

SPECYFICZNY MECHANIZM ODDYCHANIA BEZTLENOWEGO MAKROHYDROFITÓW JAKO WYRAZ ICH PRZYSTOSOWANIA DO WARUNKÓW ŚRODOWISKA

Specific mechanism of anaerobic respiration of macrohydrophytes as an expression of
adaptation to habitat conditions

Bogumiła PRĘDOTA

Summary. Various ecotypes show a different efficiency of root respiration in anaerobiosis. Helophytes generally show a remarkable molecular oxygen diffusion from shoots to roots within the intercellular system. So even temporary anaerobiosis in the rhizosphere, an anaerobic metabolism maintains. Besides anatomical and morphological adaptations to long-time stress to avoid anaerobic conditions in root tissues, all plants which tolerate oxygen deficiency show adaptive changes in catabolic metabolism of the root. Oxygen-deficiency resistant species exert an enhanced carboxylation of phosphoenolpyruvate to oxalacetate and transformation of the latter to intoxic malate. But malate is also dehydrated and decarboxylated to pyruvate by the malic enzyme. In the helophytic plants, activity of this enzyme is retarded, while it is stimulated in mesophytes. Malate accumulation as adaptation to hypoxia is always associated with low alcoholic fermentation rate. Quantitative ratio of malate to succinate can be used as a good diagnostical factor in determination species belonging to helophytes.

Key words: root respiration, oxygen deficiency, catabolic metabolism, alcoholic fermentation, resistant species, helophyte, mesophyte, anatomical and morphological adaptation, malic enzyme, malate, succinate

Dr Bogumiła Prędotą, Ogród Botaniczny Uniwersytetu Wrocławskiego, ul. Sienkiewicza 23, 50–335 Wrocław

WSTĘP

Zawartość tlenu w wodzie zmniejsza się wraz z głębokością [13]. W okresie najbujniejszego rozwoju większości makrohydrofitów, to jest w okresie lata, przeciętna zawartość tlenu w wodzie o temperaturze 20°C wynosi około 6.5 ml na 1 l wody, co odpowiada 0.65% ilości tlenu zawartego w atmosferze. W osadach dennych zbiorników wodnych panują warunki prawie beztlenowe, a więc korzenie roślin wodnych muszą się przystosować do zmniejszonej zawar-

tości tlenu. Występowanie aerenchymy w częściach podziemnych roślin ułatwia im tolerowanie warunków beztlenowych. U roślin z dobrze rozwiniętą aerenchymą, zawarty w niej tlen wystarczy do zapewnienia roślinie normalnego wzrostu [5, 34]. Stwierdzono, że np. u *Senecio aquatica* [25], zarówno długość korzeni, jak i też ich duża porowatość przyczynia się do utrzymania wystarczającego stężenia tlenu, aby nie następowało inhibowanie aktywności oksydazy cytochromowej i oksydatywnej fosforylacji w korzeniach rosnących w roztworach o niskim

ciśnieniu tlenu. W warunkach anaerobiozy zaobserwowano przechodzenie tlenu z pędu do korzenia tej rośliny [2]. Według Wiedenroth [35] zjawisko to powszechnie występuje u przeważającej części makrohydrofitów tolerujących zatapianie swoich korzeni, jak na przykład u *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum angustifolium*, *Schoenus nigricans*, *Juncus effusus*, *Spartina townsendii*, *Cladium mariscus*, *Nelumbium speciosum* i *Oryza sativa* cv. Norin 36.

Możliwość przemieszczania się tlenu do korzeni podczas długotrwałej anaerobiozy umożliwia nie tylko podtrzymanie normalnego oddychania korzeni, ale także zachowanie zdolności merystemów apikalnych do podziału, przez utworzenie specjalnej strefy jakby „płaszczka tlenowa”, który chroni rośliny przed szkodliwymi wpływami obniżonego ciśnienia tlenu w podłożu. O wystarczającej ilości tlenu w aerenchymie świadczy również jego dyfuzja na zewnątrz korzeni [1, 14, 17].

OCHRONNE DZIAŁANIE NIEKTÓRYCH ZWIĄZKÓW AZOTU

Gatunki makrohydrofitów tolerujące warunki beztlenowe panujące podczas dłuższego okresu zatopienia ich korzeni, różnią się tym od gatunków nietolerancyjnych, że mogą użytkować bardziej efektywnie azotany. Te ostatnie stanowią dla nich alternatywne źródło pochłaniające nadmiar elektronów, jaki powstaje w warunkach beztlenowych. Inaczej mówiąc, stanowią dla tych gatunków helofitów alternatywne do tlenu akceptory elektronów podczas okresu częściowej anaerobiozy. W korzeniach i liściach tych roślin wzrasta aktywność reduktazy azotanowej. Po upływie dwóch miesięcy od momentu zalania korzeni takich gatunków makrohydrofitów jak: *Mentha aquatica*, *Senecio aquaticus*, *Juncus squarrosus* i *J. conglomeratus*, aktywność reduktazy azotanowej wyraźnie wzrastała. Podobne zjawisko występuje również u takich gatunków mezofitów, jak *Rumex acetosa*, *Dactylis glomerata* i *Senecio vulgaris*. W liściach *Sene-*

cio vulgaris, *Senecio aquaticus*, *Juncus conglomeratus*, *J. squarrosus*, *Polygonum amphibium*, *Dactylis glomerata* i *Arum italicum* aktywność reduktazy azotanowej była większa w przypadku zalania ich korzeni [12]. Po zalaniu wodą korzeni gatunków roślin tolerujących niskie ciśnienie tlenu, intensywność oddychania zwiększa się w obecności azotanów. W przeciwieństwie do dziko rosnących roślin, korzenie roślin uprawnych nie redukują azotanów; proces ten zachodzi na ogół w liściach [3, 33].

W warunkach przedłużającego się zatopienia korzeni u niektórych gatunków makrohydrofitów zaobserwowano również występowanie zjawiska wzrostu zawartości niektórych rodzajów aminokwasów. Zjawisko to jest związane z występowaniem zwiększonej zdolności do syntezy aminokwasów przez te rośliny w porównaniu do nietolerujących zatapiania swoich korzeni. Prawdopodobnie te właściwości umożliwiają takim gatunkom reoksydację zredukowanej formy dwunukleotydu nikotynoamido-adeninowego (NADH₂) w warunkach częściowo zmniejszonego ciśnienia tlenu podczas przedłużającego się okresu stagnowania wody. Przypuszcza się [11], że w cyklu Krebsa muszą istnieć jakieś mechanizmy wytwarzające takie metabolity cyklu, jak między innymi kwas pirogronowy, kwas α -ketoglutazarowy i szczawiooctan. Kwas pirogronowy jest prekursorem alaniny, kwas α -ketoglutazarowy stanowi prekursor glutaminianu, a szczawiooctan kwasu asparaginowego, asparaginy, homoseryny, treoniny i lizyny. Większość kwasu asparaginowego jest jednak wytwarzana prawdopodobnie z kwasu szczawiooctowego w wyniku transaminacji z kwasem glutaminowym. Punktem wyjściowym do syntezy aminokwasów aromatycznych jest kwas szymowy, którego obecność stwierdzono między innymi u *Nuphar luteum* i *Iris pseudacorus*. Z kwasu szymowego tworzy się kwas pferenowy będący bezpośrednim prekursorem pierścienia aromatycznego aminokwasów: fenyloalaniny, tyrozyny i tryptofanu.

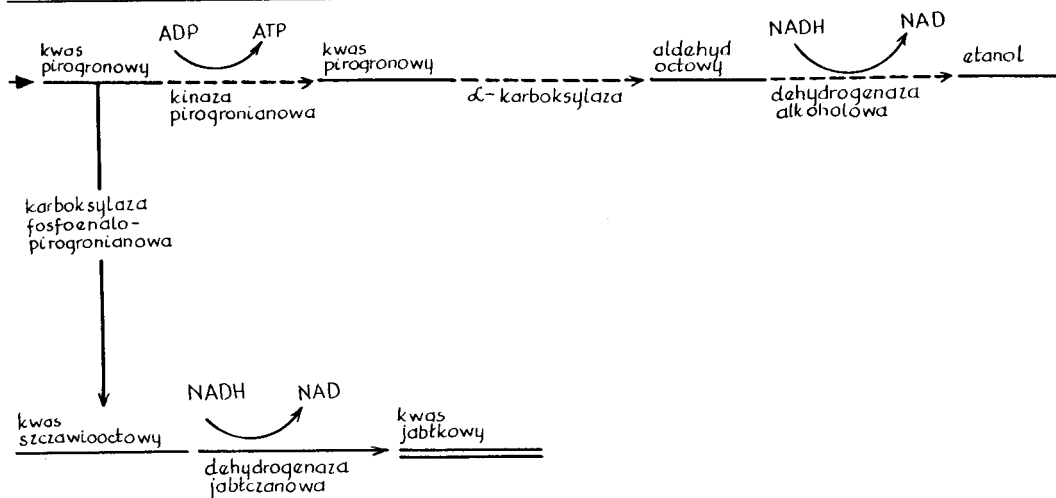
MECHANIZM ODDYCHANIA BEZTLENOWEGO MAKROHYDROFITÓW

Zjawisko nagromadzenia się dużych ilości tlenu drobinowego w aerenchymie łodyg i korzeni wielu gatunków helofitów nie wyjaśnia dostatecznie ich zdolności do utrzymywania się przy życiu w warunkach częściowo zmniejszonego ciśnienia tlenu. W adaptacji tej ekologicznej grupy roślin do wybitnie ograniczających warunków środowiska, ma też swój udział swoisty mechanizm oddychania beztlenowego tych roślin. Gatunki te posiadają zdolność do modyfikowania przebiegu procesu glikolizy tak, że w końcowym jego etapie powstają różnorodne produkty, między innymi powstają różne rodzaje aminokwasów oraz glicerol [12]. Te właśnie zdolności pozwalają im przeżyć w warunkach częściowo beztlenowych.

Przy niedostatku tlenu gromadzą się w organach roślin kwasy organiczne, będące produktami niepełnego spalania. Przy zupełnym braku tlenu mogą powstawać w tkankach alkohole, a zwłaszcza alkohol etylowy. Obecność alkoholu w roślinach stwierdzono już dawno. Kłaczka *Nuphar luteum* wyraźnie nim czuć. Takie gatunki makrohydrofitów, jak *Nuphar advena*, *Nymphaea tuberosa*, *Asclepias incarnata*, *Spartanium eurycarpum*, *Peltandra virginica*, *Pontederia cordata*, *Typha latifolia*, *Scirpus validus*, *Ranunculus flammula*, *Carex lasiocarpa*, *Juncus effusus*, *Senecio aquaticus*, *Mentha aquatica* i *Caltha palustris*, mogą żyć w warunkach beztlenowych przez długo okres czasu [19, 26]. Wykazano [7], że *Senecio aquaticus* i *Senecio smithii* pojawiają się w wilgotnych kanałach, jak też i w strefie litoralnej akwenów, gdyż ich korzenie muszą być często zalewane. Ponadto pospolity u nas chwast ogrodowy, *Senecio vulgaris* może również tworzyć formę rosnącą w warunkach podwyższonej wilgotności.

U większości gatunków makrohydrofitów aktywność dehydrogenazy alkoholowej zmniejsza się; stwierdzono to między innymi u *Myosotis scorpioides*, *Glyceria maxima*, *Phalaris arundinacea*, *Iris pseudacorus* i *Juncus effusus*

[19]. U innych gatunków makrohydrofitów aktywność tego enzymu nie ulega zmianie wtedy, gdy ich korzenie są zalane wodą. Do tej grupy można zaliczyć przede wszystkim: *Senecio aquaticus*, *Mentha aquatica*, *Caltha palustris* i *Ranunculus flammula*. W przypadku typowych mezofitów, w korzeniach zalanych wodą szybko wzrasta aktywność dehydrogenazy alkoholowej. Powoduje to szybki wzrost zawartości szkodliwego alkoholu etylowego w ich tkankach. Jak stwierdzili Hanson, Jacobson i Zwar [15], w warstwie aleuronowej himalajskiej odmiany jęczmienia w warunkach deficytu tlenowego tworzy się pięć izoenzymów dehydrogenazy alkoholowej. Pod wpływem dehydrogenazy alkoholowej aldehyd octowy ulega przemianom do alkoholu etylowego. Należy pamiętać również o tym, że ten aldehyd może powstać również z kwasu pirogronowego. U większości gatunków makrohydrofitów brak jest enzymu zwanego „jabłczanowym”. Enzym ten jest dehydrogenazą dekarboksylującą kwas jabłkowy, który przekształca się w kwas pirogronowy. Na tej drodze następuje blokada syntezy kwasu pirogronowego, który dalej mógłby ulegać przemianie do aldehydu octowego. Zwiększona zawartość aldehydu octowego u roślin wodnych nie tolerujących zatapiania swoich korzeni, przy zwiększonej aktywności dehydrogenazy alkoholowej doprowadza do szybkiego nagromadzania się alkoholu etylowego, a z czasem dochodzi nawet do zatruwania ich tkanek oraz stopniowego obumierania roślin. Gatunki tolerancyjne charakteryzują się niskim współczynnikiem fermentacji alkoholowej. Już po upływie czterech dni od zalania wodą, następuje u nich wzrost zawartości kwasu jabłkowego. Wykazano, [22], że gromadzący się w warunkach zatopienia kwas jabłkowy stanowi alternatywny do alkoholu etylowego końcowy produkt beztlenowego oddychania. Od innych alternatywnych produktów końcowej fazy glikolizy, różni się on tym, że początkowo jest związany ze wzrostem fermentacji alkoholowej, a ponadto jest odpowiedzialny za redukcję tego procesu, gdy nastąpi wzrost zawartości tlenu i poprawi się aeracja korzeni. Ten

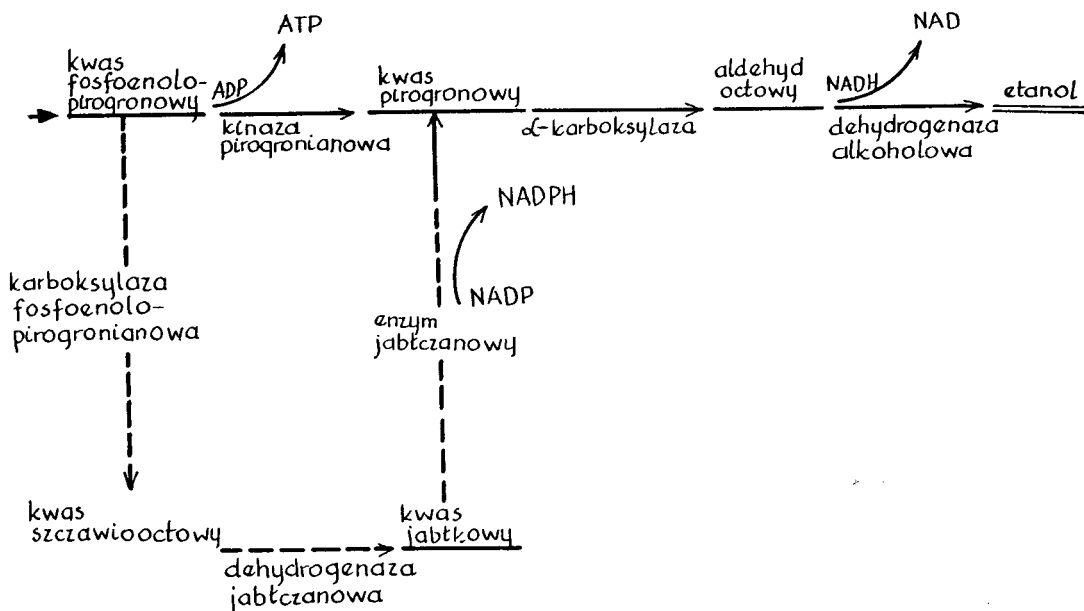


Ryc. 1. Schemat przemian metabolicznych u gatunków tolerujących zalewanie (helofity).

Fig. 1. Schematic diagram of metabolic changes by flood-tolerance species (helophytes).

końcowy produkt swoistego przebiegu glikolizy u makrohydrofitów nie jest wcale toksyczny, a ponadto jego syntetyzowanie może ulegać stopniowemu zahamowaniu, bądź może być on dalej metabolizowany w przypadku polepszenia się warunków tlenowych.

Cechą charakterystyczną gatunków tolerancyjnych, jak na przykład *Nyssa aquatica* lub *Nyssa silvatica* var. *biflora*, jest fakt, że w ich tkankach nagromadza się kwas jabłkowy, który wobec braku enzymu „jabłczanowego” nie może ulec dalszej przemianie do kwasu pirogrono-



Ryc. 2. Schemat przemian metabolicznych u gatunków nie tolerujących zalewania (mezofity).

Fig. 2. Schematic diagram of metabolic changes by flood-intolerance species (mesophytes).

wego. Jak stwierdzono, już po upływie jednego miesiąca od zalania korzeni zarówno u gatunków tolerancyjnych, jak i nietolerancyjnych, tworzył się kwas szczawiooctowy, który dalej przekształcał się w kwas jabłkowy. Różnice w oddychaniu beztlenowym obydwu ekologicznych grup roślin przedstawiają ryciny 1 i 2.

Oddychanie beztlenowe przebiegające w swoisty sposób u makrohydrofitów tolerujących niskie ciśnienie tlenu, może ulegać pewnym modyfikacjom [8]. U gatunków nietolerancyjnych proces oddychania ulega zablokowaniu, a glikoliza prowadzi do wytworzenia aldehydu octowego i alkoholu etylowego. Szybkiemu przekształcaniu się aldehydu octowego w alkohol etylowy sprzyja obniżenie wartości stałej Michaelisa, charakterystycznej dla przebiegu tej reakcji katalizowanej przez dehydrogenazę alkoholową, co wydatnie przyspiesza glikolizę. Powstający aldehyd octowy indukuje dehydrogenazę alkoholową. Kwas jabłkowy jest dekarboksylowany przez swoisty enzym „jabłczanowy” do kwasu pirogronowego, który pod wpływem α -karboksylazy ulega przemianie do aldehydu octowego, a ten do alkoholu etylowego pod wpływem działania dehydrogenazy alkoholowej. Kwas szczawiooctowy pod wpływem dehydrogenazy jabłczanowej przechodzi w kwas jabłkowy. Kwas szczawiooctowy może tworzyć się przez dekarboksylację kwasu fosfoenolpirogronowego. Kwas jabłkowy nie gromadzi się w tkankach gatunków nietolerancyjnych, ponieważ ulega dalszej przemianie do kwasu pirogronowego pod wpływem działania swoistego enzymu jabłczanowego, będącego dehydrogenazą dekarboksylującą. U roślin nie przystosowanych do znoszenia niskiego ciśnienia tlenu, dochodzi do nagromadzania się aldehydu octowego i alkoholu etylowego w wyniku blokowania procesów glikolizy. U gatunków roślin tolerujących niskie ciśnienie tlenu, normalne oddychanie jest tylko częściowo blokowane. Wprawdzie glikoliza doprowadza do wytworzenia się aldehydu octowego, jednakże jego ilość nie jest wystarczająca do aktywnego indukowania dehydrogenazy alkoholowej. Widocznie wartość sta-

łej Michaelisa pozostaje niezmieniona, a więc nie następuje przyspieszenie glikolizy. Gromadzące się wtedy jabłczany nie są toksyczne dla roślin; mogą one być łatwo wykorzystane przez rośliny, gdy warunki tlenowe ulegną poprawie. Ten swoisty system oddychania jest zasadniczo niezależny od metabolizmu wyższych roślin [32]. Enzym jabłczanowy pełni rolę czynnika mobilizującego rezerwy kwasu jabłkowego nagromadzające się w roślinach. Stan równowagi reakcji katalizowanych przez ten enzym faworyzuje wyraźnie stosunek substratu do produktów końcowych gromadzących się w wakuoli.

Przy niedostatecznym zaopatrzeniu roślin w tlen, w ich tkankach gromadzą się kwasy organiczne, a przy jego całkowitym braku - alkohole. Kwasy organiczne są produktami niepełnego spalania. Jeżeli nie ma dekarboksylazy odszczepiającej dwutlenek węgla z kwasu pirogronowego, wówczas sam kwas pirogronowy może stać się akceptorem wodoru. Powstaje wtedy kwas mlekowy. Stwierdzono [10], że u *Glyceria aquatica* podczas anaerobiozy trwającej od 3 do 7 godzin szybko spada aktywność enzymu jabłczanowego, co powoduje spadek produkcji kwasu pirogronowego, a produktami końcowymi tych przemian są alkohol etylowy i kwas mlekowy. W korzeniach makrohydrofitów tworzy się również kwas bursztynowy; jest on jednym z produktów odwodowania w cyklu Krebsa. W warunkach beztlenowych wraz z napływem związków sprzężonych z flawinami, proces dehydrogenacji może być szybko zatrzymany i wtedy gromadzą się bursztyniany. Zawartość bursztynianów i jabłczanów jest znacznie większa od zawartości kwasu mlekowego. Uważa się [9], że stosunek ilości jabłczanów do bursztynianów może być czynnikiem diagnostycznym w określeniu przynależności danego gatunku do helofitów. U gatunków nie będących helofitami, występuje tendencja do nagromadzania się znacznie większej ilości kwasu mlekowego niż bursztynianów. Stosunek ilości kwasu mlekowego do ilości bursztynianów po 4 dniach od zalania wodą korzeni, wzrósł o 120% u *Carex arenaria*, 110% u *Carex lasiocarpa*, 45% u *Senecio aqua-*

ticus i 25% u *Juncus effusus* [9]. Kwas bursztynowy jest znanym już od dawna produktem oddychania beztlenowego. Pasteur odkrył go w roku 1860 w produktach fermentacji alkoholowej [8].

Duże ilości kwasu jabłkowego gromadzące się w tkankach makrohydrofitów mogą ulegać dalszym przemianom metabolicznym, gdy z powrotem zaistnieją warunki tlenowe [6]. Kwas jabłkowy jest alternatywnym do alkoholu etylowego produktem beztlenowego oddychania roślin wodnych [27]. Kwas ten jest dalej metabolizowany w cyklu kwasów trójkarboksylowych (cyklu Krebsa) na drodze acetyl – koenzym A. Zawartość kwasu jabłkowego jest zmienna w biegunowych częściach korzeni. Jak wiemy, procesy oddychania i pobierania jonów przez rośliny są ze sobą związane. Kwasy organiczne odgrywają specyficzną rolę w utrzymaniu równowagi jonowej roślin [30]. Gdy w korzeniach jęczmienia zwiększa się ilość kationów, równowaga jonowa jest utrzymywana dzięki syntezie kwasu jabłkowego. Kwas jabłkowy zapobiega elektrycznej obojętności komórek, utrzymując ujemny ładunek cytoplazmy. Stwierdzono powiązanie między wiązaniem dwutlenku węgla a pobieraniem kationów [20, 28]. Jak to zaobserwował Hurd [18], dwuwęglany silnie wspomagają pobieranie potasu przez tkanki korzenia buraka. Dwuwęglany są adsorbowane w odwrotnej ilości do zawartości jabłczanów występujących w tkankach korzeni. Podobny wpływ na zwiększenie się adsorpcji jonów przez korzenie roślin, wywiera również kwas fosfoenolopirogronowy.

Kwas fosfoenolopirogronowy gromadzący się w tkankach makrohydrofitów, może ulegać dalszym przemianom metabolicznym do kwasu szyszkowego kondensując z erytrozo-4-fosforanem. Obecność tego kwasu stwierdzono w kłączach *Nuphar luteum* [9]. Znaczne ilości kwasu szyszkowego i chinowego gromadzą się w okresie zimy w kłączach *Iris pseudoacorus*. W warunkach beztlenowych kwas chinowy ulega przekształceniu w kwas szyszkowy, co stwierdzono w pączkach róży [11]. Kwas szyszkowy

jest metabolitem pośrednim nie tylko w syntezie niektórych aminokwasów, ale także i alkaloidów.

ZNACZENIE SPECYFICZNEGO MECHANIZMU ODDYCHANIA BEZTLENOWEGO DLA MAKROHYDROFITÓW

Swoisty przebieg oddychania beztlenowego występujący u wielu gatunków makrohydrofitów pozwala im przeżyć trudne dla nich okresy. Ma to duże znaczenie podczas długiego okresu spoczynku w okresie zimy ich części podziemnych, takich jak bulwy, kłącza, rozłogi oraz pączków zimowych, a nawet całych roślin jak to ma miejsce w przypadku *Stratiotes aloides* czy *Lemna minor*. Na dnie zbiorników wodnych panuje zawsze temperatura około 4°C i prawie nie występuje tlen drobinowy. Możliwość zmian w mechanizmie oddychania beztlenowego jest szczególnie ważna dla tych gatunków makrohydrofitów, które występują w strefie litoralnej. W tej strefie badzo często poziom wody ulega nawet znacznym wahaniom i dlatego korzenie gatunków szuwarowych często zostają zatapiane. Niezmiernie ważny jest dla nich fakt, że mogą one dysponować mechanizmem pozwalającym im regulować tempo zachodzenia glikolizy. W czasie zatopienia proces glikolizy ulega u nich znacznemu spowolnieniu, pomimo zwiększającej się zawartości aldehydu octowego. W analogicznych warunkach u typowych mezofitów proces glikolizy ulega przyspieszeniu, i gdy okres zatopienia wydłuża się, nagromadzający się alkohol etylowy powoduje zatrucie tkanek roślinnych. U makrohydrofitów w podobnych warunkach znacznie zmniejsza się aktywność dehydrogenazy alkoholowej, co właśnie powoduje spowolnienie przebiegu procesu glikolizy. Ponadto nie zawierają one enzymu jabłczanowego przekształcającego kwas jabłkowy w kwas pirogronowy. Mogą więc w ten sposób blokować syntezę kwasu pirogronowego, który dalej mógłby ulegać przemianie do aldehydu octowego. Jest to więc druga z możliwych dróg zmniejszenia szkodliwości końco-

wych produktów glikolizy poprzez jej częściowe spowolnienie lub nawet całkowite zablokowanie. Niska aktywność dehydrogenazy alkoholowej i brak enzymu jabłczanowego pozwalają wielu gatunkom makrohydrofitów tak bardzo zmodyfikować przebieg procesu glikolizy, że praktycznie ją blokują, gdy warunki środowiska są dla nich silnie ograniczające. Należy również nadmienić, że aktywność enzymu jabłczanowego u mezofitów nie jest również zbyt wysoka, gdyż może on łatwo ulegać inhibicji przez liczne kwasy dwu- i trójkarboksylowe, włącznie z jabłczanami w wysokim stężeniu. Jednakże wrażliwość tego enzymu na inne kwasy organiczne, nie ma wpływu na przebieg procesu glikolizy u mezofitów i nie może wpłynąć na zmniejszenie się toksyczności jej produktów końcowych. Gromadzący się w tkankach korzeni makrohydrofitów kwas jabłkowy nie jest dla nich toksyczny, lecz wprost przeciwnie, wpływa on pozytywnie na zachowanie równowagi jonowej w przypadku nagromadzenia się większych ilości kationów w tkankach roślin. Ponadto potrafią one również wykorzystywać efektywniej azotany jako alternatywne do tlenu źródło pochłaniania elektrony podczas przedłużającej się anaerobiozy. Przy braku lub niedostatku tlenu azotany jako czynnik utleniający zastępują w pewnym stopniu tlen drobinowy u tych gatunków roślin, które charakteryzuje mniejsza zdolność do przeprowadzenia fermentacji. Makrohydrofity tolerujące niskie ciśnienie tlenu w obrębie swej rhizosfery potrafią też w tych warunkach syntetyzować większe ilości różnych aminokwasów. Przypuszczalnie mogą one dzięki temu reoksydować zredukowaną formę dwunukleotydu nikotynoamido-adeninowego (NADH₂), który odgrywa ważną rolę w wielu procesach metabolicznych zachodzących w roślinach.

Wyrazem przystosowania wielu gatunków makrohydrofitów do bytowania w warunkach częściowo zmniejszonego ciśnienia tlenu, jest możliwość daleko posuniętych modyfikacji w oddychaniu beztlenowym. Dzięki temu powstają w ich korzeniach w warunkach anaerobiozy różnego rodzaju kwasy organiczne, takie jak

kwas bursztynowy, chinowy i szykimowy oraz w niewielkich ilościach kwas mlekowy. Kwas mlekowy powstaje głównie u tych gatunków makrohydrofitów, które występują w strefie szuwarów. Wyróżniają się one na ogół tym, że nie mają dekarboksylazy odszczepiającej dwutlenek węgla z kwasu pirogronowego. W warunkach podtopienia ich korzeni, sam kwas pirogronowy staje się akceptorem wodoru i przekształca się w kwas mlekowy. W tej grupie ekologicznej makrohydrofitów, aktywność enzymu jabłczanowego stosunkowo szybko spada, co powoduje spadek produkcji kwasu pirogronowego. U tych roślin następuje nieznaczna tylko modyfikacja procesu glikolizy, tak że jej produktami końcowymi są alkohol etylowy i kwas mlekowy. Ta grupa dużych bylin szuwarowych nie wykazuje więc specjalnych przystosowań do znoszenia dłuższych okresów zalania ich korzeni wodą. W swoim siedlisku wymagają one na ogół stałego poziomu wody, aczkolwiek mogą one tolerować występowanie niezbyt długich okresów zmian jej poziomu. W grupie gatunków szuwarowych rysuje się więc wyraźnie tendencja do rozszczepienia ich na dwie podgrupy, znoszące odmienne warunki jeżeli chodzi o dostępność tlenu drobinowego; jedna z nich jest dobrze przystosowana do znoszenia warunków niskiego ciśnienia tlenu w obrębie rizosfery dzięki posiadaniu możliwości dokonywania zmian swego metabolizmu beztlenowego, a druga nie może zmieniać przebiegu glikolizy i dlatego wymaga stałych warunków tlenowych. Wyjaśniłoby to w wielu przypadkach występowanie określonych gatunków makrohydrofitów w obrębie danych stref roślinności w różnego typu akwenach.

LITERATURA

- [1] ARMSTRONG W. 1964. Oxygen diffusion from the roots of some british bog plants. *Nature* **204**: 801–802.
- [2] ARMSTRONG W. 1971. Radial oxygen loss from intact rice roots as affected by distance from apex, respiration and waterlogging. *Physiol. Plant.*, **25**: 192–197.
- [3] BAR-AKIVA A., SAGIV J. 1967. Nitrate reduction in the citrus plant: properties, assay conditions and distribution within the plant. *Physiol. Plant.* **20**: 500–519.

- [4] BORKER J., EL SAIFI A. R. 1952. Studies in the respiratory and carbohydrate metabolism of plant tissues. *Proc. R. Soc.* **140**: 362–386.
- [5] CONWAY V. M. 1940. Aeration and plant growth in wet soil. *Bot. Rev.* **6**: 149–163.
- [6] COSSINS F. A., BEEVERS H. 1963. Ethanol metabolism in plant tissues. *Physiol. Plant.* **38**: 375–386.
- [7] CRAWFORD R. M. M. 1966. The control of anaerobic respiration as determining factor in the distribution of the genus *Senecio*. *J. Ecol.* **54**: 403–413.
- [8] CRAWFORD R. M. M. 1969. Physiological basis on the flooding tolerance. *Ber. Disch. Bot. Ges.* **82**(1/2): 111–114.
- [9] CRAWFORD R. M. M., TYLER P. D. 1969. Organic acid metabolism in relation to flooding tolerance in roots. *J. Ecol.* **57**: 235–243.
- [10] CZIRKOVA G. W., KHASOVA J. W., ASTAFUROVA G. P. 1974. K voprosu o metabolicheskoj reguliacii prispoblenija rastenij k uslovijam vremennovo anaerobioza. *Fizj. Rastenij* **21**: 102–107.
- [11] DAVIES D. D., GIOVANELLI J., APREES T. 1969. Biochemia roślin. PWRiL, Warszawa.
- [12] GARCIA-NOVO F., CRAWFORD R. M. M. 1973. Soil aeration, nitrate reduction and flooding tolerance in higher plants. *New Phytol.* **72**: 1031–1039.
- [13] GESSNER F. 1955. Hydrobotanik. Die physiologische Grundlagen der Pflanzenverbreitung im Wasser. VEB Deutschen Verlag der Wissenschaften, Berlin, **2**: 526–533.
- [14] GREENWOOD D. J. 1967. Studies on the transport of oxygen through the stem and roots of vegetable seedlings. *New Phytol.* **66**: 337–347.
- [15] HANSON A. D., JACOBSON J. V., ZWAR J. A. 1984. Regulated expression of three alcohol dehydrogenase genes in barley aleurone layers. *Physiol. Plant.* **75**: 573–581.
- [16] HATTORI S., YOSHIDA S., HASEGAWA M. 1954. Occurrence of shikimic acid in the leaves of gymnosperms. *Physiol. Plant.* **27**: 283–289.
- [17] HEIDE H. VAN DER, BOER-PELT B. M., DE RAALTE M. H. van, 1963. The effect of a low oxygen content of the medium on the roots of the barley seedlings. *Acta Bot. Neerl.* **12**: 231–247.
- [18] HURD R. G. 1958. The effect of pH and bicarbonate ions on the uptake of salt by discs of red beet. *J. Exp. Bot.* **9**: 159–174.
- [19] HUTCHINSON G. E. 1975. A treatise on limnology. Bd. III. Limnological Botany. Wiley and Sons, New York-London-Sydney-Toronto.
- [20] JACOBSON L. 1955. Carbon dioxide fixation and ion absorption in barley roots. *Plant Physiol.* **30**: 264–269.
- [21] JACOBSON L., ORDIN L. 1954. Organic metabolism and ion absorption in roots. *Plant Physiol.* **29**: 70–75.
- [22] KEDDY J. E. 1978. Malic acid accumulation in roots in response to flooding: evidence contrary to its role as an alternative to ethanol. *J. Exp. Bot.* **29**: 1345–1349.
- [23] LAING E. H. 1940. Respiration of the rhizomes of *Nuphar advenum* and other water plants. *Am. J. Bot.* **27**: 574–581.
- [24] LAING E. H. 1940. The composition of the internal atmosphere of *Nuphar advenum* and other water plants. *Am. J. Bot.* **27**: 861–867.
- [25] LAMBERS H., STEINGROVER E., SMAKMAN C. 1978. The significance of oxygen transport and of metabolic adaptation in flood-tolerance of *Senecio* species. *Physiol. Plant.* **43**: 277–281.
- [26] MANNON M. MC., CRAWFORD R. M. M. 1971. New metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behaviour. *New Phytol.* **70**: 299–306.
- [27] MAZELIS M., VENNESLAND B. 1957. Carbon dioxide fixation into oxalacetate in higher plants. *Plant Physiol.* **32**: 591–598.
- [28] POEL L. W. P., GRAHAM J. S. D. 1956. Carbon dioxide fixation and mineral absorption in barley roots. *Bulletin des Fermentations* **4**: 1–3.
- [29] RICHARDSON A., HULME A. C. 1955. Shikimic acid in grass. *Nature* **175**: 43.
- [30] SUTCLIFE J. F. 1959. Salt uptake in plants. *Biol. Rev.* **34**: 159–200.
- [31] WAGER H. G. 1961. The effect on anaerobiosis on acids of the tricarboxylic acid cycles in peas. *J. Ex. Bot.* **12**: 34–46.
- [32] WALKER D. A. 1962. Pyruvate carboksylation and plant metabolism. *Biol. Rev.* **37**: 215–256.
- [33] WALLACE W., PATE J. S. 1965. Nitrate reductase level in *Lemna minor*. *J. Ex. Bot.* **23**: 171–182.
- [34] WEBSTER J. R. 1962. The composition of the wet heath vegetation in relation to aeration of ground water and soil. II. Response of *Molinia coerulea* to controlled conditions of soil and ground water movement. *J. Ecol.* **50**: 639–650.
- [35] WIEDENROTH E. 1979. Zur Bedeutung des Sauerstofftransportes zwischen Spross und Wurzel bei höheren Pflanzen. *Biol. Rundschau* **17**: 111–119.