

ÖSSZEFÜGGÉS A NÖVÉNYEK VÍZFORGALOM TÍPUSA ÉS GÁZCSERENYÍLÁSAIK MOZGÁSÁNAK NAPI RITMUSA KÖZT

FELFÖLDY LAJOS

(Érkezett : 1956. január 15-én)

A növények vízforgalmával foglalkozó kutatómunkánk alatt felmerülő ellentmondások figyelmeztettek először arra, hogy a növények vízforgalmának gyakorlati kérdéseit, melyek különösen a „szárazságtűrés” és az öntözéses gazdálkodás fogalomkörébe tartoznak, addig nem próbálhatjuk megoldani, amíg a probléma elméleti, növényélettani részét nem tisztázzuk. Az eddigi törekvések mondhatni mindegyike azzal az egyoldalú hibával terhelt, mely a vízforgalmi kérdések megoldásánál csak a vizet és az ahhoz közvetlenül kapcsolódó jelenségeket (turgor, hervadás, ozmotikus érték, szívóerő, transpiráció, telítettségi hiány, kiszáradás ellenállás stb.) vizsgálja. Nemegyszer megfeledezünk a növény egyes szerveinek oszthatatlan egységéről, pl. a letépett levéllel folytatott kísérletek esetében, máskor nem vesszük figyelembe a növény és a környezet kettősségének egységét, holott ezeken túlmenően más életjelenségekre, az egész növény anyagcseréjének alapvető tulajdonságaira (melynek egyik jelentős része a vízforgalom is !), plazmatikus viszonyaira, sőt az egyes fajok különleges sajátosságaira, azok fejlődéstörténetére is figyelniünk kellene.

Elméletileg legfontosabb feladatunk tisztáznunk a vízforgalom szerepét a növényfajok anyagcseréjének kialakulásában. Kutatásaink alatt nem hagyhatjuk figyelmen kívül azt, hogy a különböző növényfajok sajátosságos, specifikusan különböző utakon haladnak — törzs- és egyedi fejlődésük során — a szárazföldi élet ellentmondásosságának megoldásában. Mielőtt bármilyen módszerrel, bármilyen tulajdonság szerepét tisztázzuk, meg kell ismerkedniünk a növényfajok különleges tulajdonságaival. Igen komoly lépést jelentene a növényvilág vízforgalmi problémáinak megoldása terén az egyes fajok jól elhatárolható vízforgalmi típusokba osztása, hasonlóan a xerofitonok típusaihoz, melyeknek igen jó oikológiai-élettani csoportosítását HENCKEL (1951) könyvéből ismerjük.

Más irányú kutatásaink során meggyőződünk arról, hogy a vízforgalmi problémák megoldásánál talán még inkább érvényes annak a szemléletnek helyessége, mely az élettani jelenségek mozgás, változás közbeni vizsgálatát hangsúlyozza. Ez a dinamikus vizsgálati mód önként adódik a jelenségek és fiziológiai tulajdonságok napi ritmusának tanulmányozásakor.

A letépett lomblevél kiszáradásmenetével foglalkozva azt találtuk, hogy a kiszáradás időtartama nagymértékben függ a letépés időpontjától, de általános, minden növényfajra érvényes szabályt nem lehetett megállapítani. Három teszt-növényünk vízmegtartó képességének napi ritmusa különösen figyelemre méltó különbségeket mutat. A *Portulaca oleracea* lassú kiszáradású leveleinek száradásmenetében nem jelent különbséget a mintaszedés ideje, a víz eltávozásának tempója nem változik lényegesen a hajnali, déli, délutáni vagy éjjeli szedésű levelekből. A *Convolvulus arvensis*, ez az intenzíven transpiráló, rossz vízmegtartó képességű, gyorsan száradó levelű faj már határozott ritmust árul el: a vízszegény napszakban (dél) gyors, a vízzel bőségesen ellátott időszakban (éjszaka) szedett levelének lassúbb a vízleadása, azaz a levél vízmegtartó képessége párhuzamos a növény vízellátottságával. A *Chenopodium album*, ez a minden szempontból különlegesen viselkedő, szárazságtűrő gyomnövény, ismét más képet mutat. A vízzel bőven ellátott időszakban, éjjel szedett levelei gyorsabban száradnak ki, mint a vízhiánykor, délben szedett lomblevelek. A vízmegtartó erőnek ezt a napszakos ingadozását protoplazmatikus okokra vezettük vissza (FELFÖLDY 1956), de a kérdés tárgyalása során más ötletek, többek között a sztómamozgás ritmusa mivolta is felmerültek. Ezt a munkánkat ennek a problémának elemzése érdekében végeztük, de eredményeink — véleményünk szerint — túl-
nőttek ezen és megérdemlik a publikálást.

A vizsgálati növények (*Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis* és *Portulaca oleracea*) a tihanyi Biológiai Kutatóintézet balatonparti kísérleti parcelláin spontán kikelt, egy-egy populációhoz tartozó, egymás mellett növő példányok voltak. A sztómaméréseket 1955 július 18-án 9 órától 19-én 06 óráig végeztük, derült, napos, kedvező időben. A növények vízellátottsága és tápláltsága jó volt.

A sztómaméréseket a termőhelyen készített és alkoholban azonnal fixált epidermisz nyúzatokon végeztük, a levél fonákának középtáji részéről. A preparátumokról Zeiss kutató-mikroszkóp 8 obj. és $20\times$ okulárral, vertikális tubusra szerelt ABBÉ-f. rajzolókészülékkel kb. 2 mm^2 -nyi területet rajzoltunk le, melyen $10\text{ }0,1\text{ mm}^2$ területű körben számoltuk meg a levegőnyílásokat. A tíz számolás átlagának tízszeresét adjuk meg, mint a sztómaszámot 1 mm^2 -en. A légrés méreteit 40-es objektív segítségével készített 25 sztóma rajzán mértük meg $0,5\ \mu$ pontossággal. A mércét hasonló összeállítással készült objektvmikrométer-rajzzal szerkesztettük.

A légeserenyílások nyitottsági fokának jellemzésére az alábbi adatokat adjuk meg: A nyílás szélességét; az ellipszis alakúnak vett légrés területét a $T = 2a \cdot 2b \cdot 0,7854$ képlettel; a légrés kerületét az alábbi egyenlettel:

$$K = \frac{\pi}{2} \left(a + b + 2 \sqrt{\frac{a^2 + b^2}{2}} \right), \text{ ahol}$$

K = kerület, a = a légrés szélességének fele, b = a légrés hosszának fele (LOOMIS és SHULL 1937, 41). Kiszámítottuk az 1 mm^2 levélfelületre eső légrés-kerületek és területek összegét, melyek közül különösen az 1 mm^2 -re eső légrés-kerületek értéke alkalmas a sztómák diffúziós kapacitásának jellemzésére. Végül e két érték relatív értékeit adjuk meg, a maximális értékre, mint 100-ra vonatkoztatva.

Meg kell jegyeznünk azt, hogy munkánk alatt a LONG-féle celloidines lehúzáttal is kísérleteztünk (LOOMIS és SHULL 1937, 39). A PAECH és SIMONIS (1952, 111) által megadott recept szerint dolgozva a *Convolvulus arvensis* levelénél igen jó, a *Chenopodium album* esetében pedig használható, kiértékelhető készítményeket kaptunk, bár ez utóbbi faj lisztessége zavarta a mikroszkópos kép tisztaságát. A *Portulaca oleracea* leveleiről kaptuk a legrosszabb eredményt, gázcserenyílásai valószínűleg besüllyesztett mivoltuk miatt ezzel a módszerrel csak igen korlátozott mértékben tanulmányozhatók.

Eredményeinket az 1—3. táblázat tartalmazza.

1. táblázat

A *Chenopodium album* sztómamozgásának napi ritmusára vonatkozó adataink (1955. júl. 18—19)

1. Óra	A légrés			Összterület 1 mm ²		Összkerület 1 mm ²	
	2. szélessége μ	3. területe μ ²	4. kerülete μ	5. μ ²	6. rel. ért.	7. μ	8. rel. ért.
9	4,6	63,6	37,5	9660	100,0	5700	100,0
12	2,4	30,9	33,2	4690	48,5	5040	88,4
15	0,8	10,3	31,7	1560	16,1	4820	84,6
18	0,3	3,9	31,2	570	5,9	4530	79,6
21	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0
03	1,6	16,3	33,0	2300	31,1	4630	81,4
06	1,1	23,1	35,6	3000	23,8	4680	82,2

2. táblázat

A *Convolvulus arvensis* sztómamozgásának napi ritmusára vonatkozó adataink (1955. júl. 18—19.)

1. Óra	A légrés			Összterület 1 mm ²		Összkerület 1 mm ²	
	2. szélessége μ	3. területe μ ²	4. kerülete μ	5. μ ²	6. rel. ért.	7. μ	8. rel. ért.
9	10,4	118,0	39,2	13210	100,0	4390	100,0
12	4,2	44,5	29,2	5380	40,7	3530	80,5
15	0,4	4,6	28,2	376	2,8	2310	52,7
18	3,1	38,0	32,2	3840	29,0	3250	74,0
21	0	0	0	0	0	0	0
24*	0,9	11,2	30,3	816	6,1	2210	50,5
03	1,4	16,3	29,4	1630	12,3	2640	60,3
06	0,9	11,0	30,3	1000	7,6	2760	63,0

* Harmat még nincs, a környező növények szárazak, de a *Convolvulus* levelei csurom vizesek.

A vizsgált három faj összehasonlításakor a *Chenopodium album* bizonyul olyanak, melynek ritmusa az általánosan ismert szkémával legjobban megegyezik. A kora délelőtti órákban legjobban nyitott légrés ebéd után lassan zárul, éjszaka teljesen zárva van és csak a hajnali pirkadással kezd újra kinyílni. A *Convolvulus arvensis* nagy vonásokban hasonlít ehhez, csupán a korai,

3. táblázat

A *Portulaca oleracea* sztómamozgásának napi ritmusára vonatkozó adataink
(1955. júl. 18—19.)

1. Óra	A légrés			Összterület 1 mm ²		Összkerület 1 mm ²	
	2. szélessége μ	3. területe μ^2	4. kerülete μ	5. μ^2	6. rel. ért.	7. μ	8. rel. ért.
9	3,1	55,0	45,8	880	77,9	733	77,7
12	3,4	53,4	40,7	1120	100,0	856	90,6
15	1,6	26,4	41,1	606	54,1	945	100,0
18	0,4	6,6	40,5	125	11,2	769	81,4
21	2,8	45,9	47,1	688	61,5	706	74,8
24	0,9	16,9	46,6	270	24,1	746	79,0
03	0,8	13,2	40,3	238	21,2	725	76,8
06	2,6	45,5	44,2	772	69,0	750	79,5

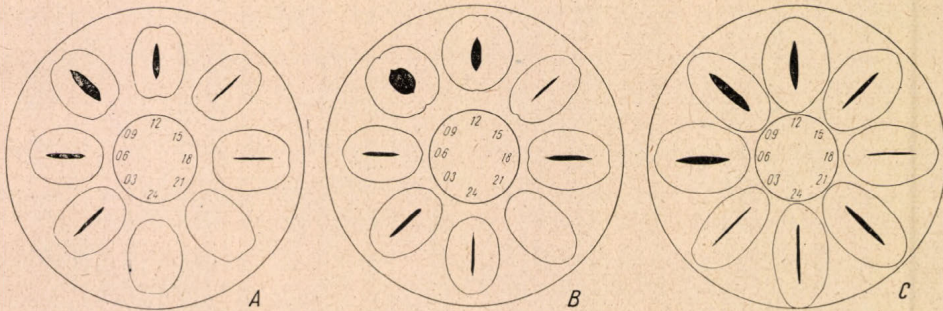
éjfélkor bekövetkező kinyílásban különbözik. Ezt a nyitódást érdemes közelebbről megvizsgálni. Amint a 2. táblázat-hoz fűzött jegyzetben közöltük, éjfélkor még nem volt harmat, az összes növény levelei szárazak, csupán a *Convolvulus* levelek voltak csurom vizesek, ami arra enged következtetni, hogy ez a faj, melynek szárazságtűrésében a mélyről felszívott víz oly fontos szerepet játszik (ÚJVÁROSI 1951, FELFÖLDY 1956), az éjszaka folyamán is intenzíven folytatja a vízfelvételt, mely az éjszaka első felében a polimerizált szénhidrátok hidrolízisére és a nappali telítettségi hiány pótlására elhasználódik, a később felkerülő vizet azonban ez a növény aktívan leadja s az cseppfolyós állapotban a gázcsere nyílások passzív kinyílása révén távozik a levélből. A sztómamozgás napi menete itt közvetlenül a növény vízforgalmának függvénye. A *Portulaca oleracea* az optimális vízellátottságú szukkulens növény tulajdonságait mutatja: sztómái sohasem záródnak be. Éjszakai nyitva tartásuk valószínűleg a szukkulensek sötétben is folytatódó széndioxid felvételével kapcsolatos (STILES 1950, 158).

Nem tartozik szorosan dolgozatunk tárgyához, de érdemes egy pillantást vetnünk a táblázatokban a légrés-terület és kerület változásának relatív értékeire. Igaz, hogy ezek az értékek a „maximális nyílás” nagyságától függenek (tehát a számszerű adatok nem általánosíthatók), mégis, ismerve a kis pórusú válaszfalakon történő gáz-diffúzió törvényét (BROWN és ESCOMBE 1900) rá kell mutatnunk arra, hogy a légrés igen kis méretű nyílása a maximális kapacitás 50—80%-át eredményezi. A *Chenopodium album* 0,3 μ átmérőjű légrései a maximális kapacitás 79, a *Convolvulus* 0,4 μ -os nyílása 52, a *Portulaca* 0,4 μ átmérőjű légrései 81%-át jelentik. Ezek a számok a légrés nyitottsága és a vízleadás intenzitása közti összefüggések magyarozatánál figyelemre méltóan kellő óvatosságra és felhívják figyelmünket a területmérésekkel kapható értékek torz mivoltára (vö. MAXIMOV 1951, 66—71).

Vegyük szemügyre eredményeinket a bevezetésben felvetett probléma szempontjából is. Mint említettük a *Portulaca oleracea* levél kiszáradási gyorsasága nem függ a letépés időpontjától, a *Convolvulus* déli szedésű levelei gyorsabban száradnak, mint az éjjeliek, a *Chenopodium album* déli szedésű leveleinek nagyobb a kiszáradás ellenállása, mint a hajnaliakénak. Az 1. ábra diagramjai és a táblázatok adatai egyaránt azt bizonyítják, hogy ilyen ellentétes értelmű okot a *Chenopodium* és a *Convolvulus* közt a sztómamozgás

nem szolgáltat. Tekintve, hogy egyrészt a letépett és sötét szekrénybe került levél sztómái igen rövid idő alatt becsukódnak (GREIS 1940, BÖJTJE 1950 és sokan mások), illetve a szoros sztómazáródás a normális vízellátás megszakadásával párhuzamosan megszűnik (NAGAI 1953), a *Chenopodium album* különleges viselkedésére a sztómamozgás napi ritmusában talált szabályszerűségek nem nyújtanak magyarázatot.

Végül néhány szóval utalunk arra a tényre, hogy a növényfajok csoportosítása sztómamozgásuk napi ritmusa alapján (LOFTFIELD 1921, WEBER 1923) nem kielégítő. Erre nézve már KOSTYTSCHEW és munkatársai (1930) és LUNDEGÅRDH (1954) is tettek kritikai megjegyzéseket. A kérdés pontos megoldása nem lenne felesleges munka, de az eddigi inkább ökológiai—statisz-



1. ábra. A *Chenopodium album* (A), *Convolvulus arvensis* (B) és *Portulaca oleracea* (C) 24 óra alatti sztóma mozgásának diagrammjai

Fig. 1. 24stündige Bewegung der Stomata des *Chenopodium album* (A), *Convolvulus arvensis* (B) und *Portulaca oleracea* (C). (Diagramm.)

tikai megfigyeléseken túlmenően a sztómamozgás fiziológiáját, a fény, nedveség-viszonyok és a belső széndioxid koncentráció (THOMAS 1955, 144) változásának hatásait is figyelembe kell vennünk. A kérdés szorosan kapcsolódik a dolgozatunk elején felvetett problémához, hiszen a sztómamozgás a növényi élet két legalapvetőbb folyamatával, a vízforgalommal és a fotoszintézissel kapcsolatos.

Összefoglalás

Három teszt-növényünk (*Chenopodium album*, *Convolvulus arvensis* és *Portulaca oleracea*) sztómamozgásának napi ritmusát vizsgáltuk derült, napos időben, kedvező vízellátású szabadföldi példányokon. Megállapítottuk, hogy

1. Mindhárom növény sztómamozgása jellegzetesen különböző és szorosan összefügg vízforgalmi típusukkal. Különösen élesen tapasztalható ez az összefüggés a *Convolvulus arvensis*-nél, ennek éjfél, a vízleadással kapcsolatos passzív kinyílása és a *Portulaca*-nál a szukkulens növényekre jellemző sztómamozgás révén. Eredményeink arra hívják fel a figyelmet, hogy a növények vízforgalmi típusokba osztásakor a sztómamozgás hasznos támpontot szolgáltat.

2. Számszerű eredményeink szerint az epidermisz diffúziós kapacitását az egységnyi levélfelületre eső légrés-területek összege jól kifejezi és eszerint a légrés minimális kinyílása a teljes kapacitás fajok szerinti 50—80%-ával egyenlő. A területek összehasonlítása az eredményeket eltorzítja.

3. A *Chenopodium album* déli szedésű leveleinek erősebb vízkötő képességére és általában a letépett levelek vízmegtartó erejének napi ritmusára vonatkozóan a sztómák mozgása nem nyújt magyarázatot.

IRODALOM

BÖJTHE G. (1950): A füvek epidermis-anatómiai vizsgálatának módszerei, különös tekintettel a növénynemesítésre. — *Mezg. Tud. Közl.* **2**, 1—11.

BROWN, H. T. and F. ESCOMBE (1900): Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. — *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* **193**, 223—291.

FELFÖLDY L. (1956): A letépett lomblevél kiszáradásmenetének élettani vizsgálata. — *Annal. Biol. Tihany*, **23**, 111—154.

GREIS, H. (1940): Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. — *Züchter*, **12**, 62—73.

HENCKEL (GENKEL), P. A. (1951): A növények szárazságtűrése. — Akad. Kiadó, Budapest, 1—315.

KOSTYTSCHEW, S., W. TSCHESNOKOV und K. BAZYRINA (1930): Untersuchungen über den Tagesverlauf der Photosynthese an der Küste des Eismeres. — *Planta* **11**, 160—168.

LOFTFIELD, J. V. G. (1921): The behaviour of stomata. — *Carnegie Inst. Washington, Publ.* **314**, 1—103. (*Bot. Cbl.* **1**, 420, 1922.)

LOOMIS, W. E. and C. A. SHULL (1937): Methods in plant physiology. A laboratory manual and research handbook. — McGraw-Hill Co. *New York and London*, 1—472.

LUNDEGÄRDH, H. (1954): Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. — Fischer, Jena, 1—598.

MAXIMOV, N. A. (1951): A növényélettan rövid tankönyve. — Tankönyvkiadó, Budapest, 1—398.

NAGAI, S. (1953): On the effect of stomata in the transpiration of sweet potato leaf. — *Bot. Mag. Tokyo*, **65**, 186—191. (*Ber. wiss. Biol.* **34**, 291, 1953.)

STILES, W. (1950): An introduction to the principles of plant physiology. — Methuen, London, 1—701.

THOMAS, M. D. (1955): Effect of ecological factors on photosynthesis. — *Ann. Rev. Plant Physiol.* **6**, 135—156.

UJVÁROSI M. (1951): Szántóföldi gymnövényeink. — Mezg. Kiad. Budapest, 1—353.

WEBER, F. (1923): Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. — *Österr. Bot. Z.* **72**, 43—57. (*Bot. Cbl.* **4**, 35, 1925.)

ZUSAMMENHANG ZWISCHEN DEM WASSERHAUSHALT DER PFLANZEN UND DER TÄGLICHEN SCHWANKUNG IHRER SPALTÖFFNUNGSWEITE

L. Felföldy

Zusammenfassung

Die Schließzellbewegungen bei drei Unkrautarten wurden am 18. und 19. Juli 1955 in klarem Wetter mittels direkter Messungen geprüft, die auf von der unteren Seite der Blätter der gut gewässerten Freilandpflanzen genommen und im Alkohol fixierten flachen Schnitten ausgeführt wurden.

Die Ergebnisse betreffs *Chenopodium album* (Tabelle 1) *Convolvulus arvensis* (Tabelle 2) und *Portulaca oleracea* (Tabelle 3) sind in den Tabellen und in Fig. 1 enthalten. Kopfleisten der Tabellen: 1. Stunden, 2. Weite, 3. Fläche, 4. Umkreis der Spaltöffnungen; 5. Summe der Spaltöffnungsflächen auf 1 mm² der Blattoberfläche

(μ^2), 6. der relative Wert, in Prozenten des Maximalwertes, 7. die Summe der Spaltöffnungsumkreisen auf 1 mm² Blattoberfläche (μ), 8. die relativen Werte derselben.

Das Verhalten des *Chenopodium album* steht am nächsten zu dem allbekanntesten Schema. Seine Spaltöffnungen sind am Vormittag maximal geöffnet, schließen sich am Nachmittag und sind während der ganzen Nacht gesperrt. *Convolvulus arvensis* benimmt sich gleicherweise, aber seine in der ersten Hälfte der Nacht geschlossenen Spaltöffnungen, sind um Mitternacht wieder geöffnet. Zu dieser Zeit sind die anderen Pflanzen noch nicht betaut, nur die Blätter des *Convolvulus arvensis* sind triefendnaß. *Convolvulus* ist eine dürreresistente Spezies, deren tiefdringendes Wurzelsystem die oberirdischen Teile immer reichlich mit Wasser versorgt. Diese intensive Wasseraufnahme setzt vermutlich auch in der Nacht nicht aus. Das in der ersten Hälfte der Nacht aufgesaugte Wasser wird zum Ersatz des täglichen Sättigungsdefizits und zur Hydrolyse der polymerisierten Kohlenhydrate verbraucht; in der zweiten Hälfte der Nacht aber verläßt das überflüssige Wasser das Mesophyllum durch die passiv geöffneten Spaltöffnungen in flüssiger Form. Die Stomata der *Portulaca oleracea* bewegen sich wie diejenigen eines unter optimalen Umständen lebenden Sukkulenten: sie schließen sich nie gänzlich. Daß die Stomata in der Nacht geöffnet sind ist vermutlich mit der Kohlendioxydaufnahme verbunden, die bei den Sukkulenten auch in der Dunkelheit nicht aufhört.

Aus den Daten der Tabellen ist ersichtlich, daß die Diffusionskapazität der Epidermis am besten mit den Werten der Spaltöffnungsumkreise ausgedrückt werden kann. Die Messung des Flächenraumes liefert bezüglich der relativen Diffusionskapazität falsche Resultate.

Auf Grund dieser Ergebnisse wurde versucht auch die tägliche Schwankung des Austrocknungswiderstandes der abgeschnittenen Blätter zu erklären. Erfahrungsgemäß war die Austrocknungsgeschwindigkeit der langsam trocknenden Blätter der *Portulaca oleracea* vom Zeitpunkt der Probeentnahme unabhängig. Die Austrocknung der Blätter des *Convolvulus arvensis* ist eine direkte Funktion der Wasserversorgung der Umgebung: das nachts gepflückte, viel Wasser enthaltende Blatt trocknet langsamer aus, als das an Wassermangel leidende, zu Mittag gepflückte. *Chenopodium* benimmt sich gegenteilig, da die wasserhaltende Kraft seiner, in den Stunden des Wassermangels abgeschnittenen, Blätter stärker ist. (FELFÖLDY 1956).

Die Daten in den Tabellen zeugen dafür, daß die Spaltöffnungsbewegungen keinen Grund für diese Differenz zwischen *Chenopodium* und *Convolvulus* liefern.