

MARIA PRZESZLAKOWSKA

*Akademia Rolnicza w Lublinie*SKŁAD CHEMICZNY ŻDŹBŁA ZBÓŻ I JEGO
ZNACZENIE W ODPORNOŚCI NA WYLEGANIE

Wstęp

Zjawisko odporności roślin stanowi istotny problem w hodowli roślin, a zwłaszcza roślin zbożowych, gdzie przeciętne straty poniesione tylko z tytułu wylegania zbóż dochodzą do 50% (35).

Powszechnie wiadomo, że odporność zbóż na wyleganie zależy od bardzo wielu czynników. Istotne znaczenie, jak wynika z licznego piśmiennictwa, posiadają tu następujące czynniki: budowa morfologiczna i anatomiczna źdźbła, korzeni, kłosa, skład chemiczny całej rośliny oraz zabiegi agrotechniczne jak gęstość siewu, nawożenie mineralne, stosowane regulatory wzrostu itp. (54, 58, 60).

Wyleganie zbóż jest w znacznym stopniu związane z uszkodzeniem i osłabieniem tkanki źdźbła przez niektóre choroby, a szczególnie podsuszkę, zgorzel podstawy źdźbła, mączniaka właściwego oraz rdzę źdźbłową (45, 8, 33).

Biorąc pod uwagę te wszystkie czynniki, a ponadto — warunki klimatyczne i glebowe, w jakich roślina wzrasta i rozwija się — zagadnienie odporności staje się problemem mocno skomplikowanym, wymagającym rozwiązywania przez cały zespół specjalistów i to w różnych kierunkach. Wydaje się, że niektóre z wyżej wspomnianych czynników mogłyby rzutować przynajmniej w pewnym stopniu na odporność rośliny. Do nich należałoby zaliczyć budowę i skład chemiczny rośliny, a szczególnie — budowę i skład chemiczny ścian komórkowych.

Panuje ogólna zgoda w poglądzie, że mechaniczne właściwości ścian komórkowych odzwierciedlają mechaniczne właściwości tkanek roślinnych (19, 18, 20). Z drugiej strony, odporność na choroby, czyli reakcja obronna gospodarza na atak fitopatogenów (wirusy, bakterie, grzyby) zależy przede wszystkim od składu chemicznego ścian komórkowych gospodarza, stosunku ilościowego poszczególnych składników w ścianie oraz szeregu reakcji enzymatycznych zachodzących w ścianach komórek roślinnych pod wpływem infekcji (2, 7, 10, 56, 61).

Należy dodać, że ściany komórkowe w zależności od ich składu oraz

submikroskopowej struktury, wykazują różne stopnie plastyczności (zdolność ulegania trwałym odkształceniom, które obejmują zmiany kształtu i wymiarów), elastyczności (zdolność powrotu do wyjściowego kształtu i wymiarów po usunięciu obciążenia wywołującego odkształcenie) oraz wytrzymałości na rozerwanie (18, 20, 34).

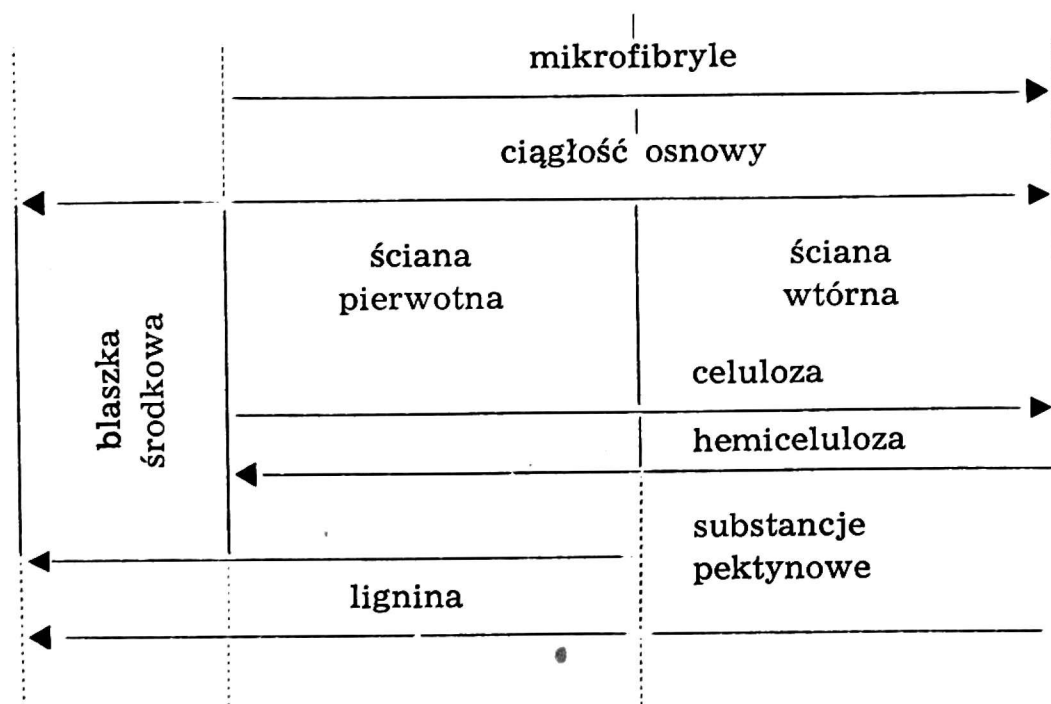
Według Roelofsena (50), ściany komórkowe mają znaczny wpływ na kształt i teksturę tkanek. Niezależnie od tego, czy stanowią część składową komórek żywych, czy też pozostałość komórek, które utraciły protoplast wskutek uszkodzenia — pełnią one funkcje ochronne i wzmacniające.

Ogromną rolę odgrywają ściany komórkowe w takich procesach, jak absorpcja, transpiracja, przemieszczanie i sekrecja (20). Ponadto, umożliwiają one przeciwstawianie się nadziemnych części roślin działaniu siły grawitacji oraz chronią tkanki przed wysuszeniem.

Budowa i skład chemiczny ścian komórkowych ulega istotnym zmianom podczas wzrostu i rozwoju rośliny. Stosunek ilościowy poszczególnych składników zmienia się również pod wpływem nawożenia mineralnego, stosowanych regulatorów wzrostu roślin oraz innego typu związków chemicznych, stosowanych powszechnie w rolnictwie (9, 11, 36, 46, 48, 55).

Chemiczna charakterystyka ściany komórkowej łożyska ziół

Z punktu widzenia chemicznego, w skład ścian komórkowych łożyska ziół wchodzi trzy zasadnicze związki: polisacharydy, białka oraz ligniny. Biorąc pod uwagę funkcję fizjologiczną jaką te związki spełniają w budowie ścian komórkowych, wyróżnić można trzy frakcje, a mianowicie: frakcję



Rys. 1. Struktura ściany komórkowej wg Northcote (37). Strzałki oznaczają kierunek zwiększania stężenia poszczególnych składników

szkieletową, frakcję wypełniającą (inkrustującą) oraz frakcję cementującą (37). Strukturę ściany oraz rozmieszczenie poszczególnych frakcji w ścianie dojrzałej komórki przedstawia rys. 1.

Frakcja szkieletowa

Najbardziej jednorodną pod względem chemicznym jest frakcja szkieletowa, w skład której wchodzi celuloza. Celuloza jest β -D-1,4-glukanem. Cząsteczki jej składają się w przybliżeniu z 2×10^3 do 14×10^3 reszt glukopiranozowych, występujących w formie krzesłowej.

Wszystkie pierścienie piranozowe leżą prawie w tej samej płaszczyźnie, w związku z czym łańcuchy mają postać wstęgowatą. Po obu stronach płaszczyzny znajdują się atomy wodoru, grupy hydroksylowe i grupy CH_2OH , co pozwala na adsorpcję i wiązanie przez mostki wodorowe nowych, układających się równolegle łańcuchów celulozowych. W ten sposób grupuje się 40—300 (i więcej) cząsteczek, tworzących w końcu mikrofibryle. Badania rentgenograficzne wykazały, że mikrofibryle zawierają kryształiczne obszary, których sieć tworzą łańcuchy celulozy (51).

Na podstawie wielostronnych badań (rentgenograficzne, w mikroskopie polaryzacyjnym i mikroskopie elektronowym) stwierdzono, że mikrofibryle substancji szkieletowej ułożone są równolegle do kierunku rozciągania ściany komórkowej (37, 52). Duża wytrzymałość mikrofibryli na zerwanie występuje wtedy, gdy są one poddane siłom działającym w kierunku podłużnym, natomiast w kierunku poprzecznym wiązka mikrofibryli może być łatwo zerwana.

Substancja szkieletowa przeważa w ścianie wtórnej. W roślinach zbożowych stanowi ona ponad 40% suchej masy (pszenica — 38,6, żyto — 46,5, owies — 43,8).

Większość badaczy uważa, że najważniejszymi składnikami ściany komórkowej, wpływającymi na sztywność źdźbła, są celuloza i lignina (27, 63). Badania nad gromadzeniem się celulozy w źdźbłach zbóż wykazały, że zawartość tego polimeru wzrasta z wiekiem rośliny, a pod koniec okresu wegetacji następuje niewielki spadek jej zawartości (38, 39, 40, 41, 43, 42, 31, 59). Zjawisko to uważano w swoim czasie za główną przyczynę wylegania zbóż. Szereg innych badaczy zaobserwowało także zmniejszanie się zawartości celulozy, u roślin które wyległy (28, 63).

Badania porównawcze nad zawartością tego składnika u odmian odpornych oraz wrażliwych na wyleganie wykazały większą jej zawartość u tych pierwszych (28, 63). Bardzo obszerne badania w tym kierunku, przeprowadzone przez Heylanda (27) z odmianami pszenicy i żyta odpornego i podatnego na wyleganie, z uwzględnieniem roślin stojących oraz wyległych,

nie wykazały jednak takiej zależności. Prawdopodobnie rozbieżności te są spowodowane stosowaniem różnych metod do wyodrębniania i oznaczania celulozy, wydaje się jednak, że sama zawartość tylko celulozy w ścianach komórkowych źdźbła nie może stanowić wskaźnika co do jego odporności na wyleganie.

Stosunkowo niewiele jest prac dotyczących wpływu zróżnicowanych dawek NPK na skład chemiczny ścian komórkowych źdźbła, a jeżeli są, to potraktowane wyrywkowo. Wiadomo jednak, że obfite nawożenie azotowe zwiększa niebezpieczeństwo wylegania, zwiększając ciężar kłosów, wydłużając międzywęzła, zwiększając średnicę środkowych międzywęzli źdźbła, zmniejszając grubość ścianek źdźbła, zmniejszając zawartość ligniny i błonnika w dolnej części źdźbła oraz zmniejszając ciężar korzeni w stosunku do ciężaru nadziemnej rośliny (23; tab. 1). Stosowany powszechnie

T a b e l a

Antagonistyczne działanie wysokich dawek azotu oraz chlorku chlorocholiny wg Buchnera (23)

Elementy odporności	Działanie na odporność na wyleganie	
	N	CCC
Ciężar kłosów	—	brak działania
Długość międzywęzli	—	++
Ciężar słomy	—	+
Średnica źdźbła	+	++
Grubość ścianek źdźbła	—	++
Zawartość ligniny i błonnika	—	brak działania
Stosunek ciężaru korzeni do ciężaru części nadziemnej	—	+
Razem	5 —	8 +

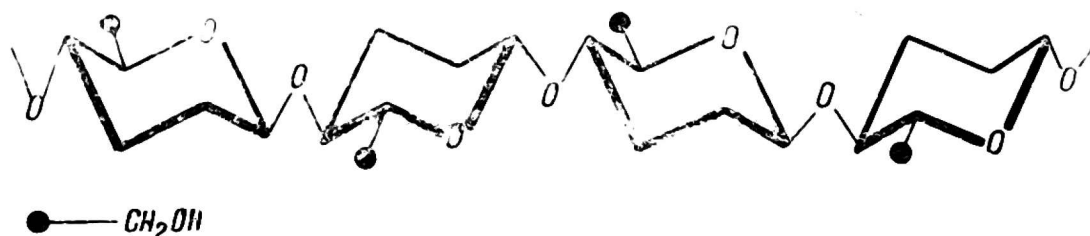
chlorek chlorocholiny (Antywylegacz, CCC) wykazuje w wielu punktach działanie odwrotne. Skraca on wyraźnie źdźbła zarówno u odmian odpornych, jak i wrażliwych na wyleganie, ale zawartość takich składników jak celuloza, hemicelulozy i lignina, nie ulega zmianom. Obserwowano także, że maksymalne zwiększenie odporności na wyleganie pod wpływem wspomnianego retardanta uzyskuje się u odmian z reguły mniej odpornych (3).

Chlorek chlorocholiny zwiększa również odporność pszenicy na wyleganie spowodowane porażeniem przez grzyb *Cercospora herpotrichoides*.

Jednym z podstawowych objawów tej choroby jest łamliwość źdźbła, prowadząca w końcu do wylegania. Pod wpływem CCC obserwowano znacznie wolniejszy rozkład tkanek źdźbła, wzmocnionych działaniem tego preparatu (23). Stosowanie CCC przy równoczesnym zwiększaniu dawki azotu powodowało jednak wzrost porażenia mączniakiem o 2—3 stopnie i rdzą brunatną o 1,5 stopnia. Badaniom chemicznym źdźbła w tych przypadkach nie poświęcano uwagi.

Frakcja inkrustująca

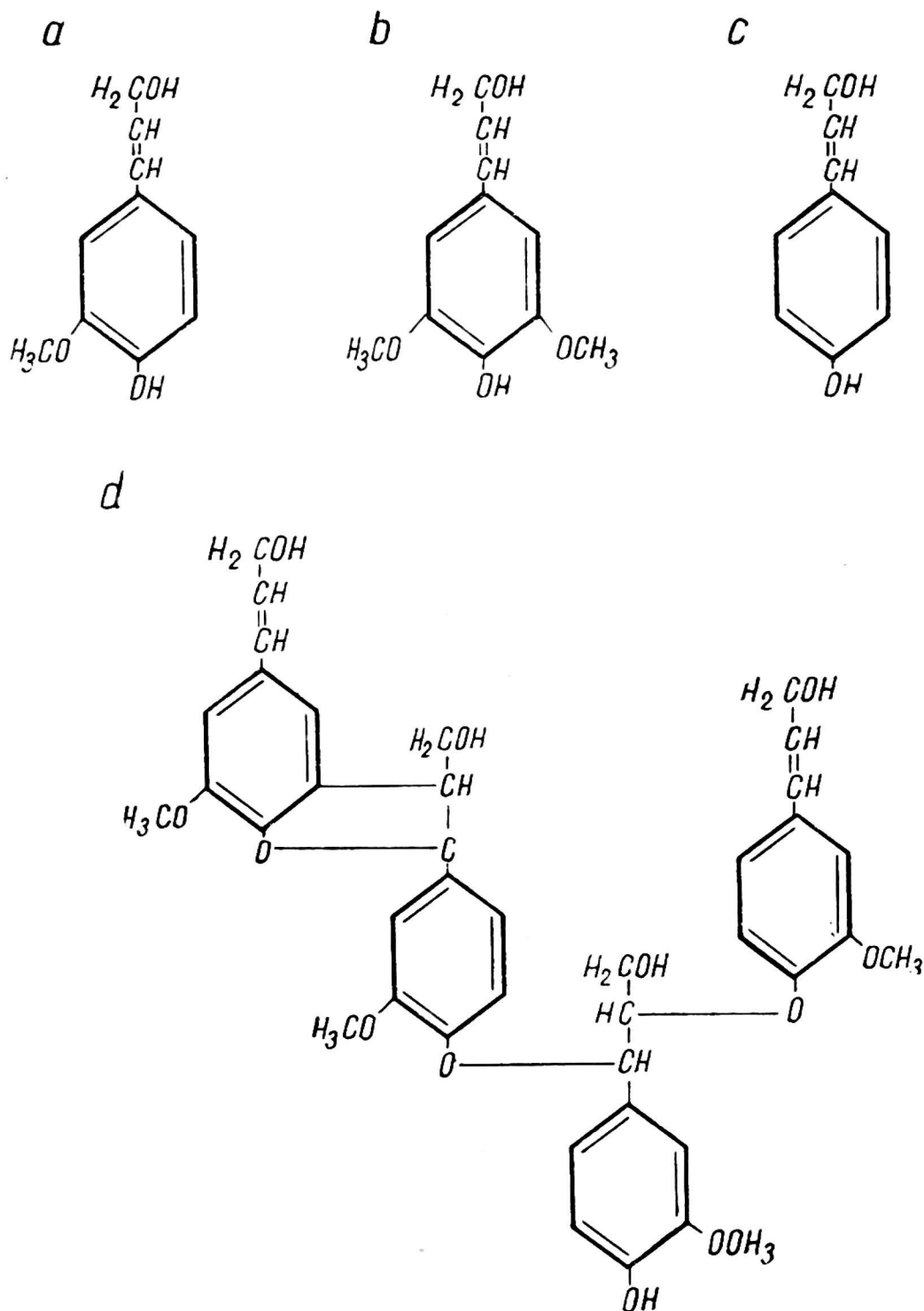
Substancją wypełniającą, czyli inkrustującą wolne przestrzenie ścian komórkowych, jest lignina. Monomerami ligniny są pochodne fenylopropanu, pochodzące z procesów wtórnej przemiany materii (49). Lignina roślin jednoliściennych jest złożonym, niejednorodnym polimerem alkoholi: koniferylowego, sinapinowego i para kumarolowego (52). Cząsteczki podstawowe ligniny mogą łączyć się w różny sposób, jednak decydujące znaczenie w tym procesie ma zawsze grupa hydroksylowa w położeniu orto.



Rys. 2. Fragment celulozy

Lignina zawiera w swoim składzie liczne grupy funkcyjne, a zwłaszcza metoksyłowe —OCH₃ i hydroksylowe —OH. Stwierdzono, że wszystkie grupy metoksyłowe w ligninie są związane z pierścieniami aromatycznymi. Wykazano również, że młodsze części źdźbła zawierają mniej grup metoksyłowych; zawartość ich zmienia się w zależności od fazy rozwoju, oraz części źdźbła (38, 39, 40).

Znaczenie tych związków w ścianie komórkowej nie jest w pełni wyjaśnione, chociaż połączenia te są badane od przeszło stu lat. Wiadomo jednak, że lignina jest końcowym produktem metabolizmu i po wytworzeniu spełnia rolę strukturalnego składnika ścian. Fizjologiczne znaczenie tej frakcji polega na usztywnianiu ściany. W niezdrewniałej ścianie elastyczne fibryle rusztowania celulozowego zapobiegają w nieznacznym stopniu zgniataniu galaretowatej substancji. Podczas procesu lignifikacji, żelowa struktura substancji pektynowych zostaje zastąpiona układem zwartych cząsteczek ligniny. Zdrewniałe ściany komórki odznaczają się dużą wytrzymałością statyczną. Blaszka środkowa oraz ściana pierwotna po zakończe-



Rys. 3. Składniki ligniny (a—c) i ich wiązanie (d); a — alkohol koniferylowy, b — alkohol sinapinowy, c — alkohol p-kumarolowy (52)

niu procesu lignifikacji wykazują dużą zawartość ligniny. Zawartość tej frakcji w słomie zbóż jest następująca: pszenica 13,0%, żyto 14,0%, jęczmień 13,0%, owies 15,0% (30).

Lignina jest związkami o dużej twardości i stanowi jedną z najważniejszych substancji inkrustujących ścianę komórkową (20). Poza tym znaczenie ligniny polega na stabilizującym działaniu w stosunku do hemiceluloz, dzięki czemu są one odporniejsze na hydrolizę enzymatyczną licznych fitopatogenów (17). Aromatyczne prekursorzy ligniny działają również jako stymulatory wzrostu, poprzez wpływ na enzymy regulujące biosyntezę

ścian komórkowych. Proces lignifikacji wyklucza bowiem dalszy wzrost ścian komórkowych (4).

Lignifikacją źdźbeł pszenicy zajmował się Heyland (26). Stwierdził on, że proces ten rozpoczyna się od najniższych międzywęzli; w obrębie każdego międzywęzła drewnienie następuje w kierunku od góry do dołu. Najpierw ulegają zdrewnieniu okolice wiązek przewodzących, potem pas sklerenchymy, a w końcu ściany parenchymy bezzieleniowej. Według tego autora, odmiany odporne charakteryzują się większą dynamiką odkładania ligniny. Inne dane wskazują także na to, że zawartość ligniny jest dodatnio skorelowana z odpornością zbóż na wyleganie (35, 29, 28, 63, 55).

Frakcja cementująca

W skład tej frakcji wchodzi białka oraz polisacharydy heterogenne, zawierające w swojej budowie arabany, glukany, galaktany, ksylany, manny oraz kwasy uronowe (galakturonowy i glukuronowy). Są to tzw. hemicelulozy i substancje pektynowe.

Dowód występowania strukturalnych białek w ścianie komórkowej został przeprowadzony przez Lamporta (32). Charakterystycznym składnikiem tych połączeń są hydroksyprolina i aminokwasy siarkowe. Autor ten wysunął hipotezę, że większa plastyczność ścian komórkowych pod wpływem auksyn związana jest bezpośrednio z działaniem substancji wzrostowych na białka ściany komórkowej. W wyniku działania auksyn następuje zwiększenie labilności mostków dwusiarczkowych w białkach ściany i następuje szybszy wzrost komórki (32). Badania nad białkami źdźbła pszenicy prowadzili Bokhari i współpr. (13). Wykazali oni, że pod wpływem chlorku chlorocholiny zwiększa się zawartość zarówno białek, jak i kwasów nukleinowych, szczególnie w liściach i międzywęzłach pszenicy.

Głównym składnikiem młodych rosnących ścian komórkowych oraz blaszki środkowej są polisacharydy o charakterze kwasowym, a mianowicie substancje pektynowe. Połączenia te spełniają rolę lepiszcza międzykomórkowego i dzięki swoim właściwościom (polimery o charakterze koloïdów) biorą udział w wiązaniu wody w tkankach roślinnych. Pod względem chemicznym stanowią połączenia o budowie złożonej. Wykazano, że do podstawowego łańcucha poligalakturonowego przyłączone są inne cukry, takie jak galaktoza, glukoza, arabinoza, ksyloza i inne, prawdopodobnie za pomocą wiązań atomowych (62, 47). Stwierdzono także, że ilość tych połączeń w roślinach zbożowych zmienia się w zależności od gatunku i odmiany rośliny, fazy jej rozwoju, części źdźbła i waha się w granicach od 0,5—2,0% w suchej masie surowca (10, 46, 47). Zróżnicowane nawożenie azotowe nie wpływa na zawartość tych połączeń, lecz dawki azotu w ilości

powyżej 120 kg/ha powodują zmniejszanie się ilości tych połączeń w źdźbłach (46).

Interesujące dane otrzymano w wyniku stosowania chlorku chlorocholiny (CCC) na dziesięć odmian pszenicy ozimej. Pod wpływem tego preparatu wzrastała ilość zarówno pektyn, jak protopektyn w źdźbłach pszenicy, zarówno u odmian wylegających, jak i odpornych na wyleganie. Istotny wzrost zawartości tych połączeń, a zwłaszcza protopektyn (frakcja pektyn, nierozpuszczalna w wodzie, związana z jonami wapnia i magnezu) obserwowano w dolnych częściach źdźbła pszenicy, odmian wylegających, takich jak Eka Nowa, Dańkowska Biała i Jubilejnaja. Wykazano ponadto, że istnieje dodatnia zależność między ilością tych połączeń w międzywęźlach pszenicy, a odpornością na wyleganie. Odmiany odporne [Bezostna, Luna (C-48), Grana (C-527) i Modzurowska] zawierają więcej substancji pektynowych, aniżeli odmiany skłonne do wylegania, takie jak Eka Nowa, Dańkowska Biała, Mironowska 808. Obserwowany wzrost zawartości frakcji cementującej w wyniku działania CCC, i jednoczesne skracanie długości źdźbła, zwiększanie się grubości ścianek źdźbła i zwiększanie odporności jego zarówno na wyleganie, suszę oraz niektóre choroby, nasunęło przypuszczenie, że połączenia te biorą bezpośredni udział w procesie wzrostu komórki i są jak gdyby regulatorem rozciągliwości ścian komórkowych (ich elastyczności i plastyczności). Na podstawie własnych badań oraz danych z piśmiennictwa wysunięto hipotezę odnośnie mechanizmu działania chlorku chlorocholiny (9, 10, 11, 12).

Znany jest również fakt, że regulatory wzrostu zwiększają odporność roślin na czynniki klimatyczne (12, 23). Biorąc pod uwagę zarówno wzrost zawartości białka, jak również substancji pektynowych w ściankach komórkowych źdźbła poddanego działaniu CCC, fakt ten staje się jasny i uzasadniony. Im więcej połączeń o charakterze koloidów będzie w komórce, przy założeniu, że zawartość innych związków wielocząsteczkowych nie ulega zmianie (a tak jest w przypadku działania chlorku chlorocholiny), tym lepsze będzie uwodnienie tkanek (12).

Zwiększanie się natomiast frakcji związków pektynowych oraz białek, związanych z jonami wapnia i magnezu w tkance źdźbła poddanego działaniu CCC, może tłumaczyć zwiększoną jego odporność na niektóre choroby, wywołane przez patogeny wytwarzające enzymy pektownicze lub proteolityczne (56). Przemawia za tym wzrost zawartości jonów wapnia w tkankach źdźbła traktowanego wspomnianym preparatem (10, 11, 48). Pierwiastek ten jako jon dwuwartościowy wiąże łańcuchy poligalakturonowe i białkowe w ściankach komórkowych i czyni je w ten sposób bardziej odpornymi na działanie enzymów. Połączenia takie stanowią pewną barierę dla fitopatogenów bytujących na młodej tkance źdźbła. W piśmiennictwie dotyczącym odporności roślin na choroby wiele faktów prze-

mawia za tym, że powstawanie pektynianu wapnia, albo „jakiegoś kompleksu polimeru z jonami wapnia w ścianie komórkowej stanowi mechanizm odporności, który przeciwstawia się działaniu enzymów wytwarzanych przez organizmy chorobotwórcze” (6, 7, 15, 56). Należy dodać, że badania tego typu są prowadzone u nas w kraju sporadycznie.

Znaczenie innej frakcji polisacharydowej — hemiceluloz — nie jest w pełni wyjaśnione. Połączenia te towarzyszą celulozie i substancjom pektynowym w zmiennych ilościach, które zależą od gatunku i odmiany rośliny, stadium rozwoju oraz części źdźbła (37). Obszerne badania nad dynamiką gromadzenia się tych połączeń w źdźbłach zbóż przeprowadził Palejew (27, 31, 38, 40, 42, 43, 55), Kostrubin, a u nas Ślusarczyk. Wykazano między innymi, że zawartość hemiceluloz w tkankach źdźbła zwiększa się aż do okresu dojrzałości mleczonej, a następnie obserwuje się spadek ich zawartości. Ilość tych połączeń w źdźbłach zbóż dochodzi do 28⁰%. Podczas wegetacji zmienia się znacznie skład chemiczny tych związków (31). Zaobserwowano mianowicie, że następuje ciągle zmniejszanie się zawartości heksoz na korzyść kwasów uronowych i pentoz. Według Heylanda (27), związki te mogą wpływać pośrednio na zawartość i metabolizm substancji szkieletowej. Chemiczny skład hemiceluloz jest bardzo podobny u wszystkich gatunków zbóż, różni się jednak ilościowym stosunkiem poszczególnych składników cukrowych: arabanów, galaktanów, mannanów itp. (48, 55).

Obszerne badania nad zmiennością występowania niektórych składników ściany komórkowej, między innymi i hemiceluloz w naszych gatunkach i odmianach zbóż przeprowadziła Ślusarczyk (55). W badaniach tych wykazano, że pszenice odmian odpornych na wyleganie, pomimo zróżnicowanej zawartości poszczególnych składników ściany komórkowej w źdźble oraz poszczególnych międzywęźlach, wykazywały dążność do nagromadzenia większych ilości celulozy, hemicelulozy i ligniny, w porównaniu z odmianami wylegającymi. Na podstawie uzyskanych wyników autorka wyciąga wniosek, że wykazanie istotnych różnic w zawartości celulozy, hemicelulozy i ligniny u różnych gatunków i odmian w obrębie gatunku nie może stanowić podstawy do oceny ich pod względem odporności na wyleganie. Stwierdzenie to jest słuszne, tylko kompleksowe badania uwzględniające skład chemiczny, infekcję rośliny, warunki glebowe i klimatyczne uwodnienie tkanek oraz badania mechaniczne źdźbła, mogą dać obraz odporności źdźbła.

Uwodnienie tkanek

Zawartość wilgoci w komórkach wywiera olbrzymi wpływ na ich fizyczne właściwości, a następnie na właściwości tkanek. W materiale bio-

logicznym, wilgoć utrzymywana jest za pomocą dwóch odrębnych mechanizmów: adsorpcji cząsteczkowej i absorpcji kapilarnej (34). Pierwsze zjawisko występuje wtedy, gdy cząsteczki wody przylegają do pewnych punktów związków wielocząsteczkowych w komórce. Gdy odległość pomiędzy cząsteczkami wody i ścianą komórkową staje się dostatecznie mała (rzędu 10^{-7} cm), czyli siła przyciągania jest dostatecznie duża — następuje wciągnięcie wody do sieci micelli w ścianie komórkowej. Przy niskiej zawartości wilgoci, siła przyciągania jest tak wysoka, że zachodzi zjawisko tzw. „adsorpcji kompresyjnej”, w wyniku którego następuje zmniejszanie się skupisk ciał stałych i cząsteczek wody. Następstwem tego jest zmiana struktury komórki i wreszcie tkanki, a co za tym idzie zmiana elastyczności tkanek (34). Wydaje się, że taki stan w odniesieniu do łąki będzie istotnie wpływał na jego elastyczność.

Przy wzroście wilgoci przyciąganie międzycząsteczkowe jest mniejsze, następuje wzrost objętości komórki równy objętości dodanej wody. Rozmiary i natura chemiczna związków, na których zachodzi adsorpcja wody posiadają istotne znaczenie w zjawisku adsorpcji cząsteczkowej. Polimery takie jak: skrobia, białka, substancje pektynowe zawierają więcej grup polarnych wiążących cząsteczki wody, aniżeli celuloza (14, 44) i dzięki temu połączenia te mogą adsorbować znaczne ilości wilgoci w tkankach.

Przy dalszej wzrastającej zawartości wilgoci, gdy ciśnienie pary nie osiąga punktu nasycenia, a jednocześnie dostępne punkty przyciągania wody zostają wysyczone, dalsze utrzymywanie cząsteczek wody jest możliwe dzięki tworzeniu się asocjatorów, rozprzestrzeniających się pomiędzy cząsteczkami wody, które zostały wcześniej zaadsorbowane. Przy zewnętrznym naprężeniu (skręcanie, zginanie), następuje zmiana kształtu asocjatorów wodnych, lecz nie następuje zmiana plastyczności ścian komórkowych (34). W przypadku materiału biologicznego, zbudowanego z celulozy (gdy naprężenie działa między równoległymi łańcuchami), cząsteczki wody nie mogą przeskoczyć z jednego punktu przyciągania do innego i następuje plastyczne odkształcenie najpierw w komórkach, a następnie w tkance (5). Ponieważ łąka zawiera głównie celulozę, wydaje się, że to samo zjawisko może być przyczyną jego wylegania, np. przy zbyt długo trwających deszczach lub zbyt dużym nawadnianiu. Tak więc zbyt mała zawartość wilgoci, jak i jej nadmiar mogą być niekorzystne dla tkanek łąki. Według Glastone i wsp. (21), plastyczność materiałów biologicznych zawierających celulozę wzrasta w miarę wzrastającej wilgoci w nim, lecz nie ma danych odnośnie tego typu badań w roślinach zbożowych.

Drugie zjawisko utrzymywania wilgoci, czyli absorpcja kapilarna występuje wówczas, gdy puste miejsca w budowie komórki są takich rozmiarów, że mogą utrzymywać wodę w postaci ciekłej za pomocą sił napięcia

powierzchniowego. W przypadku materiału zawierającego celulozę, a do takich należałoby zaliczyć tkanki źdźbła zbóż, absorpcja kapilarna występuje przy względnej wilgotności powyżej 90% (34, 57). W procesie wysuszenia znika najpierw niewielka część wody kapilarnej, lecz równocześnie paruje następnie zarówno woda kapilarna, jak i woda związana cząsteczkowo (5). Fakt ten utrudnia ściśle określenie, jaki odsetek wody jest utrzymywany przez absorpcję, a jaki przez adsorpcję cząsteczkową. Wykazano jednak, że mechanizmem wiążącym wilgoć w materiale biologicznym jest przeważnie wielkocząsteczkowa adsorpcja (24).

Większe lub mniejsze odwodnienie tkanek wywołują choroby roślin. Zmiany w gospodarce wodnej komórek żywiciela, które zachodzą pod wpływem infekcji stanowią istotny objaw wielu chorób. Wpływają one bezpośrednio na charakter procesów biochemicznych w tkankach, a niekiedy mogą prowadzić do obumarcia rośliny (25, 53).

Jedną z podstawowych przyczyn utraty wody przez rośliny chore jest wzrost transpiracji związany z uszkodzeniem powierzchniowych tkanek roślin. Często w wyniku infekcji obserwuje się spadek intensywności transpiracji (22). Najczęstszą przyczyną tego jest zmniejszanie się powierzchni transpiracji liści w wyniku powstawania plam nekrotycznych lub obumierania liści (25).

Drugą główną przyczyną utraty wody przez tkanki chore są zaburzenia w pobieraniu wody, wynikające z uszkodzenia korzeni lub naczyń przewodzących. Często pod wpływem enzymów pasożyta następuje rozkład polisacharydów (celulozy, hemicelulozy, substancji pektynowych) w komórkach przylegających do naczyń. Uszkodzone komórki uwalniają związki fenolowe, które następnie ulegają utlenieniu i kondensacji do melanin. Melaniny oraz produkty utlenienia substancji garbnikowych w obecności pektynianu wapnia mogą tworzyć ciemne osady, które blokują naczynia (7, 22).

Odmienny typ działania na gospodarkę wodną roślin obserwuje się podczas mechanicznego zatykania przestworów międzykomórkowych i końcowych naczyń przez polisacharydy, które są składnikami wielu toksyn, wydzielanych przez organizmy chorobotwórcze. Pod ich wpływem następuje zmniejszanie zarówno transpiracji, jak też i pobierania wody. W tym przypadku więdnienie roślin następuje przy niezminionej zawartości wody w chorej roślinie.

Odporność źdźbła na choroby uzależniona jest w dużym stopniu od nawożenia mineralnego. Istnieje współzależność między występowaniem niektórych chorób a nawożeniem. Azot, potas, fosfor i wapń wpływają stymulująco lub hamująco na liczne choroby roślin (16, 6).

Składniki mineralne

Żywienie, nawożenie i nawadnianie roślin jest konieczne do prawidłowego wzrostu. Wzrost roślin jest ściśle związany z procesami plastycznego oraz elastycznego rozciągania ścian komórkowych i jest procesem enzymatycznym, przebieg którego zależy od bardzo wielu czynników. Duży wpływ wywierają między innymi zarówno związki organiczne, jak i mineralne, które w postaci koenzymów są niezbędnymi składnikami w procesie wzrostu. Podstawowym składnikiem budulcowym jest fosfor i niewystarczające zaopatrzenie rośliny w ten pierwiastek w okresie intensywnego wzrostu prowadzi zarówno do obniżenia plonu z powodu niewykorzystania w pełni energii słonecznej, a w procesie rozwoju nasion prowadzi do zakłóceń w procesach syntezy asymilatów.

Reakcje enzymatyczne wymagają obecności także takich pierwiastków jak żelazo, miedź, kobalt, molibden i cynk; brak ich powoduje zakłócenia w metabolizmie roślin. Do katalizy procesów enzymatycznych w komórce konieczny jest także magnez, mangan i potas. Ten ostatni pierwiastek aktywizuje ponad 40 różnego rodzaju reakcji biochemicznych, a szczególnie duży udział tego pierwiastka jest w biosyntezie białek. Największe zapotrzebowanie zbóż na potas przypada w okresie ich strzelania w źdźbło i w okresie kłoszenia. Stosunek ilościowy N:K może wynosić w tym okresie 1:1 do 1:2 (16). Potas jest również regulatorem turgoru komórek, wpływa w dużym stopniu na uplastycznienie ścian komórkowych (1). Odpowiednie zaopatrzenie roślin w składniki mineralne ma więc bardzo duży wpływ zarówno na skład chemiczny źdźbła, sztywność i wytrzymałość mechaniczną tkanek, prawidłowe pobieranie wody z gleby jego odporność na wyleganie oraz zmienne warunki klimatyczne i choroby.

Mechaniczna odporność źdźbła zależy więc od wielu czynników. O ile elastyczność ścian komórkowych uważa się za główny czynnik odpowiedzialny za elastyczność tkanek, to z kolei protoplazma odpowiada za istnienie turgoru na ścianach i utrzymanie określonego ciśnienia hydrostatycznego. Takie czynniki, jak turgor i elastyczność ścian decydują z kolei o własnościach lepkosprężystych tkanek. Badanie więc źdźbła od strony mechanicznej wymaga znajomości zarówno jego struktury, jak i składu chemicznego oraz czynników fizjologicznych wpływających na właściwości fizyczne tkanek.

LITERATURA

1. Adamson D., Adamson H.: Auxin' action on coleoptiles in the presence of nitrogen and at low temperature., Science, 128, s. 532, 1958.

2. Albersheim P., English P.D., Jones T.M.: Biochemistry of cell wall in relation to infective processes., *Ann. Rev. Phytopathology*, 7, s. 171, 1969.
3. Bachtaler G.: *Dtsch. Landwirtsch. Presse*, 87, s. 419, 1964.
4. Bardinska M.S., Prusakowa L.D., Szubert T.A.: O regulatorach rosta polifenolnoj prirody., *Dokł. Akad. Nauk SSSR*, 142, 1, s. 222, 1962.
5. Barkas W.W.: The mechanical properties of wood and their relation to moisture. Part A (in:) *Mechanical properties of wood and paper*. Ed. Meredith R., Interscience Publishers, Inc., New York, 1953.
6. Bateman D.F., Lumsden R.D.: Relation of calcium content and nature of pectic substances in bean hypocotyls of different ages to susceptibility to on isolate of *Rhizoctonia solani*., *Phytopathology* 55, s. 734, 1965.
7. Bateman D.F., Millar R.L.: Pectic enzymes in tissue degradation., *Ann. Rev. Phytopathology*, 4, s. 119, 1966.
8. Blackmon C.R.: Lodging of oats., *Malne Farm Res.*, 5, 4, 1958., cyt. za Ref. *Ż.* 1959 (754227).
9. Blaim K., Przeszlakowska M.: Influence of CCC on the content of pectic substances in wheat stalks., *Bull. Acad. Polon. Sci. ser. biol.*, 15, s. 445, 1967.
10. Blaim K.: Rola wapnia w zjawiskach odpornościowych roślin., *Post. Nauk Roln.*, 6, 114, s. 51, 1968.
11. Blaim K., Szynal J.: Influence of CCC on the content and distribution of calcium in wheat stalks during growth., *Bull. Acad. Polon. Sci., ser. biol.*, 16, s. 63, 1968.
12. Blaim K., Przeszlakowska M.: Wpływ chlorku chlorocholiny (CCC) na charakter występowania wody w żdźbłach pszenicy oraz próba interpretacji tego zjawiska., *Ann. Univ. M. Curiae-Skłodowska, Lublin, sect. E.*, 25, 17, s. 221, 1970.
13. Bokhari U.G., Younger V.B., Young R.E.: The effect of (2-chloroethyl) trimethyl ammoniumchloride (CCC) and gibberelic acid (GA) on ribonucleic acid and protein concentration of wheat plants., *Crop Science.*, 13, s. 402, 1973.
14. Chung D.S.: Thermodynamic factors influencing moisture equilibrium of cereal grains and their products. Ph. D. Thesis. Kansas State University. cyt. Moshenin N.N. (pozycja 34). 1970.
15. Corden M.E., Edgington L.V.: A calcium requirement for growth regulator-induced resistance to *Fusarium* wilt of tomato., *Phytopathology.*, 50, s. 625, 1960.
16. Czuba R.: IX Kongres Międzynarodowego Instytutu Potasowego na temat: Rola nawożenia w intensyfikacji rolnictwa., *Post. Nauk Roln.*, 5, s. 145, 1971.
17. Dowgielewicz St.: Wpływ delignizacji na własności juty., *Prace Inst. Włókienn.* 13, s. 5, 1963.
18. Esau K.: *Antatomia roślin*. PWRiL, Warszawa, 1973.
19. Falk S., Hertz C.H., Virgin H.I.: On the relation between turgor pressures and tissue rigidity. I. Experiments on resonance frequency and tissue rigidity., *Physiol. Plantarum.*, 11, s. 802, 1958.
20. Frey-Wyssling A.: *Die pflanzliche Zellwand*. Springer-Verlag. Berlin, 1959.
21. Glasstone S., Lardler K., Eyring H.: *Theory of rate processes*. McGraw-Hill Book Company. Inc. New York 1941.
22. Gäuman E., Naef-Roth St.: Über die chelierende Wirkung einiger Welketoxine, I. *Phytopathol. Z.*, H. 4, s. 349, 1954.
23. Góra B.: *Możliwości stosowania CCC w uprawie roślin.*, CBR, Warszawa 1967.
24. Hall C.W., Rodrigez-Arias.: Equilibrium moisture content of shelled corn., *Agricultural Engineering.*, 39, s. 466. 1958.

25. Harvey R.B.: The relative transpiration rate at infection spots on leaves., *Phytopathology*, 20, s. 359, 1930.
26. Heyland K.U.: Untersuchungen über den Verlauf der Einlagerung von Gerüstsubstanzen Hinblick auf die Standfestigkeit., *Z. Acker-u. Pflanzenbau.*, 101, s. 3, 1956.
27. Heyland K.U.: Der Verlauf der Einlagerung von Gerüstsubstanzen und anderen Kohlenhydraten in den Spross von Weizen und Roggen zwischen Ährenschieben und Todreife., *Z. Acker-u. Pflanzenbau. B.* 108, 4, s. 431, 1959.
28. Johnson M.J.: Environmental factors influencing node bending of soft red wheat., *Diss. Abstr.*, 22, 1961. cyt. za *Plant Breed. Abstr.*, 32, 3, 1962.
29. Kiryłow J.I.: Metody oceny ustożczności sortów owsa przeciw poleganiu., *Siel. i Siem.*, 4, 1959.
30. Korzeń A.: Porównanie niektórych metod ilościowego oznaczania ligniny w słomach czterech podstawowych gatunków zbóż., *Ann. Univ., M. Curiae-Skłodowska, Lublin, sect. E*, 14, s. 12, 1959 (1961).
31. Kostrubin M.W.: Ob obrazowaniu i przewraczeniu giemicelluloz w stieblach pszenicy., *Biochimija*, 20, s. 3, 1956.
32. Lampert D.T.: The protein component of primary cell walls (in:) *Recent Advances in Botanical Research*, vol. 2, s. 151, Academic Press. New York. 1965.
33. Mac Key J.: III genetecy of some agronomic characters of oats. *Handb. d. Pflzüchtung. B. 2.* s. 31, Berlin, 1959.
34. Moshenin N.N.: Physical properties of plant and animals materials. Vol. I. Structure, physical characteristic and mechanical properties. Gordon and Breach Science Publishers. Inc. New York-London-Paris. 1970.
35. Mulder F.G.: Effect of mineral nutrition on lodging of cereals., *Plant and soil.*, 5, s. 3, 1954.
36. Nevins D.J., English P.D., Albersheim P.: Changes in cell wall polysaccharides associated with growth., *Plant Physiol.*, 43, s. 914, 1968.
37. Northcote D. H.: The cell walls in higher plants, their composition, structure and growth., *Biol. Rev.*, 33, s. 53, 1958.
38. Palejew A.M.: Chemiczeskij sostaw kłietocznoj stienki sołomy s. cereale (roz.), *Biochimija*, 1, s. 654, 1936.
39. Palejew A.M.: Dinamika obrazowania razlicznych komponentow rżarój sołomy (s. cereale), *Biochimija*, 2, s. 3, 1937.
40. Palejew A.M.: Rol uglewodow kłietocznoj stienki i listiew s. cereale (roz.) w obrazowaniu ziarna., *Biochimija*, 3, s. 258, 1938.
41. Palejew A.M.: O przicinach poliegania ziarnowych kultur., *Dokł. Akad. Nauk SSSR.*, 92, 2, s. 435, 1953.
42. Palejew A.M.: O przicinach poliegania złakow., *Ziemiiedielie*, 3, 1953.
43. Palejew A.M.: K woprosu poliegania ziarnowych kultur., *Dokł. Akad. Nauk SSSR.*, 92, 2, s. 435, 1953.
44. Pauli A.W., Laude H.H.: Protein and carbohydrate relationships in winter wheats as influenced by mechanical injury., *Agron. Journ.*, 51, s. 1, 1959.
45. Percival J.: *The wheat plants.* Ed. Dutton and Company, New York, 1921.
46. Przeszlakowska M.: Chromatograficzna analiza substancji pektynowych źdźbła zbóż., *Acta Agrobot.*, 26, 1, s. 115, 1973.
47. Przeszlakowska M.: Występowanie i znaczenie substancji pektynowych w roślinach zbożowych. *Pr. dokt. Lublin, AR*, 1971.
48. Przeszlakowska M.: Zmiany w składzie chemicznym ściany komórkowej

- źdźbła pszenicy traktowanej chlorkiem chlorocholiny (CCC), *Acta Agrobot.* 27, 1, s. 19—28, 1974.
49. Reznik H.: *Erg. Biol.* 23, s. 14, 1960.
 50. Roelofsen P.: *The plant cell wall. Handbuch der Pflanzenanatomie.* B. 3, 4, 1959.
 51. Setterfield G., Bayley S.T.: *Structure and physiology of cell walls* *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 12, s. 35, 1961.
 52. Sitte P.: *Struktura i ultrastruktura komórki roślinnej PWRiL.* Warszawa 1970.
 53. Sisakian N.M.: *Biochimija obmiena wieszczestw.* Izd. AN SSSR. Moskwa. 1954.
 54. Skucinska B.: *Wyleganie zbóż w świetle literatury naukowej,* *Biul. IHAR,* 3—4, s. 171, 1965.
 55. Slusarczyk M.: *Zmienność występowania substancji szkieletowych u różnych gatunków i odmian zbóż,* *Pr. Dokt. IUNG Puławy.* 1971.
 56. Spalding D.H., Bruehl G.W., Foster R.J.: *Possible roles of pectinolytic enzymes and polysaccharide in pathogenesis by Cephalosporium gramineum in wheat,* *Phytopathology,* 51, s. 227, 1961.
 57. Stamm A.J.: *Wood and cellulose science.* p. 147., The Ronald Press Company, New York. 1964.
 58. Sowa W.: *Badania nad odpornością na wyleganie słomy czterech odmian jęczmienia ozimego,* *H.R.A. i N.,* 5, s. 1, 1962.
 59. Terientew W.M., Starenko N.N., Pietrowicz Z.S.: *O dlitelnosti no-woobrazowanija i dynamike priewraszczenija hemicelluloz w stieble jaczmienija,* *Biull. In-ta, biol.,* 5, 1959, Mińsk 1960.
 60. Wąs L.: *Przegląd badań nad odpornością zbóż na wyleganie,* *Biul. IHAR,* 3-4-s. 117, 1970.
 61. Wood R.K.S.: *Pectic and cellulolytic enzymes in plant disease,* *Ann. Rev. Plant Physiol.,* 11, s. 299, 1960.
 62. Worth H.G.J.: *The chemistry and biochemistry of pectic substances.* *Chem. Rev.,* 67, 4, s. 465, 1967.
 63. Zeniščeva L., Staňkova J.: *Prispevek k morfologickým a anatomickým zvláštnostem obrúd jarmho jęczmena a různou odoinosti k poléhani.,* *Rostlinná Výroba,* 8, s. 673, 1962. *cyt. Plant Breed. Abstr.* 33, 48, s. 328, 1963.