

ZAGADNIENIE PRZENIKANIA PRZEZ LIŚCIE  
SKŁADNIKÓW POKARMOWYCH  
I INNYCH ZWIĄZKÓW CHEMICZNYCH

*Daniela Błaszczyk-Ostrowska*

Instytut Genetyki i Hodowli Roślin Akademii Rolniczej w Warszawie

*Miroslaw Fiuczek*

Instytut Botaniki Uniwersytetu Warszawskiego

WSTĘP

Z każdym rokiem obserwuje się wzrost zarówno ilości jak i liczby środków chemicznych stosowanych dolistnie. Są to substancje odżywcze, stymulatory wzrostu oraz pestycydy i herbicydy. Zielone liście roślin są organami, których zadaniem jest produkcja substancji organicznych w procesie fotosyntezy. Dwutlenek węgla i tlen niezbędne do asymilacji i oddychania wymieniane są przez szparki i przestrzenie międzykomórkowe. Wodę i sole mineralne zasadniczo dostarczają korzenie. Ostatnio okazało się jednak, że absorpcja nieorganicznych i organicznych substancji może odbywać się także przez powierzchnię liści, mimo że pokryte są one kutikulą, uważaną za warstwę nieprzepuszczalną. Pomijając gazy i parę wodną sądzono, że inne substancje, które przestały być dla rośliny użyteczne lub występują w nadmiarze, nie mogą być wydzielone, a zatem pozostają w specjalnych komórkach rośliny. Później wykazano, że zarówno przez korzenie jak i liście mogą być na zewnątrz wydzielane substancje, mające istotne znaczenie dla danej rośliny lub innych gatunków.

Mechanizm absorpcji i wydzielania substancji przez liście ma nieco inny charakter niż w przypadku korzeni, ponieważ liście pokryte są warstwą kutikuli. Absorpcja przez liście jest przedmiotem badań teoretycznych i ma duże znaczenie praktyczne. Jeszcze 50 lat temu niewiele wiedziano o możliwości komunikacji między komórkami liści a środowiskiem zewnętrznym, dzięki której może odbywać się wymiana sub-

stancji z zewnątrz do komórek i z komórek do powierzchni liścia. Sądzono, że kutikula jest pokrywą, która chroni żywe komórki liścia przed wpływami zewnętrznymi, jak również przyczynia się do zmniejszenia transpiracji. Obecnie wiadomo, że rozpuszczalne substancje, jak np.: pestycydy, herbicydy, stymulatory wzrostu i składniki pokarmowe rozpryskane lub rozpylone na powierzchnię liścia, mogą być włączone do metabolizmu rośliny. Efekty stosowania tych substancji są widoczne i wymierzalne. Wskazuje to, że kutikula nie może być uważana, jak to dawniej sądzono, za okrywę nieprzepuszczalną. Poza nielicznymi przypadkami nie znaleziono por w kutikuli, przez które roztwór mógłby przenikać i być absorbowany przez protoplasty epidermy. Sądzono więc, że jedynymi otworami tkanki epidermy są szparki, przez które roztwory mogą przenikać, jakkolwiek wypełnione są one powietrzem stanowiącym pewną barierę. Jednak okazało się, że przenikanie substancji odbywa się także przez liście, które nie posiadają w górnej epidermie aparatów szparkowych. Po odkryciu ektodesmów powstała zatem koncepcja, że te (podobne do plazmodesmów) struktury w zewnętrznych epidermalnych ścianach, stanowiąc mogą drogi przenikania różnych substancji przez liście. Liczne obserwacje zgodne z tą koncepcją wykazały, że struktury te mogą partycypować w procesie absorpcji a także ekskrecji poprzez liście.

#### DOKARMIANIE DOLISTNE

Dokarmianie roślin przez części nadziemne ma m. in. tę zaletę, że składniki pokarmowe dostające się na blaszkę liściową szybciej włączają się w metabolizm rośliny, co jest szczególnie ważne przy niedoborze mikroelementów. Dolistne nawożenie należy traktować jako uzupełniające i stosować je w celu usunięcia symptomów niedoboru składników pokarmowych. Największe korzyści uzyskuje się stosując dolistnie nawozy azotowe, szczególnie w formie mocznika [15]. Opryskiwanie nawozem azotowym drzew owocowych wg danych holenderskich stanowi ochronę przed przymrozkami wiosennymi. Natomiast w Anglii mocznik stosuje się jako środek przeciw parchowi drzew owocowych [8].

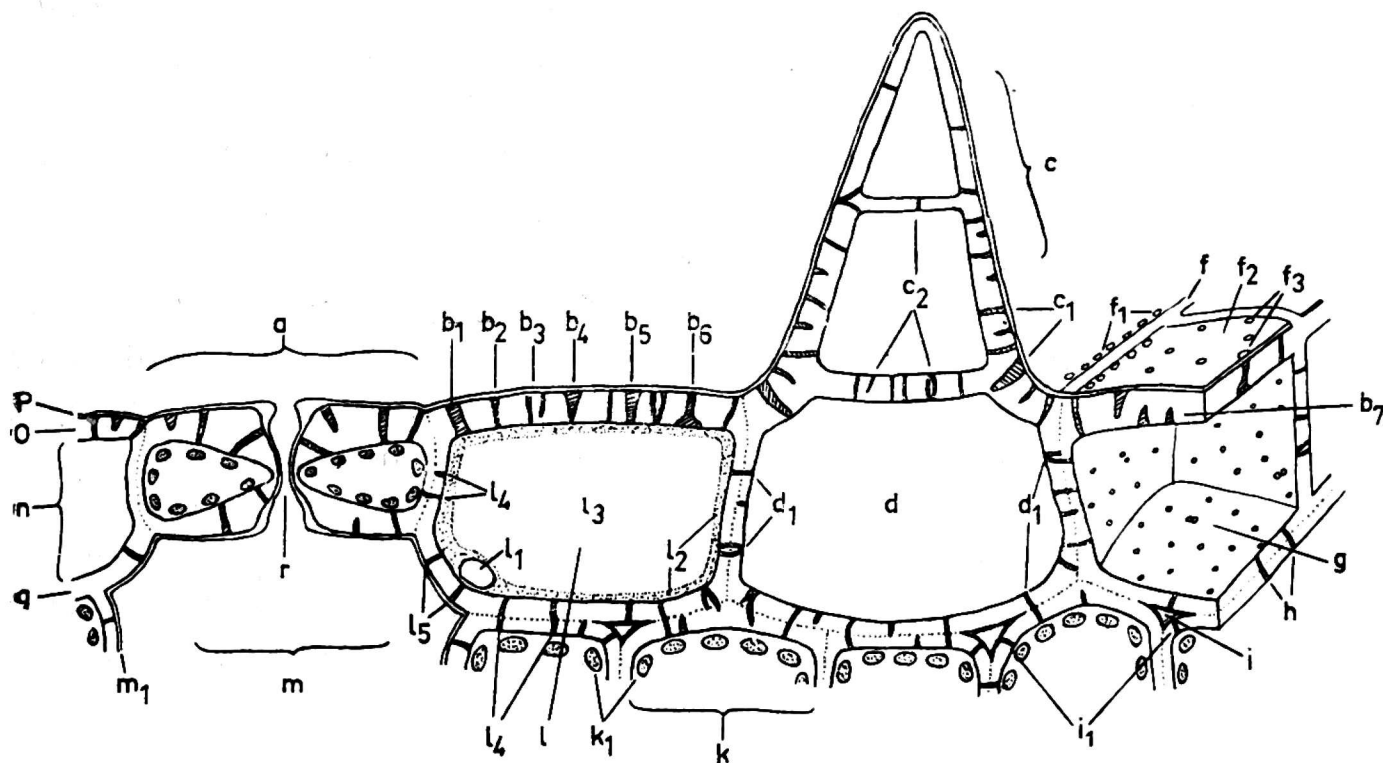
Wyniki doświadczeń przeprowadzonych przez Kazuto i Tujewa (cyt. Żurbicki [15]) wskazują, że systematyczne dokarmianie roślin przez liście roztworem mieszaniny  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  i  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  przy pH 6, dawało taką samą ilość fosforu ogólnego w liściach jaka była u roślin żywionych dokorzeniowo. Według Żurbickiego [15] dokarmianie roślin przez liście miało przewagę nad nawożeniem doglebowym szczególnie przy obniżonej temperaturze gleby, zwłaszcza jeśli chodzi o pobieranie fosforu.

Proces wnikania i przemieszczania przez liście nie jest jednakowy

dla różnych substancji. Levi [10] wykazał, że najszybciej przez liście fasoli wnikają i przemieszczają się sód i rubid, najwolniej zaś potas i cez, przy czym sód w dużej części wydzielany jest przez korzenie. Dolistne dokarmianie roślin wpływa na zwiększenie powierzchni asymilacyjnej oraz zawartości chlorofilu i azotu w liściach. Badania nad dolistnym dokarmianiem roślin prowadzone są od 100 lat. Jednak dopiero zastosowanie radioizotopów pozwoliło na ustalenie stopnia i szybkości absorpcji składników pokarmowych przez liście.

#### MECHANIZM PRZENIKANIA ROZTWORÓW PRZEZ LIŚCIE

O ile system korzeniowy, jako organ absorbujący, charakteryzuje się łatwo przepuszczalnymi ścianami, to komórki epidermy liści i łodyg pokryte są, jak już wspomniano, mniej lub bardziej grubą warstwą kutikuli. Właściwości lipidowe tych warstw kutynowych i woskowych kutikuli tworzą przeszkodę dla penetracji hydrofilnych substancji. Liczni badacze sądzą, że penetracja substancji hydrofilnych może się odbywać przez aparat szparkowy (rys. 1). Wiele obserwacji wskazuje, że pobieranie przez dolną stronę liścia jest większe aniżeli przez górną, w której w ogóle nie ma aparatów szparkowych, albo jest ich bardzo mało.



Rys. 1. Przekrój górnej epidermy liścia (wg W. Franke): *a* — aparat szparkowy; *b*<sub>1</sub>-*b*<sub>6</sub>, *c*<sub>1</sub>, *f*<sub>1</sub>, *f*<sub>2</sub>, *f*<sub>3</sub>, *i*<sub>1</sub> i *l*<sub>5</sub> — ektodesmy (ektocytydy); *c* — włoszek; *c*<sub>2</sub>, *d*<sub>1</sub>, *h*, *l*<sub>4</sub> — plazmodesmy; *d* — podstawowa komórka włoska; *j*, *g* — komórka epidermy z plazmodesmami; *k* — fragment miękiszu palisadowego; *k*<sub>1</sub> — chloroplasty; *l* — jądro komórki; *l*<sub>2</sub> — plazma; *l*<sub>3</sub> — wakuola; *m* — komora powietrzna; *m*<sub>1</sub>, *p* — kutikula; *q* — ściana komórki; *n* — światło komórki; *o* — ściana zewnętrzna komórki; *f* — ściana antyklinalna; *f*<sub>2</sub> — ściana peryklinalna; *r* — otwór szparkowy.

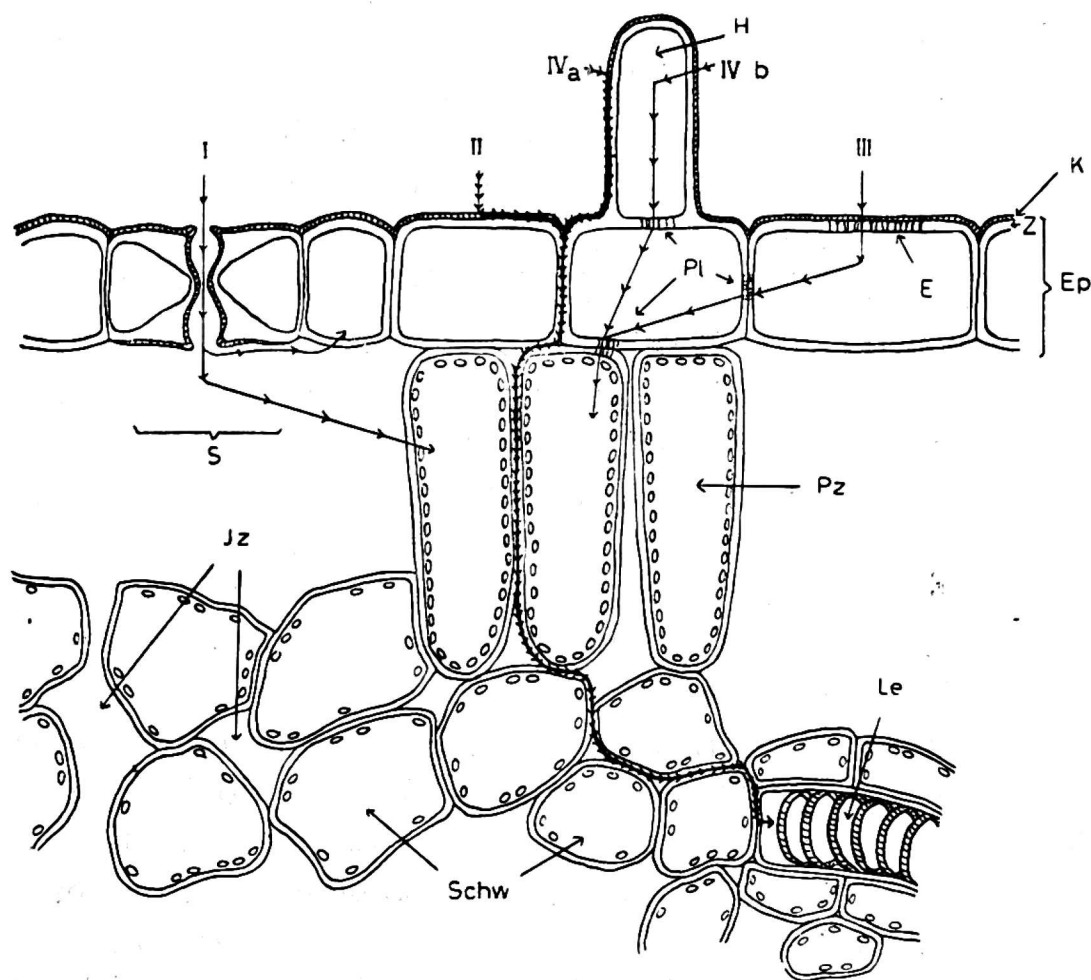
Przejsie roztworu przez szparki miałyby jedynie ten skutek, że substancje rozpuszczalne przedostawałyby się do komory podszparkowej i przestrzeni międzykomórkowych, lecz nie do wnętrza, ponieważ ściany komórek wyścielających przestrzenie międzykomórkowe pokryte są także wewnętrzną kutikulą. Penetracja przez szparki byłaby korzystniejsza, ponieważ powierzchnia absorbująca jest większa, a ponadto wewnętrzna kutikula przestrzeni może być cieńsza i bardziej przepuszczalna, a przez to ryzyko wysychania rozpylanych roztworów byłoby mniejsze na jej powierzchni. Istotny jest fakt, że komory podszparkowe i przestrzenie międzykomórkowe wypełnione są przez gazy, a napięcie powierzchniowe stosowanych roztworów i hydrofobowa natura kutikuli wyścielającej szparki nie pozwala na przechodzenie wodnych roztworów. Jednakże dodatek detergentów może znacznie ułatwić penetrację roztworów wodnych. Ostrowski [12, 13] podaje, że wprowadzenie 2% sapogenu do formy użytkowej preparatu opartego na soli dwuetanoloaminowej hydrazidu kwasu maleinowego przyczyniło się do zwiększenia jego aktywności biologicznej. Powstaje więc pytanie, czy w kutikuli występują pory, które służą jako drogi absorpcji i ekskrecji. Przy pomocy mikroskopu elektronowego stwierdzono, że kutikula jest błoną ciągłą i bez por. Jedynie dają się zauważyć cienkie plamki, rysy lub pęknięcia. Według Bauera (cyt. Franke [4]) badane rysy nie przechodzą przez kutikulę, lecz ograniczają się do zewnętrznej jej powierzchni. Jednakże w epidermalnych komórkach *Trifolium repens* i *Brassica oleracea* znajdowano miejsca, przez które może być wydzielany воск. W niektórych przypadkach, jak np. u *Mentha piperita* lub *Cicer arietinum* pojedyncze pory perforują kutikulę. Przez pory te wydzielane są lotne olejki albo krople wodnych roztworów. Występowanie takich otworów nie jest jednak zasadą generalną i nie może stanowić drogi przenikania roztworów do wnętrza rośliny. Orgell (cyt. Franke [4]) stwierdził, że kutikula może być zbudowana z charakterystycznie uszeregowanych lipidowych płytek zcementowanych hydrofilnymi materiałami pektynowymi. Wobec tego możliwa byłaby penetracja intercelularna dla roztworów wodnych, ponieważ warstwy pektynowe wyścielające kutikulę i sięgające do blaszek środkowych tkanek stanowiłyby hydrofilną drogę do małych naczyniowych wiązek umiejscowionych blisko epidermalnej tkanki liścia. Kutikula wydaje się być jednak błoną jednolitą o niewyjaśnionej w pełni strukturze chemicznej.

#### CHARAKTERYSTYKA EKTODESM

Ektodesmy są to delikatne struktury w zewnętrznych ścianach komórek epidermalnych (rys. 2). Początkowo ektodesmy utożsamiano z plas-



modesmami, które perforują wewnętrzne ściany tkanek i łączą sąsiadujące protoplasty. Ze względu na ich podobieństwo i lokalizację wewnątrz zewnętrznych ścian były one początkowo nazwane „plazmodesmami ze-



Rys. 2. Przekrój liścia z podaniem dróg przenikania (wg W. Franke): I, II, III, IVa i IVb — drogi przenikania; E — ektodesmy (ektocytydy); Ep — epiderma; H — włoski; Le — część wiązki przewodzącej; K — kutikula; Pl — plazmodesmy; Pz — miękisz palisadowy; Schw — parenchyma; Jz — komora powietrzna; Z — ściana komórki; S — komórki szparkowe.

wewnętrznych ścian”, lecz później określone zostały jako ektodesmy (Schumacher, Lambert cyt. Franke [6]). Rozciągają się one od kutikuli przez ścianę komórki epidermy. Wydaje się więc, że stanowią bezpośrednie połączenie protoplastów ze środowiskiem liścia otaczającym go od zewnątrz.

Stąd też powstała koncepcja, że ektodesmy są pośrednio związane z absorpcją i ekskrecją przez liście, na co wskazują prace licznych badaczy [1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 14]. Ponieważ w świetle najnowszych badań okazało się wątpliwe, czy ektodesmy są rzeczywiście strukturami plazmatycznymi, powstała zatem koncepcja wyboru dla nich nowego terminu. Według Hulla (cyt. Franke [4]) termin ektodesmy jest właściwy, gdyż pojęciowo nie wiąże się z plazmą. Przez innych autorów jako propozycja sugerowany jest termin „ektocytydy” od greckiego słowa

*kytos* — komórka i *hodos* — droga. Przedrostek „ekto” wydaje się konieczny, ponieważ drogi, o które tu chodzi, zlokalizowane są wewnątrz zewnętrznych ścian. Podobne ektodesmalne formy mogą czasem znajdować się w ścianach wewnętrznych. Nie są one plazmodesmami i dlatego powinien być wprowadzony dla nich termin „endocytody”. Tak więc ogólne znaczenie „cytody” jako międzyfibrilarnych dróg przenikania w ścianach komórki byłby podzielony na: ektocytody i endocytody. Ektocytody zatem zgodnie z definicją występują w ścianach, które graniczą z przestrzeniami wypełnionymi powietrzem, tzn. w zewnętrznych ścianach epidermy i w ścianach znajdujących się w intercelularnych przestrzeniach i komorach podszparkowych.

Struktura ektocytod widziana w mikroskopie elektronowym wydaje się tworzyć bardzo cienkie nici, które nie zawsze mają związek z międzyfibrilarnymi przestrzeniami wewnątrz ścian celulozowych. Występują one głównie w komórkach włosków albo w komórkach epidermalnych otaczających włoski. Gromadzą się nad i pod wiązkami przewodzącymi po obu ich stronach. Największa jednak liczba występuje w komórkach szparkowych głównie wzdłuż brzegów ścian przyszparkowych. Panič (cyt. Franke [7]) opracował metodę liczenia ektodesmów. Na powierzchni wynoszącej  $2500 \mu^2$ , u badanych liści ilość ektodesmów wynosiła 50-2500 w zależności od gatunku i odmiany rośliny oraz stanu fizjologicznego liści i czynników środowiskowych. Autor ten ustalił, że w warunkach kontrolowanych wraz ze wzrostem temperatury ilość wykazywanych ektodesmów malała. Według badaczy radzieckich [14] liczba ektodesmów na powierzchni  $2000 \mu^2$  wynosi 900, przy czym jest ona różna zależnie od strony liścia; wykazano to na *Primuli vulgaris* przez cały okres wegetacji. Charakterystyczną właściwością ektodesm jest ich labilność, która wyraża się w zanikaniu lub powtórnym pojawianiu się pod wpływem działania czynników zewnętrznych, jak np.: intensywność światła, suszy glebowej, niskiej wilgotności powietrza i szkodliwych substancji wydzielniczych. Zmiany zachodzące w ektodesmach mogą być stałe lub odwracalne. W przypadku zmian stałych, ektodesmy degradują się tak dalece, że prowadzi to do ich zanikania, natomiast w drugim przypadku — wracają one do stanu pierwotnego. Mechanizm zanikania ektodesm i zmiana ich form dotychczas nie zostały wyjaśnione. Wydaje się, że labilność ektodesm zwiększa odporność roślin na niekorzystne działanie czynników środowiskowych. U roślin światłolubnych liczba ektodesm jest mniejsza i są one krótsze — nie dochodzą do kutikuli, u roślin zaś ceniolubnych są one zabarwione i dochodzą do kutikuli. Ektodesmy u młodych roślin są krótkie i grube, u starych natomiast, cienkie i dłuższe. Najłatwiej badać je na wiosnę, wybierając rośliny młode posiadające zdrowe i dobrze wykształcone liście. Podczas sta-

rzenia się liści część ektodesm zanika, pozostają jedynie te o większych rozmiarach. Niewielką ich liczbę można także znaleźć jesienią w liściach o zabarwieniu żółtym lub czerwonym. Na starych liściach ektodesmy występują rzadko wskutek rozkładu chlorofilu. W przypadku porażenia roślin przez patogeny, ektodesmy zanikają w strefie infekcyjnej, co świadczy o aktywnej reakcji protoplastów na to działanie [14].

### ABSORPCJA LIŚCIOWA

Włączanie penetrujących substancji do protoplastów jest decydującym momentem w absorpcji i występuje na całej powierzchni błony plazmatycznej lub też w szczególnych jej miejscach. Powierzchnia błony plazmatycznej nie jest gładka, lecz występują na niej wypustki i wgłębienia tworząc rozległą powierzchnię, która może się dynamicznie zmieniać. Błona plazmatyczna nie ma otworów dostatecznie dużych dla fizycznego przenikania z wyjątkiem cząstek wody. W ten sposób cząsteczki, które przeniknęły przez ścianę mogą być przede wszystkim absorbowane na powierzchni błony plazmatycznej. Następnie mogą być one włączone wskutek procesów wymagających energii. Energia potrzebna do aktywnej absorpcji może pochodzić z oddychania lub z fotosyntezy w przypadku zielonych liści. W atmosferze tlenu wzrasta o 52% pobieranie fosforanu przez liście bobu. Wiadomo, że zarówno rodzaj światła jak i dwutlenek węgla wpływają na zwiększenie absorpcji przez rośliny. Stwierdzono również, że dodanie do roztworu  $\text{NaHCO}_3$  zwiększa pobieranie rubidu ( $\text{Rb}^+$ ) w warunkach świetlnych [4]. Ponieważ uważa się, że energia dostarczana jest głównie w formie adenozyno-trójfosforanu (ATP), dodatek zatem tego związku powinien zwiększyć pobieranie  $\text{Rb}^+$ . Zostało to potwierdzone w przypadku absorpcji rubidu przez liście tytoniu. Nie udało się jednak tego potwierdzić odnośnie pobierania fosforanu. Złożony proces absorpcji nie jest jeszcze w pełni wyjaśniony, gdyż wiele czynników, takich jak: pH, stężenie stosowanych substancji, rodzaj jonów i związków oraz wpływ regulatorów wzrostu, może wpływać na szybkość absorpcji przez liście. Wyniki licznych doświadczeń wskazują, że właściwy proces inkorporacji substancji do protoplastów epidermy ma charakter fizjologiczny, na co wskazuje współczynnik dyfuzji 2-3 przy współczynniku temperatury ( $Q_{10}$ ), podczas gdy w procesach fizycznych przy tym samym współczynniku temperatury współczynnik dyfuzji wynosi tylko 1-1,5.

Zagadnienie absorpcji liściowej należałoby sprowadzić do trzech etapów:

I — substancje dostarczone na powierzchnię liści przenikają przez kutykulę i ścianę celulozową w wyniku ograniczonej lub wolnej dyfuzji,

II — substancje te są absorbowane przez powierzchnię błony plazmatycznej,

III — zaabsorbowane substancje przenikają do cytoplazmy przy współudziale energii.

Czas trwania poszczególnych faz jest różny, podobnie jak zróżnicowana jest intensywność ich przebiegu. Ponadto zależą one od gatunku rośliny, rodzaju substancji absorbowanej i innych czynników. W I i II etapie substancje są jedynie absorbowane, natomiast pobierane są w ostatnim. Przemieszczanie zaabsorbowanych substancji wprowadzonych do protoplastów komórek epidermalnych i innych części liści lub innych organów odbywa się w roślinie regularnie.

#### DYFUZJA

Przyjmuje się, że główną siłą napędową przenikania jonów a także wielu związków organicznych przez kutikulę jest dyfuzja. Jednakże mocznik przenika błonę kutikularną z większą szybkością niż by to wynikało z dyfuzji. Kinetyka przenikania mocznika znacznie się zatem różni od kinetyki przenikania innych substancji. Ta zwiększona przepuszczalność dla mocznika sprzyja także absorpcji przez liście jonów żelaza i fosforanu, które były podawane razem z mocznikiem na rośliny bobu, cytryny i ananasa. Mocznik zwiększa przepuszczalność błony kutikularnej i nie tylko dla siebie, ale także dla jonów fosforanowych,  $Rb^+$  i  $Cl^-$ , stosowanych w tym samym czasie. Dodatek glikozy lub sacharozy do jonów fosforanowych,  $Sr^+$  i  $SO_4^{--}$  nie wpływał na zmianę stopnia ich przenikania, mimo że wymienione cukry wnikają przez kutikulę. Zarówno mocznik, jak i pewne jego pochodne, a także związki o charakterze lipidów posiadają właściwości zwiększania kutikularnej przepuszczalności. Yamada i inni (cyt. Franke [4]) wskazują, że wpływ mocznika na kutikularną przepuszczalność polega na rozluźnianiu struktury błony przez zmianę wiązań w grupach estrowych, eterowych i dwueterowych między makromolekułami kutyny. Ogólnie można stwierdzić, że błony kutikularne są przepuszczalne dla jonów i nieorganicznych niezdysonowanych cząsteczek. Zdolność przenikania jonów uzależniona jest od ich wielkości, rodzaju ładunku oraz zdolności do absorpcji. Mocznik przenika w procesie dyfuzji, podczas gdy lipofilne substancje mogą penetrować na drodze rozpuszczania się. Wnikanie ich wyznaczone jest przez stopień rozpuszczalności i wielkości cząsteczek. Jähnl [9] stwierdził u wielu gatunków roślin, że wskutek dolistnego dokarmiania mocznikiem, liczba ektocytod jako dróg transportu substancji odżywczych istotnie się zwiększyła, przy czym inna była ich struktura w porównaniu do roślin kontrolnych.



## PESTYCYDY

Znany jest fakt, że pestycydy mogą być absorbowane przez liście, a następnie śledzone jako pozostałości w tkankach roślin. Wynika stąd, że pestycydy rozpryskiwane na powierzchnię liści mogą wnikać przez kutikulę takimi drogami jak ektocytydy. W początkowym stadium absorpcji pestycydu absolutny gradient koncentracji wynosi zawsze 100 między powierzchnią liścia a protoplastem komórek epidermy, ponieważ komórki w tym stadium nie zawierają tego preparatu. Zatem pestycydy będą przenikać natychmiast, najpierw przez kutikulę w jej przepuszczalnych miejscach, następnie przez ścianę zewnętrzną poprzez hydrofilne lub lipofilne ektocytydy, zgodnie z prawami dyfuzji i niezależnie od wielkości molekularnej i fizykochemicznej natury tych związków. Po osiągnięciu błony plazmatycznej epidermalnego protoplastu, pestycydowe molekuly będą aktywnie absorbowane przy użyciu energii, a następnie przemieszczane do innych komórek rośliny. Nie wyjaśnione jest jednak, czy rozpuszczalne w wodzie pestycydy przenikać będą rzeczywiście przez ektocytydy. Ażeby sprawdzić słuszność tej koncepcji Panič [5] badał absorpcję 2,4 D przez liście bobu, fasoli i pszenicy. Następnie śledził, w zależności od poziomu temperatury (15, 22, 29 i 36°C), ilościowe stosunki między: liczbą ektocytod na powierzchni 2500  $\mu^2$  (na którą stosowano 2,4 D), zawartością kwasu askorbinowego, ilością zaabsorbowanego radioaktywnego 2,4 D przez powierzchnię liścia i aktywnością enzymu askorbinazy w ekstraktach liści na badanej powierzchni.

Na podstawie tych badań stwierdzono, że w ciągu 30 min absorpcji przez liście zachodzi dodatnia korelacja między liczbą ektocytod, zaabsorbowanego 2,4 D i zawartością kwasu askorbinowego w liściach, podczas gdy aktywność askorbinazy wykazywała korelację ujemną z wymienionymi elementami. Istnieje bezpośredni dowód, że herbicydy także przenikają przez liście drogami, które stanowią ektocytydy. Kwas askorbinowy ma znaczenie jako wskaźnik przy wykrywaniu ektocytod. Zostaje on wydzielany przez protoplasty epidermy i przenika przez ściany, umożliwiając wykazywanie ektodesmów. W warunkach np. infekcji liścia przez grzyby lub wirusy, wydzielanie kwasu askorbinowego wyraźnie ustaje i ektocytydy nie są wykrywalne. Czy absorpcja w ogóle odbywa się w tym przypadku? Jest to wątpliwe, gdyż po zatruciu liści eterem, chloroformem albo nawet dymem z papierosa nie udaje się wykazywanie ektocytod, ponieważ normalny metabolizm zostaje zakłócony. Można by sądzić, że ektocytydy powinny funkcjonować jako drogi przenikania w każdym przypadku, niezależnie od obecności kwasu askorbinowego. Wyniki Paniča [5] wskazują, że w zdrowych liściach istnieje korelacja między zawartością kwasu askorbinowego a wielkością absorpcji 2,4 D,

przynajmniej w czasie pierwszych 30 min jej trwania. Można to wytłumaczyć za pomocą następującej hipotezy. Ektocytoda może funkcjonować jako droga przenikania tylko wtedy, jeśli jest ona wypełniona wodą jako środowiskiem dyfuzji substancji w niej rozpuszczonych. Jeśli rzeczywiście tak jest, to nie tylko substancja absorbowana, lecz i wydzielana, jak np. kwas askorbinowy mogą dyfundować przez ciecz. W zależności od ilości wydzielonego kwasu askorbinowego, ektocytody rozciągają się przez całą ścianę albo są skrócone. Jeśli ściana wysycha, ciągła faza wodna w przestrzeniach międzyfibrilarnych między kutikulą a protoplastem, a także procesy wydzielania zostają wstrzymane. W konsekwencji ilość wykrywalnych ektocytod będzie się zmniejszać, co ograniczy możliwość transportu absorpcyjnego lub ustanie on z powodu braku wody jako środowiska dyfuzji. Można wykazać, że ilość ektocytod spada do zera, jeśli liść więdnie. Ektocytody stają się coraz krótsze, przylegają głównie do kutikuli i w końcu zanikają. Dlatego jest bardzo prawdopodobne, że kwas askorbinowy obecny jest w ektocytodach, jeśli funkcjonują one jako drogi przenikania. Dlatego też występuje korelacja między intensywnością absorpcji przez liście, zawartością kwasu askorbinowego a ilością ektocytod. Korelacja ta tłumaczy także, dlaczego przy stosowaniu herbicydów, dobre warunki wodne roślin i wysoka wilgotność powietrza są konieczne dla skutecznego ich działania. Badania radzieckie [11] wskazują, że niektóre mikroelementy jak np. B i Mo niwelują lub osłabiają działanie herbicydów w jednych przypadkach, a w innych mają stymulujące działanie, np. na kukurydzę. Ponadto B, Zn i Mo mają wpływ na wnikanie do roślin 2,4 D oraz jego przemieszczanie się, przy czym charakter współdziałania zależy od miejsca wnikania tego preparatu do rośliny. Jeśli 2,4 D dostanie się do rośliny poprzez korzenie, to mikroelementy powodują znaczne zmniejszenie szybkości przenikania, a w jeszcze większym stopniu zmniejszanie prędkości przemieszczania się 2,4 D ku górze rośliny. Jeśli natomiast mikroelementy te wprowadzone zostaną przez liście, to wzmagają przemieszczanie się 2,4 D do liści dolnych i korzeni. Wyniki prac dotyczących przenikania i przemieszczania się 2,4 D w roślinie wskazują, że związek ten w ciągu 1,5 do 6 godz przenika zarówno przez liście jak i korzenie roślin odznaczających się intensywną przemianą materii. Stwierdzono, że organy młode pochłaniają w większych ilościach i szybciej aniżeli stare. Ponadto procesy te nasilają się w wyższych temperaturach i w wilgotnym środowisku oraz przy niższym pH roztworu. Wnikanie i przemieszczanie się w roślinie tego preparatu w znacznej mierze zależy także od morfologiczno-anatomicznych cech roślin. Szczególnie duże różnice stwierdzono między roślinami jedno- i dwuliściennymi. Liczne prace wskazują także na zależność między wnikaniem i przemieszczaniem się da-

nego herbicydu od stopnia wrażliwości roślin. Na przykład liście słonecznika traktowane 0,1% roztworem 2,4 D wchłaniały 13,0 mikrograma/godzinę, natomiast liście kukurydzy 9,1 mikrograma/godzinę. Dodatek do roztworu herbicydu powierzchniowo czynnych substancji oraz makro- i mikroelementów znacznie zwiększa wchłanianie i przemieszczanie się 2,4 D w roślinie.

Należy sądzić, że nie tylko 2,4 D jest absorbowane przez liście za pośrednictwem ektocytod, lecz także inne pestycydy rozpuszczalne w wodzie, jak również nieorganiczne i organiczne substancje. Nie ulega wątpliwości, że pestycydy absorbowane przez protoplasty epidermy są przemieszczane do różnych komórek w całej roślinie. Mogą one przetrwać w roślinie w formie niezmienionej, stwarzając tym samym zagrożenie dla ludzi i zwierząt. Ryzyko to powinno być rozważone, jeśli pestycydy będą stosowane dolistnie. Należy również nadmienić, że resztki tych preparatów mogą przenikać przez powierzchnię liścia do wnętrza rośliny nawet w przypadku powierzchniowego ich działania. Ostatnio sugeruje się, że nawet cząstki wirusowe, których wielkość znacznie przekracza rozmiary związków organicznych dotychczas badanych w doświadczeniach absorpcji, mogą również korzystać z ektocytod jako dróg wejścia do komórek roślinnych.

#### LITERATURA

1. Franke W.: Können Pflanzen Nährstoffe durch die Blätter aufnehmen? Technische Informationen. Aglukon-Gesellschaft. Düsseldorf, 1962.
2. Franke W.: Über die Beziehungen der Ektodesmen zur stoffaufnahme durch Blätter. *Planta* 1964, nr 61.
3. Franke W.: Ectodesmata in relation to binding sites for inorganic ions and urea on isolated cuticular membrane surfaces. *Amer. J. Bot.* 1969, t. 4, nr 56.
4. Franke W.: Mechanisms of foliar penetration of solutions. *A. Rev. Pl. Physiol.* 1967, Vol. 18.
5. Franke W., Penič M.: Ektodesmenstudien IV. Über das Vorkommen von Ektodesmen in Gramineenblättern. *Planta* 1967, nr 77.
6. Franke W.: Ektodesmenstudien V. Über das Vorkommen ektodesmenartiger Strukturen in Innenwänden. *Neth. J. Pl. Path.* 1970, nr 76.
7. Franke W.: Ectodesmata and the cuticular penetration of leaves. *Pestic. Sci.* 1970, Vol. 1, July—August.
8. Holcubek A.: Mimokorenova vyziva v ovocnarstvi. *Zahrad. Listy* 1968, t. 61, nr 5.
9. Jähnl G.: Ektodesmen und Blättdüngung. *Gartenbauwissenschaft.* 1969, Bd. 34, H. 6.

10. Levi E.: *Physiol. Pl.* 1970, vol. 23, nr 4, s. 811-819.
11. Masztakow S., Diejewa W., Wołyniec A.: *Działanie herbicydów na rośliny uprawne.* PWRiL, Warszawa 1971.
12. Ostrowski J.: *Mechanizm działania herbicydów.* *Post. Nauk rol.* 1965, t. 94, nr 4.
13. Ostrowski J.: *Badania nad wpływem sapogenu na aktywność biologiczną hydrazydu kwasu maleinowego.* *Rocz. Nauk rol. Seria A,* t. 93, z. 4.
14. Suchorukow K. T., Płotnikowa J. M.: *O strukturze i funkcjach plazmodesm i ektodesm.* *Usp. Sovriem Biol.* 1965, t. 60, wyp. 2 (5).
15. Żurbicki Z. I.: *Fizjologiczne i agrotechniczne podstawy nawożenia.* PWRiL, Warszawa, 1969.

*Д. Блашчык-Островска, М. Фиучек*

## ВОПРОС ПРОНИКАНИЯ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И ДРУГИХ ХИМИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ ЧЕРЕЗ ЛИСТЬЯ

### Резюме

В связи с химизацией нашего сельского хозяйства, дозы и ассортимент химических средств для культурных растений увеличивается. Большинство таких средств как минеральные удобрения применяются традиционным способом через почву, хотя уже более 100 лет тому назад опытом знакомо что они могут быть поглощаемы также наземными частями растений, главным образом через пластинки листьев. Сначала предполагалось что ряд питательных веществ и других химических соединений (стимуляторы роста, пестициды) проникают главным образом через устьицы. Дальнейшие исследования указали что устьицы не играют существенной роли в их прониканию в растения.

Применение изотопов и электронного микроскопа в исследовательных работах привели к открытию структур, которые просветливают стенки ткани и соединяют соседующие протопласты называющиеся раньше эктодезмами а после эктоцитодами. Эктоцитоды появляются главным образом в клетках устьиц листовых пластинок и в волосках секрети. Их количества сильно дифференцировано и зависит от физиологических и естественных условий растения. Это доказывает лабильность этих структур.

Предполагается что главной моторической силой проникания ионов и органических соединений через кутикулу является диффузия. Интенсивность проникания отдельных ионов и веществ дифференцирована.

В случае мочевины например всегда наблюдается увеличенная проницаемость кутикулы в сравнении с другими соединениями. Имеется теперь достаточное количество информации для того чтобы установить что корневая система приспособлена к присвоиванию и экскреции питательных веществ и других соединений но и наземные части растений обладают таким же свойством. В виду того что некоторые вещества как например гербициды проникающие в растение могут накапливаться в их съедобных органах в неизменном виде это является серьезной опасностью для потребителя.



*D. Błaszczyk-Ostrowska, M. Fiuczek*

THE PROBLEM OF PENETRATION OF NUTRIENTS  
AND OTHER CHEMICAL COMPOUNDS THROUGH THE LEAVES

S u m m a r y

In connection with the chemization of our agriculture both, the rates and the assortment of chemicals for crops increase. The majority of such means like mineral fertilizers is traditionally applied into the soil, although for over 100 years it is known experimentally that they can be taken in also by overground parts of the plant, mainly through the leaf blade. Previously it was supposed that a number of nutrients as well as other compounds (growth stimulators, pesticides) penetrate mainly through trachea. Further works indicated that trachea do not play a considerable role in the penetration of them into the plant.

The appliance of isotopes and of the electronic microscope in the experimental works lead to a discovery of some structures which perforate the walls of tissues and link up the adjacent protoplasts, called before ectodesma and afterwards ectocytodes. Ectocytodes appear mainly in the trachea cells of leaf blades and in secretion hairs. Their number is greatly differentiated and depends upon the physiological and environment conditions of the plant. This indicates lability of these structures.

It is assumed that diffusion is the motive power of the penetration of ions as well as organic compounds through the cuticula. The intensity of penetration of particular ions and substances is differentiated. In case of urea for instance a increased permeability of cuticule in comparison with other compound is always observed. There is now a sufficient amount of evidence to state that not only the root system is adapted to absorption and excretion of nutrients and other compounds but also the overground part of the plant. In view of the fact that certain substances like herbicides penetrating into the plant can be accumulated in its stable organs unchanged it creates a serious danger to the consumer.

*D. Błaszczyk-Ostrowska, M. Fiuczek*

DAS DURCHDRINGEN DURCH BLÄTTER DER NÄHRSTOFFE  
UND ANDERER CHEMISCHER VERBINDUNGEN

Z u s a m m e n f a s s u n g

Mit der Chemisierung unserer Landwirtschaft werden immer höher die Gaben und das Sortiment der chemischen Mitteln, die für Kulturpflanzen verwendet werden. Die Mehrheit dieses Mitteln, wie Mineraldünger, werden traditionell der Pflanze durch den Boden zugeführt, obwohl seit über 100 Jahren bewiesen wurde, daß sie auch durch die oberirdischen Teile, hauptsächlich durch die Blattspreite aufgenommen werden können. Anfangs hatte man vermutet, daß eine Reihe von Nährstoffen, wie auch anderen Verbindungen (Wachsstoffe, Pestizide) hauptsächlich durch Spaltöffnungen des Blattes eindringen, spätere Arbeiten zeigten jedoch, daß die Spaltöffnungen im Durchdringen dieser Mitteln in die Pflanze keine größere Rolle spielen.

Die Einführung der Isotopen und des elektronischen Mikroskops in die

Untersuchungen hatte beigebracht zur Entdeckung gewisser Strukturen, durch die Gewebewände perforiert und die benachbarten Protoplasten verbunden werden; sie wurden anfangs Ektodesmen — später Ektozide genannt. Ektozide treten meistens in den Spaltöffnungen der Blattspreite und in den Ausscheidungshaaren auf. Ihre Anzahl ist stark different und ist vom physiologischen Zustand der Pflanze, wie auch von den Umweltbedingungen abhängig; sie zeigt die Labilität dieser Strukturen.

Es wird angenommen, daß die Hauptantriebskraft der Durchdringung von Ionen und mehreren organischen Verbindungen durch die Kutikula, die Diffusion bildet. Die Durchdringungsintensität einzelner Substanzen und Ionen ist differenziert. Im Falle z.B. des Harnstoffs, im Vergleich mit anderen Verbindungen ist die Durchlässigkeit der Kutikula höher. Es gibt gegenwärtig eine genügende Anzahl von Beweisen, daß nicht nur das Wurzelsystem, aber auch der oberirdische Teil der Pflanze zur Absorption und Exkretion der Nährstoffe und anderer Substanzen angepasst ist. Gewisse in die Pflanze eindringende Substanzen, wie z.B. Herbizide, die in unveränderten Form in den essbaren Pflanzenteilen angesammelt werden, können für den Verbraucher sehr gefährlich sein.