Dynamika zawartości wody i intensywność oddychania liści u pszenicy jarej

*Dynamics of water content and the rate of respiration of spring wheat
leaves*

BRONISŁAW GEJ

Wielu badaczy stwierdziło już, że liście szeregu roślin położone na różnych piętach łodygi różnią się między sobą budową anatomiczno-fizjologiczną (Zalenski 1904), składem chemicznym (Smirnow 1933, Gregory i Sen 1937, Pearsall i Billimoria 1938, Maksimowicz, Okanienko i Bachir 1955), intensywnością transpiracji (Aleksandrow 1922, Jewdokimowa 1959), intensywnością fotosyntezy i stopniem przemieszczania asymilatów (Aleksandrow 1923, cyt. wg Maksimowa 1929, Żdanowa 1956, Czajłachian i Butienko 1957, Krawcowa 1957, Prokofjew, Żdanowa i Sobolew 1957, Bielikow i Kosteccki 1958, Bielikow 1961) oraz innymi właściwościami fizjologicznymi, a wśród nich — zawartością wody i intensywnością oddychania.

Faktem jest, że wierzchołkowe części rośliny, względnie części roślin składające się z młodych, szybko rosnących tkanek są na ogół silnie uwodnione (Kramer 1955, Stocking 1956, Strebeyko 1956). Niekiedy więc, na podstawie zewnętrznego wyglądu i stanu turgorowego rośliny mogłoby się wydawać, że liście wierzchołkowe zawierają więcej wody niż liście dolne. Z badań Krasnosielskiej-Maksimowej (1917), Yappa i Mason (1932), Janiszewskiej (1933—34), Strebeyki (1957), Strebeyki i Karwowskiej (1958) oraz Ziemskiego i in. (1961) wynika jednak, że liście niżej położone z reguły zawierają stosunkowo więcej wody niż liście znajdujące się przy wierzchołku rośliny.

Z kwestią położenia liści na łodydze wiąże się też zagadnienie intensywności oddychania tych liści. Zagadnienie to nie było dotychczas przedmiotem licznych badań. Według Rubina, Arcichowskiej

i Proskurnikowej (1947) dolne liście ziemniaka oddychały słabiej (w przeliczeniu na świeżą masę) niż liście górne, młode. Gregory i Sen (1937), James (1953) oraz Bagdykow (1954) stwierdzili zaś, że (w przeliczeniu na jednostkę suchej masy) natężenie oddychania było słabsze u liści leżących na wyższym piętrze niż na niższym (u jęczmienia i pszenicy).

Stąd też, w związku z badaniami nad odpornością dwu odmian pszenicy jarej na okresowy deficyt wodny (Gej 1962 a, b) wykonano również dodatkowe doświadczenia dotyczące zawartości wody i intensywności oddychania liści różnego piętra u tych roślin.

METODYKA BADAŃ

W niniejszych badaniach, przeprowadzonych w latach 1958—1959, wykorzystano część tych roślin, które wysiano do doświadczeń opisanych w wspomnianej już publikacji (Gej 1962). Dlatego też warunki wegetacji roślin („Opolskiej” i „Ostki Chłopickiej”), sposób pomiaru intensywności oddychania liści (w aparacie Warburga) oraz oznaczanie w nich zawartości azotu białkowego było identyczne jak ww. doświadczeniach.

Liście pszenicy (bez pochwę), przeznaczone do analiz na zawartość wody, ścinano w godzinach rannych z kilkunastu roślin, oddzielnie z poszczególnego piętra rośliny. Liście te, po oznaczeniu świeżej masy, suszono do stałej wagi w temp. 105°C; następnie wyliczano procentową zawartość wody w stosunku do świeżej i suchej masy tych liści. Z każdego piętra pobierano 4 lub 6 prób. W większości przypadków próby te pobierano z roślin dobrze zaopatrzonych w wodę (tzn. kombinacji: „optimum wody”). Próby pobrane z innych kombinacji zaznaczono w tabelach. W r. 1959 oznaczono też zawartość wody w kolejnych liściach pszenicy „Opolskiej” ściętych z roślin rosnących w luźno ustawionych wazonach w hali wegetacyjnej. W wazonach tych pozostawiono po skiełkowaniu tylko 3—4 rośliny, celem zmniejszenia do minimum wzajemnego zacieniania się roślin i stworzenia możliwie jednakowych warunków dla transpiracji liści znajdujących się na różnych piętrach lodygi.

W czasie wegetacji roślin kilkakrotnie przeprowadzono (pod mikroskopem) również analizy powierzchni epidermy z dolnej strony liści różnych pięter u obu badanych odmian pszenicy. Analiz tych dokonano przy pomocy „odcisków” na błonie celuloidowej ze środkowej części blaszki liściowej według zmodyfikowanej metody Mołotkowskiego (Skazkin i inni 1953).

WYNIKI DOŚWIADCZEŃ

Zasadnicze i systematyczne wyniki oznaczeń zawartości wody w kolejnych liściach pszenicy „Opolskiej” w różnych fazach wegetacji przedstawione są w tabeli 1. Wyniki te odnoszą się głównie do liści zielonych, nie wykazujących wizualnych oznak obumierania. Suchą masę tych liści ilustrują dane w tabeli 2. Dalsze wyniki dotyczące zawartości wody w liściach położonych na różnych piętrach rośliny zestawione są w tabeli 3 i 4. Tabele te zawierają wyniki otrzymane z różnych doświadczeń, tzn. obrazują one zawartości wody w kolejnych liściach różnych odmian pszenicy jarej, hodowanych zarówno w warunkach hali

Tabela 1 — Table 1

Zawartość wody w liściach różnych pięter u pszenicy „Opolskiej” w czasie jej wegetacji
(dośw. wazonowe w 1959 r.)

Water content in the leaves located at different levels on the stalk of “Opolska” wheat during its vegetation (pot experiment 1959)

Nr piętra liści No. of leaf level on the stalk	Faza wegetacji i data pobrania prób: The stage of vegetation and date of experiment:											
	Pełne krze- wienie Tillering (advanced) 18.V.	Pocz. s.rze- lania w źdźbło Shooting (initial) 29.V.	Pełne strze- lanie w źdźbło (Shooting (advanced) 4.VI.	Pocz. kłosze- nia Earing (initial) 15.VI.	Koniec wy- kłoszania się Earing (end) 23. VI.	Pocz. dojrz.ł. mlecznej Milk ripe stage (initial) 6.VII.						
	Zawartość wody w % masy: Water content in % of matter:											
	śwież. fresh	suchej dry	śwież. fresh	suchej dry	śwież. fresh	suchej dry	śwież. fresh	suchej dry	śwież. fresh	suchej dry	śwież. fresh	suchej dry
VII	—	—	—	—	—	—	71,3	249	—	—	68,6	218
VI	—	—	—	—	—	—	73,7	279	70,7	241	70,9	245
V	—	—	81,0	427	79,8	396	77,6	346	74,7	296	73,7	280
IV	—	—	83,8	517	84,1	530	81,6	445	77,6	348	—	—
III	88,7	788	86,2	624	86,0	615	72,0	252	—	—	—	—
II	87,3	689	76,5	329	36,8*	54*	—	—	—	—	—	—
I	87,7	713	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Przedz. ufności L.S.D. p = 0,05)	0,4	24	1,6	47	1,7	30	1,0	29	1,4	29	1,1	22

* Liście żółknące i zasychające
Yellowed and dying leaves

wegetacyjnej, jak i na poletkach Zakładu Fizjologii Roślin SGGW, przy stałym optymalnym zaopatrzeniu roślin w wodę, jak i po okresie deficytu wodnego w fazie krzewienia.

Tabela 2 — Table 2

Sucha masa blaszki liściowej pszenicy „Opolskiej” w różnych fazach wegetacji rośliny (doświadcz. wazonowe w 1959 r.)

The dry matter of individual leaf blade of “Opolska” wheat during various stages of plant vegetation (pot experiment 1959)

Nr piętra liści No. of leaf level on the stalk	Sucha masa liścia (w mg) w fazie: The dry matter of leaf (in mg) at stage of development:					
	pełne krzewienie tillering (advanced)	początek strzelania w źdźbło shooting (initial)	pełne strzelanie w źdźbło shooting (advanced)	początek kłoszenia earring (initial)	koniec wykłazania się earring (end)	początek dojrzał. mlecznej milk ripe stage (initial)
	18.V	29.V	4.VI	15.VI	23.VI.	6.VII
VII	—	—	—	37	—	56
VI	—	—	—	46	50	62
V	—	46	54	58	61	69
IV	—	39	54	58	64	—
III	26	30	25	29	—	—
II	16	17	15	—	—	—
I	10	—	—	—	—	—
Przedz. ufności L.S.D. (p=0,05)	2	3	5	8	6	17

Ze wszystkich tych analiz wynika, że w okresie od początku strzelania w źdźbło aż do początku dojrzewania — liście położone na górnych piętrach, a więc młodsze wiekiem, zawierały mniej wody niż liście dolne, starsze (niekiedy o 10% w stosunku do ich świeżej masy). Inaczej mówiąc, zawartość wody w liściach zależała od położenia ich na łodydze. Im wyższy liść, tym mniejsza była procentowa zawartość wody zarówno w przeliczeniu na świeżą, jak i na suchą masę tych liści. Prawidłowość ta utrzymywała się tylko w tym przypadku, jeśli porównywano liście zielone, będące w stanie turgoru i nie wykazujące oznak obumierania. Z chwilą gdy dolne liście zaczęły żółknąć, wtedy uwodnienie ich wyraźnie obniżało się.

Z danych przedstawionych w tabeli 1 wynika, że różnice w zawartości wody między kolejnymi liśćmi na roślinie przekraczały prawie zawsze wartość przedziału ufności. Różnice te ujawniają się wyraźniej

Tabela 3 — Table 3

Zawartość wody w liściach różnych pięter u pszenicy "Opolskiej" (Wyniki różnych doświadczeń)
 Water content in the leaves located at different levels on the stalk of "Opolska" wheat (The results from different experiments)

Nr piętra liści No of leaf level	Zawartość wody (w % świeżej masy) w fazie: Water content (in % of fresh weight) in different stages:							początek dojrzał. mleczn. stage (initial)
	pełne krzewienie (advanced)	koniec strzelania w źdźbło (end)	początek kłoszenia (initial)	pełne kłoszenie (advanced)	koniec wykłoszania się (end)		koniec kwitnienia (end)	
	1	2	3	4	5	6	7	8
Kłosa Ears	—	—	—	74,8	—	—	—	—
VII	—	—	71,5	70,1	71,2	68,8	—	68,5
VI	—	75,3	73,9	72,0	73,9	70,1	67,0	69,7
V	—	79,3	76,4	75,0	76,2	72,2	70,4	69,8*
IV	—	84,0	79,3	79,3	—	—	74,0	—
III	87,8	86,5	—	65,3*	—	—	—	—
II	87,2	87,6	—	16,6**	—	—	—	—
I	87,3	—	—	—	—	—	—	—

Objaśnienia: Kolumna 1 — dośw. wazonowe w 1959 r., optimum wody

" 2 — " " 1958 r., " "
 " 3 — " " 1959 r., susza w fazie krzewienia
 " 4 — " " 1959 r., optimum wody, 3 rośliny w wazonie
 " 5 — " " 1959 r., optimum wody
 " 6 — " " 1959 r., susza w fazie krzewienia
 " 7 — dośw. na poltku 1958 r., warunki naturalne
 " 8 — dośw. wazonowe w 1959 r., susza w fazie krzewienia

* liście zaczynające żółknąć

** liście żółte zasychające

Explications: Column 1 — pot experiment 1959, optimum of water
 " 2 — " " 1958, optimum of water
 " 3 — " " 1959, drought in the stage of tillering
 " 4 — " " 1959, optimum of water 3 plants in the pot
 " 5 — " " 1959, optimum of water
 " 6 — " " 1959, drought in the stage of tillering
 " 7 — plot " 1958, natural conditions
 " 8 — pot " 1959, drought in the stage of tillering

* The leaves became yellow

** Yellowed and dying leaves

przy przeliczeniu zawartości wody w procentach suchej masy. Uwodnienie liści dolnych było $1\frac{1}{2}$ —2 krotnie większe na jednostkę suchej masy niż uwodnienie liści górnych. Jedynie w okresie krzewienia się roślin zawartość wody w liściach I i II piętra była jednakowa, a w liściach wierzchołkowych — nawet większa niż w liściach położonych w dolnej części rośliny.

W miarę starzenia się roślin, zawartość wody w wyrosniętych liściach tego samego piętra ulegała nieprzerwanemu zmniejszaniu się.

Liście położone na różnych piętrach miały także różną masę. Największą masę posiadały blaszki liściowe pszenicy „Opolskiej” znajdujące się na czwartym i piątym piętrze pędu głównego (tab. 2). Analizowane liście IV, V, VI i VII piętra nieco jeszcze zwiększały swą masę w miarę rozwoju roślin.

Wyniki oznaczeń przedstawione w tabeli 3 świadczą o tym, że podobnie jak przy stałym optymalnym zaopatrzeniu roślin w wodę, także i po przetrwaniu deficytu wodnego (w okresie krzewienia) utrzymuje się w następnych okresach wzrostu roślin niejednakowa zawartość wody w kolejnych liściach pszenicy (kolumna 3, 6 i 8).

Jeśli rośliny wzajemnie nie zacieniały się (kolumna 4 w tabeli 3), to podobnie jak u roślin normalnie w wazonie zagęszczonych, zielone liście położone wyżej na łodydze zawierały mniej wody niż liście znajdujące się w niższej części rośliny. Różnica w zawartości wody między liśćmi IV piętra a liśćmi VII piętra wynosiła u tych roślin około 9% w stosunku do świeżej masy tych liści. Można dodać, że górna połowa źdźbła (bez blaszek liściowych) tych roślin zawierała $77,7 \pm 0,2\%$, a dolna połowa — $76,2 \pm 0,3\%$ wody.

Tabela 4 — Table 4

Zawartość wody (w % świeżej masy) w liściach różnych pięter u pszenicy „Ostki Chłopickiej” w fazie kwitnienia 1958 roku (średnie z 6 roślin)

Water content (in % of fresh weight) in the leaves located at different levels on the stalk of “Ostka Chłopicka” wheat, flowering stage 1958 (averages of 6 plants)

Nr piętra liści No. of leaf level	II	III	IV	V	VI	Kłosa Ears
Dośw. wazonowe Pot experiment	65,1*	84,4	79,5	76,2	72,2	73,2
Dośw. na poletku Plot experiment	—	—	76,0	72,8	68,2	—

* Liście zaczynające żółnąć
The leaves became yellow

Podobne różnice w zawartości wody między kolejnymi liśćmi pędu głównego stwierdzono również i u „Ostki Chłopickiej” zarówno w doświadczeniu wazonowym, jak i u roślin uprawianych na poletku (tab. 4).

Różnice te (wg dośw. na poletku) wynosiły około 7% między liśćmi IV i VI piętra u obu badanych odmian pszenicy.

Warto też podkreślić, że zielone kłosa tych roślin zawierały więcej wody (w % świeżej masy) aniżeli leżący niżej liść „flagowy” (kolumna 4 w tab. 3) lub podwierzchołkowy (tab. 4).

W tabeli 5 zestawione są wyniki doświadczenia ilustrujące zawartość wody w różnych częściach blaszki liściowej pszenicy. Niezależnie od piętra, z którego pochodziły liście, część wierzchołkowa blaszki liściowej zawierała o kilka procent mniej wody niż część przylegająca do żdźbła. Różnica ta, rzecz jasna, była większa w liściach IV piętra, których wierzchołki zaczynały już żółknąć.

Tabela 5 — Table 5

Zawartość wody w liściach różnych pięter i w różnych częściach blaszki liściowej pszenicy „Opolskiej” przy końcu fazy kwitnienia (dośw. na poletku w 1959 r., średnie z 18 roślin)

Water content in the leaves located at different levels on the stalk and in different parts of leaf blade of “Opolska” wheat at the end of flowering stage (plot experiment 1959, averages of 18 plants)

Nr piętra liści No. of leaf level on the stalk	Zawartość wody (w % świeżej masy): Water content (in % fresh weight):	
	w górnej połowie liścia (wierzchołkowej) in the upper half of leaf (near the top)	w dolnej połowie liścia (od podstawy) in the lower half of leaf (at the base)
VI	68,0 ± 0,8	70,6 ± 0,8
V	74,0 ± 1,1	77,3 ± 0,9
IV	66,8 ± 4,9*	76,8 ± 2,0

* Wierzchołki liści zaczynały żółknąć
Tops of the leaves become yellow

Im liście znajdowały się wyżej na łodydze, tym więcej aparatów szparkowych i komórek mieściło się na mm² dolnej epidermy liści; szerokość zaś tych komórek była coraz to mniejsza (tab. 6). Prawdliwość tę stwierdzono u obu badanych odmian pszenicy, przy czym w większości przypadków badane cechy anatomiczne świadczyły o silniej wyrażonej kseromorficzności epidermy liści u „Ostki Chłopskiej” niż u „Opolskiej”.

Dane przedstawione w tabeli 7 obrazują wyniki oznaczeń zawartości azotu białkowego i intensywności oddychania kolejnych liści u pszenicy rosnącej w warunkach hali wegetacyjnej. Analogiczne dane dla roślin uprawianych na poletku ilustruje tabela 8. Z danych tych wynika, że zawartość azotu białkowego (w % suchej masy liści) była tym większa im liść był młodszy wiekiem, tj. gdy pochodził z wyższego piętra ro-

Tabela 6 — Table 6

Niektóre cechy anatomomorfologiczne epidermy z dolnej strony liści różnych pięter u pszenicy jarej
(doświadczenie wazowe, średnie z 4 oznaczeń)

Some of the anatomical and morphological features of ventrical epidermis of leaves located at different
levels on the stalk of spring wheat (pot experiment, averages of 4 determinations)

Nr piętra liści No. of leaf level	Faza wegetacji The stage of development	Liczby (w polu widzenia mikroskopu): Number of (on the field of view under microscope):		Przeciętna szer, komórek w μ Average of width of cells in μ
		apar. szpark. stomates	komórek cells	
„Opolska” — «Opolska wheat»				
VI	Koniec kwitnienia The end of flo- wering	61 $\pm$ 3	185	19
V	Pełne strzel. w żdźbło Shooting (advanced)	40 $\pm$ 4	147	21
IV	Pełne strzel. w żdźbło Shooting (advanced)	31 $\pm$ 3	140	24
III	Początek krzew. Tillering (initial)	30 $\pm$ 2	138	25
II	Początek kizew. Tillering (initial)	29 $\pm$ 2	129	29
I	Początek krzew. Tillering (initial)	28 $\pm$ 1	125	31
„Ostka Chłopicka” — «Ostka Chłopicka wheat»				
VII	Koniec kwitnienia The end of flowering	56 $\pm$ 6	170	18
VI	Koniec kwitnienia The end of flowering	49 $\pm$ 3	158	21
V	Pełne strzel. w żdźbło Shooting (advanced)	44 $\pm$ 4	151	22
IV	Pełne strzel. w żdźbło Shooting (advanced)	35 $\pm$ 3	145	25
III	Początek kizewienia Tillering (initial)	32 $\pm$ 2	140	26
II	Początek kwitnienia Tillering (initial)	30 $\pm$ 3	123	27
I	Początek kwitnienia Tillering (initial)	23 $\pm$ 4	92	31

śliny. Maksymalna różnica w zawartości azotu białkowego między liśćmi VI piętra i liśćmi II piętra przekraczała — w fazie strzelania w źdźbło i w fazie kwitnienia — 2%, podczas gdy różnica ta między kolejnymi liśćmi wynosiła średnio 0,6%.

Zawartość wody oddychających liści „Opolskiej” podana została w tabeli 3 (kolumna 2, 5 i 7), a „Ostki Chłopskiej” — w tabeli 4.

Oddychanie liści, mierzone ilością pobieranego tlenu, w przeliczeniu na gram świeżej masy było największe w liściach wierzchołkowych.

Tabela 7 — Table 7

Zawartość azotu białkowego i intensywność oddychania liści różnych pięter u pszenicy jarej (dośw. wazowe)

Protein nitrogen content and respiration rate of leaves located at different levels on the stalk of spring wheat (pot experiment)

Nr piętra liści No. of leaf level	Zawart. N-białk. w % such. masy Protein -N content in % d.m.	Pobieranie tlenu (w μ l na godzinę) w przeliczeniu na: Oxygen uptake expressed in μ l per:		
		gram św. masy gram of fresh weight	gram suchej m. gram of dry matter	mg N-białk. mg of protein-N

„Opolska” — przy końcu str. el. w źdźbło, 1958 r.

“Opolska” wheat at the end of shooting 1958

VI	3,85	727 $\pm$ 13	2940 $\pm$ 73	73,9 $\pm$ 2,8
V	3,61	605 $\pm$ 24	2921 $\pm$ 86	81,1 $\pm$ 2,2
IV	2,70	577 $\pm$ 48	3597 $\pm$ 266	129,9 $\pm$ 10,1
III	2,40	516 $\pm$ 23	3856 $\pm$ 280	142,0 $\pm$ 17,0
II	1,25	428 $\pm$ 10	3454 $\pm$ 36	270,5 $\pm$ 2,6

„Ostka Chłopska” — w fazie kwitnienia, 1958 r.

“Ostka Chłopska” wheat in the flowering stage 1958

Kłosy Ears	1,42	653 $\pm$ 14	2438 $\pm$ 102	171,7 $\pm$ 10,7
VI	3,15	708 $\pm$ 30	2545 $\pm$ 96	80,7 $\pm$ 1,1
V	3,07	673 $\pm$ 23	2823 $\pm$ 75	89,3 $\pm$ 4,2
IV	2,64	684 $\pm$ 29	3336 $\pm$ 184	121,6 $\pm$ 2,8
III	1,43	387 $\pm$ 37	2481 $\pm$ 204	163,1 $\pm$ 16,5
II*	1,06	191 $\pm$ 50	701 $\pm$ 109	71,3 $\pm$ 20,5

„Opolska” — przy końcu wykł. sz. się, 1959 r.

“Opolska” wheat at the end of earing 1959

VI	3,28	1110 $\pm$ 15	3865 $\pm$ 173	118,0 $\pm$ 7,9
V	2,31	903 $\pm$ 40	3454 $\pm$ 162	150,0 $\pm$ 8,0
IV	2,20	913 $\pm$ 42	3835 $\pm$ 171	173,9 $\pm$ 5,7

* Liście żółknące
Leaves become yellow

W liściach niżej położonych pobieranie tlenu, przy tym sposobie liczenia, było na ogół słabsze.

W przeliczeniu na jednostkę suchej masy pobieranie tlenu przez liście wierzchołkowe już nie było największe; maksimum natężenia oddychania stwierdzono raczej w liściach położonych na środkowych piętrach łodygi (np. liście IV piętra). Jeśli liście dolne zaczynały żółknąć i zasychać, to natężenie oddychania tych liści wyraźnie się obniżyło (tab. 7, „Ostka Chłopicka”).

Tabela 8 — Table 8

Zawartość azotu białkowego i intensywność oddychania liści różnych pięter u pszenicy jarej (dośw. na poletku, 1958 r.)

Protein nitrogen content and respiration rate of leaves located at different levels on the stalk of spring wheat (plot experiment 1958)

Nr piętra liści No. of leaf level	Zawart. N-białk. w % suchej m. Protein.-N content in % of d.m	Pobieranie tlenu (w μ l na godzinę) w przeliczeniu na: Oxygen uptake expressed in μ l per:		
		gram św. masy gram of fresh weight	gram such. masy gram of dry matter	mg N-białk. mg of protein-N
„Ostka Chłopicka” w fazie kwitnienia „Ostka Chłopicka” wheat in flowering stage				
VI	3,42	720 $\pm$ 23	2264 $\pm$ 45	65,1 $\pm$ 1,2
V	2,67	589 $\pm$ 21	2158 $\pm$ 25	81,2 $\pm$ 4,6
IV	1,91	691 $\pm$ 90	2866 $\pm$ 202	154,6 $\pm$ 24,3
„Opolska” — przy końcu kwitnienia „Opolska” wheat at the end of flowering stage				
VI	2,98	722 $\pm$ 12	2183 $\pm$ 55	75,9 $\pm$ 2,9
V	2,61	690 $\pm$ 21	2322 $\pm$ 62	88,9 $\pm$ 4,3
IV	1,35	730 $\pm$ 37	2793 $\pm$ 93	210,6 $\pm$ 21,6

W przeliczeniu zaś na jednostkę azotu białkowego intensywność oddychania kolejnych liści odznaczała się zawsze określoną prawidłowością, a mianowicie im liść był niżej położony na łodydze tym pobieranie tlenu było większe. Jedynym wyjątkiem od tej zasady były żółknące liście II piętra u „Ostki Chłopickiej”, których oddychanie było nawet słabsze od oddychania liści wierzchołkowych. W pozostałych przypadkach (w przeliczeniu na jednostkę azotu białkowego) np. liście III piętra (starsze) oddychały prawie dwa razy intensywniej niż liście VI piętra (młodsze). W doświadczeniu na poletkach różnica w intensywności oddychania liści IV i VI piętra była nawet większa (tab. 8).

Jest rzeczą godną uwagi, że pobieranie tlenu przez zielone kłosa

było bardzo intensywne w przeliczeniu na jednostkę azotu białkowego w odróżnieniu od przeliczania na świeżą i suchą masę i przekraczało nawet intensywność oddychania liści III piętra (tab. 7).

Należy podkreślić również, że im liście zawierały mniejszy procent azotu białkowego, tym intensywność oddychania (w przeliczeniu na jednostkę białka ogółem) była większa.

DYSKUSJA

Jest rzeczą znaną, że na ogół rośliny młodsze zawierają względnie więcej wody niż starsze. Ponadto różne części składowe rośliny, np. u pszenicy, mogą zawierać w różnych okresach rozwoju różną ilość wody (Nosatowski 1952). Z niniejszych doświadczeń wynika, że w starszych zielonych liściach pszenicy, położonych w dolnych częściach łodygi, znajdowało się więcej (niekiedy o 10%) wody niż w liściach młodszych, umieszczonych przy wierzchołku źdźbła. Prawdopodobnie tę najłatwiej można było wykryć w środkowych fazach rozwoju pszenicy. Nie ujawniła się ona w okresie krzewienia się roślin, a wg Strebeyki i Karwowskiej (1958) ulega zakłóceniu również przy końcu wegetacji, w okresie dojrzewania nasion.

Zawartość wody w kolejnych liściach pszenicy jest więc związana z wysokością umieszczenia ich na łodydze, z ich wiekiem własnym i z rozwojem całej rośliny.

Yapp i Mason (1932) tłumaczą zjawisko zmniejszania się zawartości wody w kolejnych piętrach łodygi (słonecznika, fasoli) niejednakowymi czynnikami ekologicznymi wpływającymi na bilans wodny tych liści oraz zmieniającymi się warunkami wzrostu, wywołującymi zmiany strukturalne tych liści. Liście górne kształtują się zazwyczaj w warunkach sprzyjających silnej transpiracji i są narażone na większe straty wody, ponieważ są bardziej wystawione na działanie promieni słonecznych i wiatru niż liście dolne. Wg Strebeyki (1957) starsze, dolne liście zbóż znajdują się w warunkach bardziej hygrofitycznych, a młodsze, górne — w warunkach bardziej kserofitycznych, co wywiera właśnie wpływ decydujący na zawartość wody i bilans wodny tych liści.

Wydaje się, że tłumaczenie różnic w zawartości wody w kolejnych liściach pszenicy działaniem czynników ekologicznych i wielkością transpiracji tych liści nie jest wystarczające. Z przeprowadzonych doświadczeń wynika bowiem (kolumna 4 w tab. 3), iż różnice te nie zniknęły, ale utrzymywały się i u roślin nie zacieniających się, u których intensywność działania słońca i wiatru była prawdopodobnie zbliżona na wszystkich piętrach liści. Należy przypuszczać, że w warunkach tego

doświadczenia liście pszenicy nie cierpiały na deficyt wodny; zjawisko to nie nastąpiłoby nawet, gdyby transpiracja liści górnych była większa (na skutek odmiennej budowy anatomomorfologicznej), bowiem oznaczeń zawartości wody dokonywano w godzinach rannych i przy optymalnym zaopatrzeniu roślin w wodę. Muszą więc istnieć inne jeszcze przyczyny powodujące różne uwodnienie tych liści.

Zdaniem Janiszewskiej (1933—1934) różnice w rozmieszczeniu wody w kolejnych liściach kukurydzy można było wytłumaczyć niejednakową szybkością zmniejszania się zawartości wody w tych liściach w czasie rozwoju rośliny. Zawartość ta w liściach górnych obniżała się bowiem szybciej niż w liściach dolnych. Doświadczenia niniejsze nie potwierdziły jednak tej prawidłowości u pszenicy, ale wykazały raczej (tab. 1), że szybkość utraty wody przez liście dolne była większa niż przez górne.

Przyczyny niejednakowego uwodnienia liści różnego piętra mogą być rozpatrywane też z punktu rozmieszczenia i utrzymywania wody w różnych częściach składowych komórki roślinnej. Wiadomo bowiem, że część wody znajduje się w błonach komórkowych, część jej jest utrzymywana przez protoplazmę, ale główna ilość występuje w wakuoli. Według Butlera (1953) np. w młodych korzeniach pszenicy 20—25% ogólnej zawartości wody występuje w ścianach komórkowych, tylko 5% w cytoplazmie, a 70—75% w wakuoli. W tkankach merystematycznych wakuole są małe i większość wody jest utrzymywana przez protoplazmę, natomiast w tkankach miękiszowych wakuola może zajmować nawet 70—90% ogólnej objętości komórki (Crafts, Currier i Stocking 1949).

Większe gromadzenie się wody w liściach niżej leżących na łodydze — w porównaniu z liśćmi górnymi — można więc tłumaczyć zmianami stosunku objętości plazmy do objętości wakuoli w komórkach tych liści; zmiany te następują w miarę pojawiania się nowych liści, bowiem liście młodsze, wyżej leżące posiadają coraz to mniejsze komórki (tab. 6) i stosunek objętości plazmy do objętości wakuoli prawdopodobnie staje się tym większy im liść pochodzi z wyższego piętra źdźbła pszenicy. Dzięki temu zawartość wody w liściach górnych może być nawet mniejsza w tym przypadku, gdy uwodnienie samej cytoplazmy nie ulegnie zmianie w miarę wzrostu rośliny, albo nawet się zwiększy. Wielkość wakuoli jest więc czynnikiem decydującym w gospodarce wodnej komórki; gdy wielkość komórek liści nie zmienia się i udział wakuoli jest stosunkowo mały, wówczas należy przypuszczać, że uwodnienie liści różnych pięter może być jednakowe.

Dużą rolę w uwodnieniu komórki odgrywa też wzrost ścian komórkowych, które początkowo utrzymują stosunkowo niewielką ilość wody, a w miarę różnicowania się liścia ich udział w zatrzymywaniu wody

w kapilarach znacznie wzrasta, gdyż na ściany komórkowe przypada wtedy 25 i więcej procent suchej masy komórki (B o n n e r 1950).

Z danych przedstawionych w tab. 1 i 2 wynika, że na jednostkę suchej masy liści dolnych przypadało $1\frac{1}{2}$ —2-krotnie więcej wody niż w liściach górnych, co wskazywałoby, iż stopień uwodnienia komórek obniża się w liściach wyższych pięter pszenicy. Wyniki niniejszych doświadczeń znajdują dodatkowe potwierdzenie w badaniach K r a m e r a (1955), który wykazał, że zawartość wody w komórkach merystematycznych korzeni jęczmienia była niższa niż w komórkach strefy wydłużeniowej.

Duże wakuole w komórkach liści dolnych odgrywają rolę zapasowych „zbiorników” wody, z której w warunkach suszy mogą korzystać liście młode, położone w części wierzchołkowej rośliny. Pogląd taki wyraża M a k s i m o w wraz z współpracownikami (M a k s i m o w 1952), w pracy dotyczącej przemieszczania się wody z liści różnych pięter w warunkach wędnięcia słonecznika i innych roślin.

Oprócz różnic w procentowej zawartości wody między kolejnymi liśćmi pszenicy stwierdzono też różnice w intensywności oddychania tych organów. Na ogół panuje pogląd, że młode, rosnące tkanki oddychają intensywniej niż stare, już wykształcone (J a m e s 1953). Fakt ten potwierdzano niejednokrotnie, jeśli tylko oddychanie przeliczano na jednostkę świeżej masy. Podobne rezultaty otrzymano również i w niniejszych badaniach nad oddychaniem liści różnych pięter u pszenicy, ale przy przeliczeniu ilości pobranego tlenu na zawartość suchej masy, a tym bardziej na jednostkę azotu białkowego intensywność oddychania liści dolnych była większa niż liści młodszych, górnych. Prawdliwość ta utrzymywała się oczywiście tylko w odniesieniu do liści zielonych, które nie zaczęły jeszcze wyrażnie żółknąć, tzn. nie weszły jeszcze w końcowy okres starzenia się.

Wydawałoby się, że przedstawianie wyników intensywności oddychania w przeliczeniu na zawartość białka jest bardziej prawidłowe i właściwe niż w odniesieniu do świeżej lub suchej masy roślinnej. Według bowiem R i c h a r d s a (1938) zmiany intensywności oddychania są skorelowane z zawartością białka, a wg B o n n e r a i G a l s t o n a (1952) intensywność oddychania różnych tkanek w przeliczeniu na zawartość białka lub jednostkę protoplazmy jest wielkością prawie stałą lub nawet nieco zwiększającą się wraz z wiekiem danej tkanki. Wyniki niniejszych badań nad oddychaniem liści różnych pięter nie potwierdzają jednak powyższych poglądów o korelacji między intensywnością oddychania a ogólną zawartością białka.

Fakt intensywniejszego oddychania (w przeliczeniu na azot białkowy) liści dolnych u pszenicy, mimo iż zawierały one mniej białka

ogółem niż liście umieszczone na górnych piętrach rośliny, jest dość trudny do objaśnienia. W literaturze istnieją dokładniejsze dane na ten temat głównie w odniesieniu do oddychania korzeni, u których stwierdzono, że zarówno w przeliczeniu na zawartość azotu białkowego, jak i na jedną komórkę oddychanie w strefie wydłużania się i różnicowania się było znacznie intensywniejsze niż w strefie wierzchołkowej (Betz 1955, Norris, Harber i Butler 1959). Baldovinos (1953, cyt. wg Price 1960) stwierdza, że niezależnie od sposobu liczenia obniżenie intensywności oddychania w strefie podziału komórek korzenia jest spowodowane po prostu deficytem substratów oddechowych. Zdaniem Krotkova (1939) źródłem wzrostu szybkości oddychania w okresie starzenia się tkanek stają się „wtórne” (bliżej nieokreślone) substraty oddechowe.

Jak wiadomo, w komórkach zielonych liści można wyodrębnić kilka frakcji substancji białkowych, np. białko cytoplazmy jako całości, białko chloroplastów (ok. 27% ogólnego białka protoplazmy, cyt. wg Bonnera 1950), białko mitochondrii (10—25% ogólnego białka, cyt. wg Price 1960) itp. Nie ulega wątpliwości, że proces oddychania plazmy w komórkach żywych związany jest najściślej z białkiem mitochondrii. Dlatego też wydaje się, że najodpowiedniejszym sposobem przedstawiania wyników intensywności oddychania byłoby przeliczanie ich w odniesieniu do zawartości białka w mitochondriach tkanek roślinnych.

Teoretycznie, a w przyszłości zapewne i eksperymentalnie, intensywność oddychania powinniśmy mierzyć ilością energii wyzwolonej w ciągu jednostki czasu i wyrażonej np. w makroergicznych wiązaniach fosforanowych w przeliczeniu na jednostkę masy oddychającej tkanki roślinnej. Stąd też dla wyjaśnienia przyczyn różnej intensywności oddychania kolejnych liści pszenicy konieczne są dalsze badania.

WNIOSKI

Przeprowadzono doświadczenia nad zawartością wody i intensywnością oddychania liści różnego piętra u pszenicy jarej. odm. „Opolska” i częściowo u odm. „Ostka Chłopicka” w różnym okresie wegetacji.

Na podstawie otrzymanych wyników można wyciągnąć następujące wnioski:

1. W okresie od strzelania w źdźbło do początku dojrzałości młecznej względna zawartość wody w kolejnych liściach jest tym mniejsza, im liść jest wyżej położony na łodydze.
2. Zawartość wody w poszczególnych wyrośniętych liściach zmniejsza się w miarę ich starzenia w następnych fazach wzrostu rośliny.
3. Jednym z głównych czynników warunkujących stosunkową mniej-

szą zawartość wody w liściach wyżej położonych jest prawdopodobnie zmniejszanie się wielkości komórek liścia przy jednoczesnym zwiększaniu się stosunku objętości cytoplazmy do objętości wakuoli.

4. W fazie strzelania w źdźbło i w fazie kłoszenia — kwitnienia badanych roślin intensywność oddychania (w przeliczeniu na suchą masę, a szczególnie — na jednostkę azotu białkowego) liści wyżej położonych jest mniejsza niż u zielonych liści znajdujących się niżej na łodydze.

Zagadnienie zmian względnej zawartości wody i różnej intensywności oddychania kolejnych liści na roślinie jest w niniejszej pracy szczegółowo dyskutowane.

Pani prof. dr H. Bireckiej składam serdeczne podziękowanie za krytyczne uwagi i cenne wskazówki.

*Zakład Fizjologii Roślin SGGW
w Warszawie*

(Wpłynęło 14.1.1962 r.)

SUMMARY

The experiments on water content and the rate of respiration of leaves located at different levels on the stalk were carried out with spring wheat, variety "Opolska" and also with variety "Ostka Chłopska". Most of the experimental plants were grown in pots in the soil with the optimal humidity and some of them were cultivated in the field plots.

The analyses of water content in the examined leaves (calculated as a percent of fresh and dry matter of the leaves) were done in the morning at different periods of vegetation.

The rate of respiration of experimental leaves was determined in Warburg apparatus and expressed in $\mu\text{l O}_2$ per gm of fresh and dry matter and per mg of protein nitrogen.

It was found that the relative content of water in the successive leaves was the lower as the leaf was higher located on the stalk in the period from shooting till the beginning of milk ripe stage. The water content in each particular mature leaves decreased with increasing age of the leaves (Tables 1, 3 and 4).

Probably one of the most important factors decreasing the relative content of water in the leaves, located on the higher levels of the stalk, is reduction of the size of individual leaf with simultaneous increasing of the ratio: Cytoplasmic volume to vacuole volume (Table 6).

In the shooting and earing-flowering periods of examined plants the rate of respiration (per dry matter and especially — per unit of protein nitrogen) decreased gradually as a position of leaves on the stalk was higher except the leaves which yellowed (Tables 7 and 8).

The problem of the changes of the relative water content and of different intensity respiration of successive leaves was discussed in detail.

LITERATURA

1. Aleksandrow W. G., 1922, Wodnyj reżym listwy mezofita, Wiestn. Tifl. bot. sada. sier. II, nr 1:57—72.
2. Aleksandrow W. G., 1923, Fotosintez razlicznych listjew na stieble odnogo i togo że rastienija, Zap. naucz.-prikl. otdiela Tifl. bot. sada. 3:45—54.
3. Bagdykow N. I., 1954, Intensivnost' dychanija jarowej i ozimój pszenic w swiazi s razwitiem rastienij. Izwiestija AN SSSR, sier. biolog. nr 6:3—10.
4. Betz A., 1955, Zur Atmung wachsender Wurzelspitzen. Planta 46(4):381—402.
5. Bielikow I. F., 1961, Raspredielenije C¹⁴ po gruppam osnovnych wieszczestw w listjach raznych jarusow u soi w ontogenezie. Fizjol. Rast. 8(3):265—269.
6. Bielikow I. F., Kostecki E., 1958, Raspredielenije produktow fotosintieza u soi w rannije fazy jeje razwitija, Dokl. AN SSSR 119(6):1236—1239.
7. Bonner J., 1950, Plant Biochemistry, New York, Academic Press Inc.
8. Bonner J. i Galston A. W., 1952, Principles of Plant Physiology, San Francisco, Freeman a. Co.
9. Butler G. W., 1953, Ion uptake by young wheat plants. I. Time course of the absorption of potassium and chloride ions. Physiol. Plantar. 6:594—616.
10. Crafts A. S., Currier H. B. i Stocking C. R., 1949, Water in the physiology of plants, Waltham Mass, Chronica Bot. Co.
11. Czajłachian M. Ch. i Butienko R. G., 1957, Pieredwizenije assymilatow iz listjew w pobiegi pri differencirowannom fotoperiodiczeskom reżymie listjew. Fizjol. Rast. 4(5):450—462.
12. Gej B., 1962a, Badania nad odpornością dwu odmian pszenicy jarej na okresowy deficyt wodny. Cz. I. Rośliny nie hartowane. Acta Agrobot. 11:5—30.
13. Gej B., 1962b, Badania nad odpornością dwu odmian pszenicy jarej na okresowy deficyt wodny. Cz. II. Rośliny hartowane. Acta Agrobot. 11:31—46.
14. Gregory F. G. i Sen P. K., 1937, Physiological studies in plant nutrition. IV. The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen metabolism of the barley leaf as determined by nitrogen and potassium deficiency. Ann. of. Bot. N. S. 1(3):521—561.
15. James W. O., 1953, Plant Respiration, Oxford, At the Clarendon Press.
16. Janiszewska Z., 1933—34, Zagadnienie procentowego rozmieszczenia wody w roślinie. Maszynopis pracy dypl. Bibl. Główna SGGW, Warszawa.
17. Jewdokimowa Ł. I., 1959, Osobiennost' dniewnoj dinamiki transpiracyi listjew kukuruzy po jarusam. Trudy in-ta bot. AN Kirg. SSR nr 4:101—113 (Refer. żurn., bioł. 1960, 94470).
18. Kramer P. J., 1955, Water content and water turnover in plant cells. Handbuch der Pflanzenphysiologie (Ruhland), I:194—216.
19. Krasnosielska-Maksimowa T. A., 1917, Sutocznyje kolebanija sodierżanija wody w listjach. Trudy Tifl. bot. sada 19:1—22.
20. Krawcowa B. E., 1957, Issledowanie roli listjew otdielnych jarusow w formirowanii organow plodonoszenija u jarowej pszenicy. Dokl. AN SSSR 115(4):822—825.
21. Krotkov G., 1939, Carbohydrate and respiratory metabolism in the isolated starving leaf of wheat. Plant Physiol. 14:203—225.
22. Maksimow N. A., 1929, The plant in relation to water, London, Allen a. Unwin.

23. Maksimow N. A., 1952, Izbrannyje raboty po zasuchoustojczivosti i zimostojkosti rastienij. I. 121—135, Izd. AN SSSR Moskwa.
24. Maksimowicz A. E., Okanienko A. S. i Bachir A. I., 1955, Wozrastnyje izmienienija w chimiczeskom sostawie plastinok listjew sacharnoj swie-kły. Izwiestija AN SSSR, ser. biol. nr 6:20—33.
25. Norris W. E., Harber E. J. i Butler J. E., 1959, Cellular respiration in onion root tips. Bot. Gaz. 120(3):131—137 (Refer. żurn., biol. 1960, 109908).
26. Nosatowski A., 1952, Pszenica — Biologia, W-wa PWRiL (tłum. z ros.).
27. Pearsall W. H. i Billimoria M. C., 1938, Effects of age and season upon protein synthesis in detached leaves. Ann. of Bot. N. S. 2(6):317—334.
28. Price C. A., 1960, Respiration and development of vegetative plant organs and tissues. Handbuch der Pflanzenphysiologie (Ruhland), XII(2):493—520.
29. Prokofjew A. A., Zdanowa L. P. i Sobolew A. M., 1957, Niekotoryje zakonomiernosti postuplenija wieszczestw iz listjew w reproduktywne organy. Fizjoł. Rast. 4(5):425—431.
30. Richards F. J., 1938, Physiological studies in plant nutrition. VIII. The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen metabolism of the barley leaf as determined by phosphorus and potassium supply. Ann. of Bot. N. S., 2:491—534.
31. Rubin B. A., Arcichowska E. W. i Proskurnikowa T. A., 1947, Okislitielnye prewraszczenija fenolow i ich rol w jawlenijach ustojczivosti kartofiela k *Phytophthora infestans*. Biochimija 12(2):141—152.
32. Skazkin F. D., Łowczinowska E. I., Krasnosielska T. A., Miller M. S. i Anikijew W. W., 1953, Praktikum po fizjologii rastienij Moskwa, Sowietskaja nauka.
33. Smirnow A. I., 1933, Fizjologo-biochimizieskije osnovy obrabotki tabacz-nogo syrja. Krasnodar, WITP.
34. Stocking C. R., 1956, Hydration and plant physiology. Handbuch der Pflanzenphysiologie (Ruhland) II:22—37.
35. Strebeyko P., 1956, Woda i światło w życiu rośliny, Warszawa PWN.
36. Strebeyko P., 1957, Wahanja zawartości wody w liściach roślin uprawnych jako wskaźnik i miara wahań bilansu wodnego. Roczn. Nauk Roln. 79—D:1—115.
37. Strebeyko P. i Karwowska Z., 1958, Zawartość wody w liściach roślin uprawnych (Badania metodyczne). Roczn. Nauk Roln. 78—A—4:565—578.
38. Yapp R. H. i Mason Una C., 1932, The distribution of water in the shoots of certain herbaceous plants. Ann. of Botany 46(181):159—181.
39. Zalenski W. R., 1904, Materiały k koliczestwiennej anatomii razlicznych listjew odnich i tiech ze rastienij. Izwiestija Kiewsk. politechn. in-ta, 4(1):1—112.
40. Ziemiński W. G., Mutinski Ja. i Własowa O. N., 1961, Wozrastnyje i jarusyjne izmienienija wodnego rieżima listjew kukuruzy. Dokł. Moskovsk. s-ch. Akademii im. K. A. Timiriazjewa. 70:75—81.
41. Zdanowa Ł. P., 1956, O postuplenii wieszczestw w siemiena iz listjew raznogo jarusa. Fizjoł. Rast. 3(5):446—454.