Course of absorption, transpiration and A:T ratio in plant 1 from experiment 36/6/57 in 2 hours intervals

Godziny Hours	Absorpcja w % Absorption in %	Transpiracja w % absorpcji Transpiration in % of absorption	Stosunek A:T Ratio A:T
16—18	6,9	6,8	1,03
18—20	6,5	7,1	0,91
20—22	6,1	4,9	1,24
22—24	5,2	4,9	1,07
0—2	6,1	5,6	1,08
2—4	6,1	5,6	1,08
4—6	10,4	8,3	1,25
6—8	10,9	10,5	1,04
8—10	12,2	12,4	0,98
10—12	10,0	9,0	1,11
12—14	8,7	9,4	0,92
14—16	8,7	9,4	0,92
16—16 ²⁰	2,2	1,8	—
	100,0	95,7	1,04

W większości przypadków absorpcja przewyższała nieznacznie transpirację, przy czym przewaga ta uwidacznia się nieco wyraźniej w godzinach nocnych. Ponadto można zaobserwować wzmożenie intensywności obu procesów w godzinach dziennych (od godziny 4 nad ranem, gdy w naturalnych warunkach zaczyna świtać).

Doświadczenie 37/7/57

Badano rośliny 17-dniowe (wysiane 19.VI.1957) w fazie trzech pięter liści. Doświadczenie trwało od godz. 19⁰⁰ dnia 6.VII. do 19⁰⁰ dnia 7.VII.1957 r. Dzień poprzedzający doświadczenie był pogodny i ciepły.

Podczas doświadczenia rośliny znajdowały się przez 24 godziny w warunkach przemiennego oświetlenia i ciemności: 4 godziny światła

Ryc. 2. Doświadczenie 37/7/57. Rośliny Nr 1 i 2. Przebieg transpiracji i absorpcji wody u 17-dniowej fasoli w warunkach fotoperiodu: 4 godz. światła, 2 godz. ciemności, przez 24 godziny

Experiment 37/7/57.. Plants no 1 a. 2. Course of transpiration and water absorption in 17 days old bean plant by photoperiodic treatment of 4 hours if light and 2 hours of darkness during 24-hours period

i 2 godziny ciemności. Odległość włókna żarówek od liści: 35—50 cm. Temperatura wahała się od 23,3 do 28,6°C. Niedosyt wilgotności od 6,0 do 13,0 młb.

Charakterystykę roślin doświadczalnych oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji przedstawia tabela 3. Warunki doświadczenia oraz przebieg badanych procesów u roślin nr 1 i 2 przedstawia ryc. 2.

Wobec dużej zgodności przebiegu badanych procesów u obu roślin zostaną one omówione łącznie.

Zgodnie z przewidywaniami intensywność obu procesów wykazuje w zmiennych warunkach dużą amplitudę wahań. Można przy tym stwierdzić wyraźną korelację ich przebiegu ze zmianami warunków i to największą — pod wpływem zmiany: światło — ciemność. Reakcja roślin na światło jest bardzo wyraźna w godzinach dziennych, a znacznie słabsza w godzinach nocnych. W tym okresie (godz. 22⁰⁰—2⁰⁰) światło powoduje raczej wzrost intensywności absorpcji, nie wywierając wyraźnego wpływu na transpirację. W godzinach dziennych w ciemności (godz. 8⁰⁰—10⁰⁰ i 14⁰⁰—16⁰⁰) maleje transpiracja i jeszcze wyraźniej absorpcja. W godzinach dziennych na świetle gwałtownie rośnie transpiracja, a wraz z nią i absorpcja. W godzinach nocnych absorpcja dominuje nad transpiracją, w godzinach dziennych zaś obserwuje się odwrotną zależność.

Tabela 3 — Table 3

Charakterystyka roślin badanych w doświadczeniu 37/7/57 oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji, w ciągu 24 godzin

Characteristics of studied plants in experiment 37/7/57 and total values of absorption and transpiration during 24 hours period

Nr rośliny No of plant	1	2	3	4
Świeża masa roślin po dośw. w g Fresh weight of plants after the experiment in g	10,44	10,91	11,03	10,95
w tym liście I piętra in this laeves from I level	2,15	2,04	2,18	2,50
liście II piętra leaves from II level	1,64	1,81	1,88	1,73
liście III piętra leaves from III level	0,70	0,79	0,77	0,67
razem together	4,49	4,65	4,83	4,90
Część nadziemna (bez blaszek) Shoots (without leaves blades)	2,91	3,20	3,20	3,20
Korzenie Roots	3,04	3,06	3,00	2,85
Powierzchnia liści w dcm ² Surface of leaves in dcm ²	2,073	2,153	2,397	2,347
Ciężar 1 dcm ² liści w g Weight of 1 dcm ² of leaves in g	2,17	2,16	2,01	2,09
Sumaryczna absorpcja w g Total absorption in g	28,59	31,26	29,86	35,95
Sumaryczna transpiracja w g Total transpiration in g	25,23	27,96	26,88	31,26
Stosunek A: T Ratio A: T	1,133	1,118	1,112	1,150

Tabela 4 — Table 4

Przykłady empirycznych wartości transpiracji i absorpcji przy małych i dużych intensywnościach oraz 10-minutowe średnie i błędy średnie. Doświadczenie 37/7/57

Examples of empirical values of transpiration and absorption by low and high intensities with ten minuts means and mean errors. Experiment 37/7/57

Czas zrzutu Time of drop	sekundy seconds	mg/min	średnie 10 min. mean for 10 min	średnie average	średni błąd mean error
-----------------------------	--------------------	--------	--	--------------------	---------------------------------

Transpiracja (mała intensywność). Roślina nr 1
Transpiration (low intensity). Plant no 1

20 37'00"	491	7,75			
46'21"	561	6,78	6,8		
55'42"	561	6,78	6,8		
21 05'03"	561	6,78	6,7	6,65	0,19
14'30"	567	6,71	6,7		
24'03"	573	6,64	6,6		
33'55"	592	6,42	6,3		
44'07"	612	6,24			

Transpiracja (duża intensywność). Roślina nr 2
Transpiration (high intensity). Plant no 2

12 20'27"	84	45,8			
22'03"	96	39,6			
23'51"	108	35,2	35,0	36,7	5,23
25'39"	108	35,2			
27'34"	115	33,1			
29'36"	122	31,4			
31'45"	129	30,0			
33'33"	108	35,2			
35'28"	115	33,1	36,9	33,9	3,13
37'10"	102	37,3			
38'34"	84	45,8			
40'04"	90	42,7			
41'20"	76	50,0			
42'44"	84	45,8			
44'14"	90	42,7		46,2	3,18
45'30"	76	50,0	46,2		
45'54"	84	45,8			
48'10"	76	50,0			
49'40"	90	42,7			

U w a g a. Jeśli badany proces przebiegał intensywnie, to na taśmie odległości liniowe między zapisami poszczególnych zrzutów były małe. Np. jeśli odległość liniowa zmieniła się z 10 na 11 mm (czyli z 64 na 70 sekund, w danym doświadczeniu bowiem 1 mm odpowiadał 6,37 sek.),

d. c. tabl. 4

Czas zrzutu Time of drop	sekundy second	mg/min	Średnie 10 min. mean for 10 min.	Średnie average	Średni błąd mean error
-----------------------------	-------------------	--------	---	--------------------	---------------------------------

Absorpcja (mała intensywność). Roślina nr 1

Absorption (low intensity). Plant no 1

8 33'48"	655	5,81			
44'18"	630	6,04	6,2		
54'23"	605	6,30	6,5		
9 03'59"	576	6,60	6,9	7,58	1,83
12'54"	535	7,10	7,6		
21'02"	488	7,79	10,7		
28'24"	442	8,61			

Absorpcja (duża intensywność). Roślina nr 2

Absorption (high intensity). Plant no 2

12 50'36"	122	31,4			
52'45"	129	30,0			
55'00"	135	28,4	27,7		
57'21"	141	27,2			
59'55"	154	24,9		28,9	2,07
13 02'16"	141	27,2			
04'31"	135	28,4			
06'33"	122	31,4	29,3		
08'42"	129	30,0			
		30,0			
10'51"	129	37,3			
12'33"	102	42,7			
14'03"	90	45,8	44,0		
15'27"	84	50,0		47,2	6,20
16'43"	76	54,3			
17'53"	70	54,3			
19'03"	70	45,8			
20'27"	84				

to intensywność zmieniła się z 59,4 na 54,3 mg/min, czyli o 5,1 mg/min. Odpowiednio przy małej intensywności procesu odległości liniowe były większe. Np. przy zmianie odległości ze 100 na 101 mm (czyli z 637 na 643 sek) intensywność zmieniała się z 5,97 na 5,91 mg/min, czyli o 0,06 mg/min.

Średnie 10-minutowe wyliczono tak samo jak dla wykresów na ryc. 2. Natomiast błąd standardowy, (μ) określono dla średnich obliczonych z grup odczytów o zbliżonych intensywnościach ustalonych niezależnie od okresu, jaki one obejmowały.

Podobnie jak w poprzednim doświadczeniu w przebiegu obu procesów występują drobne fluktuacje, nie skorelowane ze zmianami kontrolowanych warunków zewnętrznych.

Stosunek sumarycznej absorpcji do transpiracji jest u wszystkich badanych roślin większy od jedności i wynosi średnio 1,128.

Jak już wspomniano krzywe przedstawione na ryc. 2 obrazują średnie intensywności przebiegu obu procesów dla 10-minutowych okresów czasu, wyrażone w mg/min. Przy takim sposobie przedstawienia ulegają zatarciu chwilowe, drobne wahania, spowodowane z jednej strony błędami samej metody, z drugiej zaś — być może — uzależnione od rośliny. Aby zobrazować wielkość tych wahań przy najmniejszych i największych intensywnościach, przytoczono w tabeli 4 dane wyliczone bezpośrednio z taśmy samopisu.

Doświadczenie 38/8/57

Obiektem badań były rośliny 22-dniowe (wysiane 19.VI.57) w fazie 4 pięter liści. Doświadczenie trwało od godz. 20⁰⁰ dnia 11.VII. do godz. 17⁰⁰ dnia 12.VII.1957 r. Dzień poprzedzający doświadczenie był pochmurny. Do kabiny doświadczalnej rośliny zostały przeniesione o godz. 18⁰⁰, gdzie w dalszym ciągu pozostawały na świetle. Od godz. 21⁰⁰ dnia 11.VII. do godz. 15⁰⁰ dnia 12.VII. doświadczenie prowadzono w ciemności (co 15 min. zapalano zielone światło. Żarówka 1,3 W w odległości 50 cm od roślin). Temperatura wahała się od 22,3 do 27,4°C. Niedosyt wilgotności — od 2,9 do 9,9 mb.

Charakterystykę roślin doświadczalnych oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji przedstawia tabela 5. Warunki doświadczenia oraz przebieg badanych procesów u wszystkich czterech roślin przedstawia ryc. 3.

W ciągu całego okresu ciemności amplituda wahań intensywności obu procesów u wszystkich badanych roślin jest w zasadzie niewielka.

Wszystkie rośliny wykazały również i w tym doświadczeniu bardzo wyraźne wahania w intensywności obu procesów, pomimo że zmiany temperatury i niedosytu wilgotności otaczającego powietrza były nieznaczne i doświadczenie prowadzono przez cały czas (21⁰⁰—15⁰⁰) w ciemności. Jedynie u rośliny nr 2 transpiracja utrzymuje się na stałym niemal poziomie od godz. 22³⁰ do 7⁰⁰). Z wyjątkiem rośliny nr 4 wszystkie pozostałe wykazują większą zmienność intensywności transpiracji w godzinach dziennych.

Zapalenie światła o godz. 15⁰⁰ spowodowało u wszystkich roślin bardzo znaczny wzrost transpiracji i nieco słabszy wzrost absorpcji.

Również i w tym doświadczeniu, podobnie jak w poprzednich, stosunek A:T był u wszystkich roślin większy od jedności i wynosił średnio 1,176. Stałe zmiany w intensywności badanych procesów utrudniają określenie tego stosunku w ciągu poszczególnych okresów czasu. W tabeli 6 przedstawiono stosunek ilości wody pobranej do wytranspirowanej w dwu-

Tabela 5 — Table 5

Charakterystyka roślin badanych w doświadczeniu 38/8/57 oraz sumaryczne wielkości absorpcji i transpiracji w ciągu 24 godzin

Characteristics of studied plants in experiment 38/8/57 and total values of absorption and transpiration during 24 hours period

Nr rośliny No of plant	1	2	3	4
Świeża masa roślin po dośw. w g Fresh weight of plant after the experiment in g	19,14	19,97	16,39	19,56
w tym liście I piętra in this leaves from I level	1,74	2,71	1,96	2,50
liście II piętra leaves from II level	2,41	1,76	2,74	1,97
liście III piętra leaves from III level	2,33	2,96	2,26	2,63
liście IV piętra leaves from IV level	1,64	1,16	0,50	1,37
liście V piętra leaves from V level	0,18	0,31	—	0,20
liście VI piętra leaves from VI level	—	—	—	0,11
razem together	8,33	8,90	7,47	8,78
część nadziemna (bez blaszek) shoots (without leaves blades)	5,59	5,86	4,75	5,74
korzenie roots	5,22	5,21	4,17	5,04
Powierzchnia liści w dcm ² Surface of leaves in dcm ²	3,686	3,958	3,241	4,168
Ciężar 1 dcm ² liści w g Weight of 1 dcm ² of leaves in g	2,26	2,25	2,30	2,11
Sumaryczna absorpcja w g Total absorption in g	12,05	14,71	12,17	16,55
Sumaryczna transpiracja w g Total transpiration in g	9,95	12,62	10,21	14,58
Stosunek A:T Ratio A:T	1,211	1,166	1,192	1,135

godzinnych okresach czasu, przyjmując sumaryczną absorpcję w ciągu całego doświadczenia za 100%.

Mimo bardzo małych wahań temperatury i niedosytu wilgotności w okresie ciemności (godz. 21⁰⁰—15⁰⁰) można stwierdzić, że stosunek A:T w godzinach nocnych był znacznie większy od jedności, natomiast w go-

Ryc. 3. Doświadczenie 38/8/57. Rośliny Nr 1, 2, 3 i 4. Przebieg transpiracji i absorpcji wody u 22-dniowej fasoli, w ciągu 18 godzin ciemności (godz. 21.00 — 15.00) Experiment 38/8/57. Plants no 1, 2, 3 i 4. Course of transpiration and water absorption in 22 days old bean plant during 18 hours of darkness (21.00 h — 15.00 h)

dzinach dziennych (od 11⁰⁰ do 15⁰⁰) wykazuje tendencję spadkową, malejąc nawet poniżej jedności.

W porównaniu z doświadczeniem 36/6/57 rośliny stanowiły materiał bardziej wyrównany (z wyjątkiem rośliny nr 3) nie tylko pod względem

masy, powierzchni liści, ale i intensywności badanych procesów. Chociaż ogólny charakter krzywych przedstawionych na ryc. 3 u wszystkich czterech roślin jest podobny, to jednak liczby przytoczone w tabeli 6 wskazują na dość dużą zmienność osobniczą. Zmienność tę obrazuje błąd średni (standartowy) średniej arytmetycznej (μ), obliczony dla trzech najbardziej wyrównanych roślin.

Tabela 6 — Table 6

Wahania w przebiegu absorpcji i transpiracji wody oraz stosunek tych dwóch wielkości (A: T) u roślin nr 1, 2 i 4 w doświadczeniu 38/8/57, obliczone dla dwugodzinnych odcinków czasu.

(Transpirację wyrażono w procentach od sumarycznej absorpcji)

Changes during the course of water absorption and transpiration and in the ratio A: T in plants nos 1, 2 a. 4 in experiment 38/8/57 in 2-hours intervals

Godziny Hours	Absorpcja Absorption		Transpiracja Transpiration		Stosunek A : T Ratio A : T
	w % in %	μx	w % A in % A	μx	
19—20	1,84	—	1,45	0,85	1,265
20—21	7,51	0,93	5,79	0,91	1,297
21—23	7,83	1,45	4,98	0,55	1,573
23— 1	8,86	0,34	5,65	0,92	1,568
1— 3	8,49	0,77	6,49	1,71	1,307
3— 5	9,22	0,66	7,24	1,19	1,273
5— 7	8,90	1,03	6,73	0,73	1,322
7— 9	9,25	1,03	7,32	1,61	1,263
9—11	8,95	1,73	6,81	2,26	1,313
11—13	7,77	0,44	7,96	2,23	0,976
13—15	7,48	0,71	8,04	1,25	0,931
15—16	6,49	0,01	7,34	1,30	0,884
16—16 ²⁰	7,44	—	9,81	—	—
	100,00		85,61		1,120

W omawianym doświadczeniu przedstawiono wpływ zmienności roślin na średni błąd średniej arytmetycznej w dwugodzinnych odcinkach czasu, który stwierdzono w warunkach stosunkowo stałych. W tabeli 7 przytoczono dane obrazujące analogiczną zmienność przy przemienicznym oddziaływaniu okresami światła i ciemności (podobnie jak w doświadczeniu 37/7/57). Aby jednak ewentualnie zmniejszyć reakcję rośliny na nienaturalny dla niej fotoperiod (czterogodzinne cykle światła przerywane dwugodzinnymi okresami ciemności), wyhodowano je od dnia wykiełkowania w warunkach tak zmienionego fotoperiodu.

Tabelę 7 zestawiono na podstawie wyników uzyskanych w doświadczeniu 41/11/57 z dnia 31.VII—1.VIII.1957 r., przeprowadzonym na 42-dniowych roślinach fasoli (wysianej 19.VI.57). Warunki doświadczenia były analogiczne jak w omówionym szczegółowo doświadczeniu 37/7/57.

Jak wynika z liczb zawartych w tabeli, rośliny reagują na okresy światła wzmożeniem obu procesów niezależnie niemal od pory dnia.

Tabela 7—Table 7

Zmienność transpiracji i absorpcji oraz stosunek A:T u roślin nr 1, 2 i 3 w doświadczeniu 41/11/57, obliczone dla dwugodzinnych odcinków czasu, (Transpirację wyrażono w procentach od sumarycznej absorpcji)

Changes during the course of absorption and transpiration and in the ratio A:T in plants nos 1, 2 a. 3 in experiment 41/11/57 in 2-hours intervals

Godziny Hours	Absorpcja Absorption		Transpiracja Transpiration		Stosunek A:T Ratio
	w % in %	μX	w % A in % of A	μX	
—19	3,10	0,66	1,79	0,91	1,731
19—20	5,92	1,49	5,31	0,61	1,114
20—22	5,02	0,35	3,14	0,32	1,598
22—24	13,00	1,08	10,32	1,56	1,259
0— 2	12,40	1,27	11,57	1,15	1,072
2— 4	6,10	0,78	4,38	1,42	1,393
4— 6	12,63	1,02	12,04	0,94	1,049
6— 8	12,85	1,06	12,25	1,80	1,048
8—10	6,16	1,40	4,72	0,41	1,305
10—12	10,74	0,77	11,13	1,06	0,964
12—14	12,08	0,77	12,12	0,50	0,997
	100,00		88,77		1,126

Uwaga: Tłustym drukiem oznaczono okresy ciemności.

Podobnie jak we wszystkich poprzednich doświadczeniach również i tu obserwowano stosunek A:T większy od jedności. Utrzymuje się on w ciągu całego doświadczenia w ten sposób z wyjątkiem godz. 10⁰⁰—14⁰⁰, kiedy można stwierdzić nieznaczną przewagę procesu transpiracji.

Wyliczone w tym doświadczeniu średnie błędy wskazują, że również przy dużej amplitudzie zmienianych nagle warunków zewnętrznych różnice między poszczególnymi roślinami nie były większe niż w doświadczeniu 38/8/57, tzn. w warunkach ustabilizowanych.

DYSKUSJA

Badań, w których by w sposób ciągły oznaczano na zakorzenionych roślinach jednocześnie transpirację i absorpcję wody, niestety dotychczas w literaturze nie opisano. Dlatego prawidłowości stwierdzone w przebiegu obu procesów można jedynie porównywać z wynikami badań transpiracji lub absorpcji prowadzonych oddzielnie.

Liczne obserwacje wskazują na to, że pochłanianie wody przez korzenie odcięte od części nadziemnej przebiega zupełnie inaczej niż przez korzenie roślin nie uszkodzonych i że transpiracja odciętych części rośliny ma często zupełnie inny przebieg niż transpiracja całych, normalnie vegetujących roślin (Weinemann, Le Roux 1945, Crafts, Currier, Stocking 1949, Maksimow 1952, Andersson, Hertz, Rufelt 1954, Rawitscher 1955).

Wyniki uzyskane w opisanych wyżej doświadczeniach są bodaj najbardziej porównywalne z wynikami Lachenmeiera (1932), aczkolwiek te ostatnie nie ilustrują w dostateczny sposób ciągłości przebiegu badanych procesów. (Oznaczenia dokonywane były co godzinę i nigdy nie trwały pełnej doby ze względu na zbyt małą pojemność kalibrowanej kapilary potometru — 1 ml).

Tak więc jedynym, w pełni realnym sprawdzianem wiarygodności uzyskanych wyników jest zgodność ich z ogólnymi prawidłowościami określającymi przebieg absorpcji i transpiracji wody, badanymi przy pomocy różnorodnych metod.

Najbardziej rzucającą się w oczy cechą wszystkich krzywych obrazujących przebieg transpiracji i absorpcji wody w przytoczonych wyżej doświadczeniach są liczne fluktuacje intensywności obu procesów nawet w stosunkowo stałych warunkach.

Zjawisko to zostało zaobserwowane bynajmniej nie po raz pierwszy. W warunkach naturalnych fluktuacje intensywności opisali: Błagowieszczenski (1924), Nutman (1953), van der Pauw (1954), Huber, Miller (1954), Koch (1957), w warunkach mniej lub bardziej stałych Lloyd (1908), Lachenmeier (1932), Karmanow, Pumpianskaja (1956 a i b), Klesznin, Szulgin (1957). Bardzo wyraźne, krótkotrwałe fluktuacje w absorpcji wody, oznaczanej na całych, nie uszkodzonych roślinach można znaleźć w pracy Briegera (1928), chociaż sam badacz nie zwrócił na nie uwagi. Podobne fluktuacje zostały opisane ostatnio przez Küstera (1956).

Ponieważ cytowani badacze stosowali najróżnorodniejsze metody oznaczania i wszyscy obserwowali nagłe i krótkotrwałe wahania intensywności obu procesów, trudno przypuszczać, aby fluktuacje te były wynikiem niedokładności oznaczeń.

Teoretyczne wyjaśnienie omawianego zjawiska nastrocza jednak

poważne trudności. W żadnej z cytowanych prac fluktuacje te nie były bowiem przedmiotem badań i większość autorów pozostawia je bez bliższego wyjaśnienia.

Jak wiadomo, zarówno transpiracja, jak i absorpcja są szczególnie wrażliwe nawet na niewielkie zmiany warunków zewnętrznych. Metoda jest na tyle czuła, że pozwala z dużą dokładnością rejestrować nieznaczne nawet wahania intensywności obu procesów. Dlatego też zmienność roślin, która, jak wykazały omówione wyniki, jest duża, może w niektórych przypadkach utrudniać sprecyzowanie wniosków, uogólniających obserwowane zjawiska.

Autor zdaje sobie sprawę, że przytoczona w niniejszej pracy charakterystyka statystyczna jest dalece nie wyczerpująca i powierzchowna.

Na przykład w tabeli 4 dokonano próby określenia wielkości błędu, jaki kryją krzywe wykreślone ze średnich dziesięciominutowych. Jeśli nawet obliczy się średni błąd standardowy, grupując kolejne obserwacje na podstawie ich zbliżonych wartości niezależnie od okresu, jaki one obejmowały (tzn. tak, jak to uczyniono w tabeli 4), to uzyskane w ten sposób wartości μ nie będą obiektywnie charakteryzować błędu rzeczywistego. Jeśli bowiem w danym odcinku czasu natężenie badanego procesu nie jest stałe, lecz stopniowo narasta lub maleje, to odchylenia wartości początkowych i końcowych obserwacji od wartości średniej będą największe, co bynajmniej nie oznacza, że wyniki są obarczone największym błędem. Wydaje się, że w danym przypadku należałoby raczej obliczać wielkości odchyżeń od określonej krzywej teoretycznej, wyliczonej z równania wielostopniowego. Jednakże taki sposób opracowania uzyskanych wyników wykracza już poza ramy zadań, jakie autor postawił sobie w niniejszej pracy.

Dlatego wydaje się, że próby interpretacji fizjologicznych przyczyn występowania krótkotrwałych fluktuacji przebiegu transpiracji i absorpcji wody na podstawie nielicznych dotychczasowych obserwacji, nie opracowanych przy tym w dostatecznej mierze statystycznie, byłyby przedwczesne. Dlatego w niniejszej pracy autor ogranicza się jedynie do stwierdzenia faktów.

Oprócz krótkotrwałych, nieregularnych fluktuacji w przebiegu badanych procesów stwierdzono mniej lub bardziej wyraźną rytmikę dobową.

Obserwacje te wydają się potwierdzać teorię Bünninga (1953, str. 72—83) o endogenicznej rytmice procesów życiowych u roślin.

Wyraźną rytmikę dobową w przebiegu transpiracji w stałych warunkach opisali: Biale (1941), Montermoso, Davis (1942), Karmannow, Pumpianskaja (1956 b) w przebiegu parcia korzeniowego i płaczu roślin Grossenbacher (1938), Skoog, Broyer, Grossenbacher (1938), Grossenbacher (1939), Speidel (1939); w przebiegu gutacji Engel, Friederichsen (1954).

Dobową rytmikę w przebiegu transpiracji tłumaczono dawniej rytmicznymi ruchami szparek (Sayre 1926, Tagawa 1937). Obecnie zjawisko wydaje się bardziej złożone, ponieważ analogiczne zmiany dobowe obserwowano w transpiracji kutikularnej (Fogg 1944).

Wydaje się bardzo prawdopodobny pogląd, że zmiany dobowe w procesach absorpcji i transpiracji są wynikiem ścisłego powiązania tych procesów z metabolizmem komórki. Świadczą o tym rytmiczne zmiany w przepuszczalności protoplazmy (Brouwer 1954, 1955, van der Paauw 1954, Engel, Friederichsen 1954), w jej lepkości i stopniu uwodnienia (Stalfelt 1954, 1956) oraz zmiany pH plazmy (Loehwing 1953). Podobny wpływ może tu mieć opisana przez Schumacher i Lambertza (1956) zmienność ilości plazmodezm w zewnętrznych ściankach epidermy.

Inni autorzy wiążą rytmiczne zmiany w przebiegu różnych procesów, a w tej liczbie — regulujących bilans wodny rośliny ze zmiennością w aktywności enzymów (Venter 1956), poziomem auksyn (Galston 1954), z intensywnością oddychania (Henderson 1934, Kramer 1937, Skoog, Broyer, Grossenbacher 1938, White 1938, Montermoso, Davis 1942, Hagen 1949, Reinert 1954, Rosene 1954, Decker 1955, Rufelt 1956).

Z liczb zawartych w tabelach dotyczących sumarycznej transpiracji i absorpcji wynika, że stosunek A:T jest większy od jedności. Taki sam wynik uzyskano we wszystkich pozostałych doświadczeniach trwających 24 godziny.

Ten na pozór dziwny fakt łatwo można wyjaśnić, jeśli uwzględnimy przyrost świeżej masy oraz możliwość uzupełniania deficytu wody powstałego w roślinach jeszcze przed doświadczeniem. Na przykład w doświadczeniu 36/6/57 badane były rośliny w stanie owocowania, które zakończyły niemal swój wzrost, dlatego prawdopodobnie bilans wody A:T wynosił średnio 1,041. W doświadczeniach 37/7/57 i 38/8/57 badane były młode rośliny w fazie 3 i 4 pięter liści i stosunek A:T w tych przypadkach wynosił znacznie więcej — średnio 1,128 i 1,176. Oczywiście liczby te muszą być traktowane z dużą ostrożnością, gdyż każde doświadczenie było prowadzone przy innych warunkach zewnętrznych, a okres 24 godzin (w doświadczeniu 38/8/57 nawet 21 godzin) nie może być traktowany jako normalny cykl dobowy. Wydaje się mało prawdopodobne, aby cała obserwowana we wszystkich doświadczeniach przewaga A nad T była spowodowana przyrostem świeżej masy. Należy pamiętać, że we wszystkich przypadkach rośliny na krótko przed doświadczeniem znajdowały się w warunkach bardziej naturalnych (lato, wysoka temperatura i duży niedosyt wilgotności), co mogło wywołać pewien deficyt w zawartości wody. Wskazuje na to fakt, że stosunek A:T był na ogół większy w nocy, a znacznie mniejszy w godzinach południowych. A zatem prze-

wagę absorpcji nad transpiracją w opisanych doświadczeniach należy tłumaczyć przede wszystkim wyrównywaniem deficytu wody powstałego jeszcze przed doświadczeniem i tylko w niewielkim stopniu przyrostem świeżej masy. Powyższe wnioski są zgodne z wynikami innych badań, w których stosunek A:T oznaczano potometrycznie (L a c h e n m e i e r 1932, K ü s t e r 1958).

Wobec istniejącego braku metod, pozwalających w sposób ciągły oznaczać przebieg transpiracji i absorpcji wody na nie uszkodzonych roślinach, powstaje pytanie, w jakim stopniu nowa metoda wypełnia tę lukę.

Dotychczas stosowanym aparatem służącym do takich badań był potometr przystosowany do periodycznych wagań (najnowszy model opisuje K ü s t e r 1958), nie dający jednak możliwości badania procesów w sposób ciągły.

Nowa metoda może być również traktowana jako daleko posunięta modyfikacja metody potometrycznej. Wprowadza ona w niej jednak szereg istotnych zmian, które zdaniem autora zasługują na podkreślenie.

Najważniejszą bodaj zaletą metody jest fakt, że umożliwia korzeniom roślin korzystanie z zapasu tlenu zawartego w powietrzu zamkniętym nad pożywką. W opisanych warunkach zapas ten wystarczał na 24 godziny.

Wprawdzie rejestracja obu procesów odbywa się skokowo, lecz wielkość „skoku” (63,4 mg) jest stosunkowo nieduża i może być zmniejszona.

Ważną zaletą metody jest fakt, że oba procesy rejestrowane są przez cały czas trwania doświadczenia samoczynnie, a badane rośliny nie są ani dotykane, ani przenoszone. Okoliczność ta jest o tyle ważna, że, jak wiadomo, wszelkie mechaniczne bodźce nie pozostają bez wpływu na intensywność transpiracji (S i v a d j a n 1954).

W odróżnieniu od dotychczas stosowanych metod potometrycznych, dzięki zastosowaniu układu kompensacyjnego, uniezależniono dokładność pomiarów absorpcji wody od zmian temperatury.

Mimo tych niewątpliwych zalet praktyczne stosowanie metody następcza zasadniczą trudność, a mianowicie konieczność prowadzenia doświadczeń w zamkniętych lub przynajmniej chronionych od nagłych podmuchów wiatru i bezpośrednich promieni słonecznych pomieszczeniach.

Wprawdzie zastosowanie układu opóźniającego uniezależnia dokładność pomiarów od wstrząsów i słabego ruchu powietrza, lecz silniejsze jego prądy zakłócają normalną pracę otwartych w ciągu całego doświadczenia wag. Natomiast bezpośrednie promienie słoneczne mogą niejednakowo nagrzewać naczynia wchodzące w skład zestawu kontrolnego i doświadczalnego, a tym samym całkowicie zniekształcić oznaczenia absorpcji wody.

Na podstawie wstępnych, omówionych wyżej, doświadczeń z roślinami można przypuszczać, że nowa metoda znajdzie zastosowanie przy roz-

wiązywaniu szeregu problemów związanych z gospodarką wodną roślin. Otwiera ona bowiem nowe możliwości badania bilansu wody na całych nie pozbawionych korzeni roślinach w sposób ciągły, z dostatecznie dużą dokładnością.

STRESZCZENIE

1. Omówiono wyniki wstępnych badań intensywności transpiracji i absorpcji wody nie uszkodzonych roślin fasoli w kulturze wolnej, prowadzonych jednocześnie i w sposób ciągły przy pomocy nowej metody opisanej w poprzednich pracach (Tarłowski 1955, 1956, 1961).

2. We wszystkich doświadczeniach stwierdzono występowanie niewielkich fluktuacji w intensywności transpiracji i absorpcji wody, nie skorelowanych z kontrolowanymi warunkami zewnętrznymi (światłem, temperaturą i wilgotnością powietrza).

3. Zaobserwowano przejawiającą się w różnym stopniu rytmikę dobową, niezależną od kontrolowanych warunków zewnętrznych (nieprzerwana ciemność, nieprzerwane oświetlenie, przemienny fotoperiod — 4 godziny światła : 2 godziny ciemności). Przejawiła się ona przede wszystkim we wzroście intensywności obu procesów w godzinach południowych.

4. W większości przypadków stwierdzono przewagę intensywności absorpcji wody nad transpiracją. Przewaga ta występowała szczególnie wyraźnie w godzinach nocnych niezależnie od warunków oświetlenia i deficytu wilgotności powietrza w tym czasie.

5. Dokonano oceny przydatności metody w badaniach bilansu wody.

*Katedra Fizjologii Roślin SGGW
w Warszawie*

(Wpłynęło dn. 22.8.1960 r.)

SUMMARY

1. The paper reports the results of preliminary investigations on transpiration and water absorption by intact bean plants in water cultures. For the continuous and simultaneous measurements of transpiration and water absorption a new method described in earlier reports was applied (Tarłowski 1955, 1956, 1961).

2. In all the experiments slight oscillations in the intensity of transpiration and water absorption were observed. The oscillations were not correlated with the controlled experimental conditions, i.e. light intensity, temperature, and air humidity.

3. A differently marked daily rhythm was observed. The rhythm was independent of such controlled external conditions as continuous darkness, continuous light, and an alternate photoperiod of 4 hours of light and 2 hours of darkness. The rhythm was mainly manifested by the higher intensity of both processes at noon.

4. In the majority of experiments the intensity of absorption was greater than the intensity of transpiration. The greater intensity of absorption was more pronounced at night, independently of the illumination conditions and of the moisture deficiency in the air at that time.

5. The utility of the method for experiments on the water balance of plants is discussed in the paper.

LITERATURA

- Andersson N. E., Hertz C. H., Rufelt H., 1954, *Physiol. Plant.*, 7:753—767.
 Biale J. B., 1941, *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 38:70—74.
 Błagowieszczeńskij A. W., 1924, *Biull. Sr.-Az. gos. in-ta*, 7:8—14.
 Brieger F., 1928, *Jb. wiss. Bot.*, 69: 295—330.
 Brouwer R., 1954, *Rapp. et communs. Huitième congr. internat. bot. Paris*, sec. 11—12:221—222.
 Brouwer R., 1955, *Netherl. J. Agric. Sci.*, 4(1):43—48.
 Bünnig E., 1953, *Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen*, Springer-Verlag, 539 pp.
 Crafts A. S., Currier H. B., Stocking C. R., 1949, *Water in the physiology of plants*, Waltham: Chronica Botanica.
 Decker J. P., 1955, *Plant. Physiol.*, 30(1):82—84.
 Engel H., Friederichsen I., 1954, *Planta*, 44(5):459—471.
 Fogg G. E., 1944, *Nature*, 154:515.
 Galston A. W., 1954, *Rapp. et communs. Huitième congr. internat. bot., Paris*, sec. 11—12, 326—327.
 Grossenbacher K. A., 1938, *Plant Physiol.*, 13:669—676.
 Grossenbacher K., 1939, *Amer. J. Bot.*, 26:170—109.
 Hagen R. M., 1949, *Plant Physiol.*, 24:441—454.
 Henderson L., 1934, *ibid.* 9:283—300.
 Huber B., Miller R. 1954, *Ber. dtsh. bot. Ges.*, 67:223—234.
 Karmanow W. G., Pumpianskaja S. L., 1956a, *Biofizika*, 1(1):43—48.
 Karmanow W. G., Pumpianskaja S. L., 1956b, *Agrobiologija*, 6(102):117—124.
 Klesznin A. F., Szulgin I. A., 1957, *Fizjol. rast.*, 4(6):548—553.
 Koch W., 1957, *Planta*, 48(4):418—452.
 Kramer P. J., 1937, *Amer. J. Bot.*, 24:10—15.
 Kramer P. J., Currier H. B., 1950, *Ann. Rev. of Plant, Physiol.*, 1:265—284.
 Küster H. J., 1956, *Ber. dtsh. bot. Ges.*, 69(2):67—74.
 Küster H. J., 1958, *Ztsch. f. Bot.*, 46(1):67—74.
 Lachenmeier J., 1932, *Jb. wiss. Bot.*, 76:765—827.
 Lloyd F. E., 1908, *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 82, 142. (według Maksimowa, 1952).
 Loehwing H. C., 1953, *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 60:192—193.
 Maksimow N. A., 1952, *Izbrannyje raboty po zasuchoustojczivosti i zimostojkosti rastienij. t. I. Izd. AN SSR, Moskwa*, 575 pp.
 Montermoso J. C., Davis A. R., 1942, *Plant. Physiol.*, 17:473—480.
 Nutman F. J., 1953, *Ann. Bot.* 17(68):611—614.
 van der Paauw F., 1954, *Rapp. et communs. Huitième congr. internat. bot., Paris*, sec. 11—12:252—256.
 Rawitscher E. L., 1955, *Ber. dtsh. bot. Ges.*, 68:287—296.

- Reinert J., 1954, Fortschr. Bot., 16:330—341.
- Rojecki A., 1959, Tablice psychrometryczne, Wyd. PHIM, Warszawa.
- Rosene H., 1954, Physiol. Plantarum, 7(1):190—194.
- Rufelt H., 1956, *ibid*, 9(1):154—164.
- Sayre J. D., 1926, Ohio. Jour. Sci., 26:233—266.
- Schumacher W., Lambertz P., 1956, Planta 47(1):47—52
- Sivadjan J., 1954, Rapp. et commun. Huitième congr. internat. bot., Paris, sec. 11—12, 71—72.
- Skoog, F., Broyer T. C., Grossenbacher K. A., 1938, Amer. J. Bot., 25:749—759.
- Speidel H., 1939, Planta, 30:67—112.
- Stålfelt M. G., 1954, Physiol. Plantarum, 7:354—574.
- Stålfelt M. G., 1956, Protoplasma, 45(3):285—292.
- Tagawa T., 1937, Hokkaido. Imp. Univ. Jour. Faculty. Agr. 39:271—296.
- Tarłowski J., 1955, Acta Soc. bot. Pol., 24:705—722.
- Tarłowski J., 1956, *ibid*. 25:401—408.
- Tarłowski J., 1961, *ibid*. 30:73—88.
- Venter J., 1956, Z. Bot. 44(1):59—76.
- Weinmann H., Le Roux M., 1945, South African J. Sci. 42:147—153.
- White P. R., 1938, Amer. J. Bot., 25:223—227.