

Krzysztof RAKOWSKI*

**FIZJOLOGICZNE I MOLEKULARNE PODSTAWY REAKCJI DRZEW
NA STRESY ŚRODOWISKOWE
CZEŚĆ I. ZAGADNIENIA OGÓLNE**

PHYSIOLOGICAL AND MOLECULAR BASES OF TREES RESPOND
TO ENVIRONMENTAL STRESS
PART I. GENERAL ISSUES

***Abstract.** Physiological respond and adaptation of trees to environmental stress has been elaborated with emphasis to changes of plasma membranes properties and hormonal control.*

***Key words:** abscisic acid, ATPase, auxin, lipid composition, plasma membrane, stress adaptation.*

*Instytut Badawczy Leśnictwa w Warszawie, Zakład Genetyki i Fizjologii Drzew Leśnych, Sękocin Las, 05-090 Raszyn, e-mail: k.rakowski@ibles.waw.pl

1. WSTĘP

Wzrost i rozwój roślin zależy od czynników dziedzicznych oraz oddziaływania środowiska naturalnego (Gregorius 1989). Czynniki genetyczne decydują o możliwościach wzrostu i rozwoju drzew przejawiających się w kształcie korony i pnia, gęstości drewna, szybkości wzrostu, odporności na niskie i wysokie temperatury, suszę oraz podatnością na choroby i atak szkodliwych owadów. Te możliwości wzrostowe i rozwojowe mogą być modyfikowane przez zmienne oddziaływanie czynników środowiska zewnętrznego, powodując w efekcie ukształtowanie się określonego fenotypu. Zabiegi hodowlane (trzebieże, nawożenie i nawadnianie) oraz szkodliwe czynniki środowiska zewnętrznego (susza, wysokie i niskie temperatury, zanieczyszczenia powietrza, owady i choroby) mogą oddziaływać na wzrost drzew poprzez modyfikację lub zakłócenie procesów fizjologicznych, takich jak: fotosynteza, oddychanie, synteza hormonów, pobieranie wody i związków mineralnych oraz transport substancji.

2. REAKCJE ROŚLIN NA STRES

W warunkach naturalnych rośliny powszechnie poddane są oddziaływaniu różnego rodzaju czynników stresowych. Reakcja roślin na te czynniki może przejawiać się w różny sposób w zależności od indywidualnego stopnia ich wrażliwości oraz natężenia, czasu i rodzaju szkodliwego oddziaływania. Skutki tego oddziaływania mogą przejawiać się w postaci widocznych uszkodzeń oraz zahamowania wzrostu i rozwoju spowodowanych zakłóceniami procesów fizjologicznych. Fizjologiczne skutki oddziaływania czynników szkodliwych mogą być analizowane na różnych poziomach organizacji i funkcjonowania roślin. Podstawą do określenia mechanizmów oddziaływania i adaptacji ekofizjologicznej może być analiza zmian zachodzących na poziomie biochemicznym i molekularnym. Zagadnieniem tym, a zwłaszcza określeniem roli tych zmian w ekologicznej adaptacji roślin, zajmowano się już wcześniej w ramach badań z zakresu ekofizjologii molekularnej (Luttge i in. 1995). Poczynając od molekuł i ich roli w reakcji na stresy, ekofizjologia molekularna daje podstawy do poznania mechanizmu reakcji obronnej całej rośliny. Badania ekofizjologiczne prowadzone są obecnie na różnych poziomach organizacji rośliny – od poziomu całego organizmu do poziomu komórek, membran biologicznych i molekuł.

3. DEFINICJA STRESU

Oddziaływania stresowe mogą obejmować tylko te czynniki środowiska zewnętrznego, które powodują uszkodzenie roślin i wywołują zmiany jakościowe, takie jak uszkodzenie membran lub śmierć komórki. Można też uważać czynniki stresowe za takie, które powodują wzrost wydatku energetycznego systemu (rośliny) lub obniżenie się jego energii potencjalnej (Lugo i McCormick 1981). Inny punkt widzenia (Odum i in. 1979) zakłada, że termin "stres" powinien być stosowany do wytłumaczenia skutków oddziaływania niekorzystnych zmian środowiska naturalnego. Trudności w zdefiniowaniu stresu wynikają z tego, że jego działanie trudno jest oddzielić od oddziaływania innych czynników środowiska. Według innych badaczy, najwłaściwsza definicja stresu może być sformułowana na bazie praw mechaniki (Levitt 1972, 1980), zwłaszcza w odniesieniu do reakcji całego ekosystemu na zmieniające się mechaniczne czynniki środowiska naturalnego (np. wiatr). Jednak w odniesieniu do systemów biologicznych, definicja ta niekoniecznie musi oddawać istotę problemu. W tym wypadku bowiem możemy mieć do czynienia z łańcuchem zjawisk spowodowanych przez określony czynnik środowiskowy o charakterze fizycznym, chemicznym lub biologicznym.

4. ADAPTACJA I ODPORNOŚĆ ROŚLIN NA STRES

Aktualnie wydaje się mało prawdopodobne, by udało się określić wspólną i uniwersalną definicję, czy jednostkę dla oceny ilościowej oddziaływania różnych czynników stresowych.

Dlatego wytłumaczenie i ocena ilościowa reakcji roślin poddanych oddziaływaniu czynników stresowych nie jest prosta i łatwa. Określenia związane z tym zagadnieniem, takie jak: adaptacja, tolerancja i odporność, również są trudne do jednoznacznego zdefiniowania. Ogólnie możemy przyjąć, że odporność dotyczy bierności, podczas gdy adaptacja, aklimacja i tolerancja noszą w sobie znamiona aktywności.

Zaobserwowane podobne reakcje roślin na szereg czynników stresowych wskazują na możliwość występowania podobnego mechanizmu adaptacji i odporności roślin. Zmiany w turgorze komórek oraz zabezpieczenie membran, cząsteczek enzymów i organelli przed uszkodzeniem wydają się być najważniejszymi reakcjami roślin na suszę, zasolenie czy wysokie i niskie temperatury (Jones i in. 1993). Bardziej szczegółowe analizy wykazały, że podstawą mechanizmu oddziaływania czynników stresowych oraz reakcji roślin są zmiany na poziomie komórkowym, a zwłaszcza na poziomie błon biologicznych, występujące najwcześniej i mające charakter pierwotny. Za taką możliwością przemawia obserwowany związek między składem lipidów a strukturą białek membranowych oraz

występowanie zmian strukturalnych i biochemicznych lipidów membranowych spowodowanych oddziaływaniem czynników stresowych (Lynch i in. 1987, Lynch 1990).

5. ROLA BŁONY KOMÓRKOWEJ

Wśród całego kompleksu membran występujących w komórkach roślin, niezwykle ciekawą i ważną rolę należy przypisać błonie komórkowej (plazmalemmie). Cechą wyróżniającą tę błonę plazmatyczną spośród innych błon biologicznych jest jej bezpośredni kontakt ze środowiskiem otaczającym komórkę. Ze względu na swoje peryferyczne położenie w komórce, plazmalemma jest miejscem najwcześniej występującej reakcji roślin na oddziaływanie różnych czynników szkodliwych, w tym także zanieczyszczeń powietrza i mrozu. Plazmalemma pełni funkcję aktywnej i selektywnej bariery oddzielającej środowisko zewnętrzne komórki od cytoplazmy. Dzięki reakcjom na poziomie tej błony plazmatycznej, komórka może w określonym zakresie aktywnie reagować na bodźce zewnętrzne i kompensować szkodliwe skutki ich oddziaływania (Bryła 1981, Leshem i in. 1992). Rola błony komórkowej jako selektywnej bariery zależy od aktywności jej kanałów jonowych i enzymów transportujących, uwarunkowanej – między innymi – strukturą molekularną i stopniem płynności podwójnej warstwy lipidowej (Wattiaux i Wattiaux 1994). Zachowanie równowagi jonowej po obu stronach plazmalemmy jest podstawowym warunkiem normalnego funkcjonowania każdej komórki. Utrata integralności tej membrany może powodować niekontrolowany przepływ jonów i śmierć komórki. Na powierzchni plazmalemmy funkcjonują mechanizmy warunkujące rozpoznanie innych komórek, łączność między komórkami oraz wrażliwość na określone bodźce chemiczne i fizyczne. Ze względu na kluczową rolę w regulacji metabolizmu komórkowego, wszelkie uszkodzenia tej membrany mogą mieć bardzo poważne konsekwencje fizjologiczne, decydujące o zdolności rośliny do przetrwania okresu oddziaływania niekorzystnych czynników oraz jej adaptacji do nowych warunków.

W błonie komórkowej umiejscowionych jest szereg enzymów regulujących procesy fizjologiczne roślin. Wśród nich centralne miejsce zajmują ATPazy, pośredniczące w aktywnym transporcie substancji (Thorne 1985). Plazmalemmowe ATPazy odgrywają również ważną rolę podczas przemian związanych z adaptacją roślin do niskich temperatur oraz innych czynników stresowych (Palta i Li 1980). Plazmalemmowa H^+ -ATPaza, transportująca protony na zewnątrz komórki, odgrywa centralną rolę w metabolizmie roślin, obejmującym procesy transportu i wzrostu (Palmgren 1991), oraz w ich reakcji na czynniki stresowe (Serano 1988 i 1989, Michelet i Bountry 1995). Przy jej udziale następuje wytworzenie potencjału transmembranowego, niezbędnego dla funkcjonowania wielu innych

enzymów związanych z błoną komórkową (Rao i in. 1992) oraz sprzężonego z tym kontrolowanego pobierania substancji z zewnątrz, regulacji pH cytoplazmy, oraz zmiany turgoru komórkowego. Zmiany te powodują ruchy aparatów szparkowych i alkalizację cytoplazmy związaną z podziałem komórki oraz regulacją funkcjonowania floemu (Thorne 1985, Palmgren 1991, Michelet i Bountry 1995). Regulacja aktywności tego enzymu może zachodzić bezpośrednio, poprzez oddziaływanie na jego cząsteczkę lub pośrednio, poprzez modyfikację składu lipidów membranowych (Sandstrom i Cleland 1989). Wiadomo, że zmiany zawartości lipidów plazmalemmowych, w tym także steroli i fosfolipidów, mogą powodować zmiany aktywności H^+ -ATPazy (Palmgren i in. 1990, Grandmougin i in. 1989, Sandstrom i Cleland 1989). Ten drugi sposób regulacji może mieć duże znaczenie dla funkcjonowania mechanizmów kompensacyjnych i obronnych także podczas oddziaływania mrozu lub gazowych zanieczyszczeń powietrza.

Powszechnie wiadomo, że podczas aklimacji roślin do zmiennych czynników środowiska oraz w odpowiedzi na stres (np. wysokie i niskie temperatury) następują zmiany składu lipidowego błon biologicznych decydującego o ich właściwościach biofizycznych i biochemicznych. Następuje wówczas wymiana grup acylowych kwasów tłuszczowych (Leshem i in. 1992), a w wypadku oddziaływania niskich temperatur zachodzi proces desaturacji kwasów tłuszczowych glicerolipidów membranowych. Ozon, jako element zanieczyszczeń powietrza, może hamować te zmiany w igłach drzew leśnych (Wolfender i Wellburn 1991). Obok glicerolipidów, ważnym elementem składowym błon biologicznych są sterole. Niepolarna, hydrofobowa część cząsteczki steroli, przyłączając się do kwasów tłuszczowych fosfolipidów, powoduje zmniejszenie płynności membran (Cooper i Strauss 1985). Jednocześnie hydrofilowy, alifatyczny łańcuch cząsteczki powoduje wzrost płynności błon biologicznych (Leshem i in. 1992). Zmiany zawartości poszczególnych rodzajów steroli obserwowano podczas zmian temperatury powietrza (Guye 1988). Dzięki tym właściwościom sterole mogą stabilizować strukturę i funkcje membran biologicznych w czasie oddziaływania zmiennych czynników zewnętrznych.

6. HORMONY ROŚLINNE I ICH ZNACZENIE

Wiadomo, że jednym z głównych transferów przenoszących informację w obrębie komórki i między komórkami rośliny są hormony. Dlatego też pełnią one kluczową rolę w reakcji roślin na oddziaływanie czynników stresowych. Klasyczna definicja (Sailsbury i Ross 1969) określa hormony roślinne jako substancje organiczne syntetyzowane w jednej części organizmu i transportowane do innej jego części, gdzie przy bardzo małym stężeniu wywołują określone skutki fizjologiczne. Hormony roślinne działają w bardzo małych ilościach, uczestnicząc w procesach

stymulacji lub inhibicji wzrostu oraz regulacji rozwoju. Mogą być one transportowane aktywnie lub pasywnie z miejsc syntezy do miejsc swojego oddziaływania. Hormony te najczęściej nie działają pojedynczo. Nawet w wypadku wystąpienia reakcji po podaniu jednego hormonu, tkanki mogą zawierać inne, współdziałające hormony endogenne. Wyróżnia się wiele substancji biorących udział w regulacji wzrostu i rozwoju u roślin, ale tylko niektóre zakwalifikowano jako hormony. Należą do nich: auksyny, gibbereliny, cytokininy, kwas abscysynowy, etylen oraz systemina, będąca 18-aminokwasowym polipetydem.

Obecnie wiadomo, że fitohormony uczestniczą nie tylko w regulacji wzrostu i rozwoju roślin, ale także w wielu innych procesach obejmujących indukcję ekspresji genów oraz związane z nią zmiany biochemiczne. Rola hormonów w reakcji roślin na stresy wiąże się z ich udziałem w aklimacji roślin do zmieniających się czynników środowiska zewnętrznego. Zmiany aklimacyjne, związane np. z zamykaniem aparatów szparkowych podczas stresu wodnego, mogą występować jeszcze przed możliwą do stwierdzenia zmianą turgoru lub potencjału wodnego komórek (Termaat i in. 1985). Te zmiany mogą zachodzić na drodze hormonalnej regulacji plastyczności ściany komórkowej oraz turgoru (Cleland 1986). Zmiany wzrostu (Neuman i in. 1988) oraz zmiany zawartości i transportu hormonów w warunkach stresu wskazują, że czynnikiem decydującym o reakcji roślin mogą być zmiany równowagi hormonalnej związanej między innymi ze zmianami zawartości poszczególnych hormonów, zmianami wrażliwości tkanek roślinnych na te hormony oraz interakcją regulatorów wzrostu.

W fizjologicznej regulacji spoczynku, odporności na stresy, wyprowadzania ze stanu uśpienia oraz kiełkowania nasion bardzo ważną rolę przypisuje się współdziałaniu inhibitorów i stymulatorów wzrostu (Kacperska 1998, Kopcewicz i in. 1998). Szczególną uwagę zwrócono na wahania zawartości hormonów roślinnych, a szczególnie auksyn (IAA) oraz kwasu abscysynowego (ABA), które mają kluczowe znaczenie w regulacji metabolizmu roślin, a zwłaszcza: regulacji procesów wzrostu i rozwoju związanych z regulacją syntezy i aktywności enzymów oraz aktywności genów (Legocka 1997).

Auksyny

Auksyny stymulują wzrost wydłużeniowy łodyg, pobudzają działanie kambium, przeciwdziałają starzeniu się organów oraz zrzucaniu liści. Ponadto uczestniczą w reakcji fotoperiodycznej, hamowaniu rozwoju pączków bocznych, różnicowaniu tkanki przewodzącej, tworzeniu polarności tkanek oraz wroście blaszki liściowej. Auksyna była pierwszym zidentyfikowanym hormonem roślinnym. Słowo auxin pochodzi z języka greckiego i znaczy „wzrastać”. Początkowo auksyna została uznana za czynnik regulujący szybkość wzrostu pędów. Czynnik wzrostu badany przez Fritza Wenta został nazwany auksyną, a wyniki jego badań wykazały jej regulacyjną rolę w szybkości wydłużania komórek poniżej wierzchołka wzrostu, w którym ten hormon jest syntetyzowany (Jankiewicz 1997).

W późniejszym okresie Kenneth Thimann zidentyfikował kwas indolo-3-octowy (IAA) jako wysoce aktywną, naturalnie występującą u roślin auksynę. Od momentu odkrycia auksyny, zidentyfikowano kilka innych substancji przejawiających podobną aktywność (m.in. kwas naftalenoctowy, kwas indolomasłowy, 2,4-D) (Jankiewicz 1997). Wysoka aktywność auksyn może być związana z ich przyłączaniem się do specyficznych receptorów znajdujących się na powierzchni plazmalemmy, tonoplastu czy siateczki śródplazmatycznej oraz spowodowaną tym stymulacją aktywnego transportu protonów (Lewak 1998).

Kwas abscysynowy

Inny roślinny regulator wzrostu – kwas abscysynowy (ABA), powoduje zahamowanie wzrostu i zwiększenie odporności na stresy oraz uczestniczy w regulacji procesu indukcji spoczynku i starzenia się organów roślinnych i nasion (Bradbeer 1994, Kopcewicz 1998). Kwas abscysynowy został odkryty podczas poszukiwań czynnika regulującego powstawanie strefy odcinającej w procesie zrzucania liści i owoców oraz powodującego przejście w stan spoczynku. Obecnie wiadomo, że kwas abscysynowy reguluje szereg ważnych aspektów wzrostu i rozwoju roślin związanych z inicjowaniem spoczynku nasion i pączków, zamykaniem aparatów szparkowych podczas suszy, inicjowaniem procesu starzenia oraz reakcją na stresy (m.in. chłód, zasolenie, susza). Kwas abscysynowy może blokować lub odwracać działanie promotorów wzrostu, takich jak gibereliny czy auksyny. Synteza kwasu abscysynowego może być regulowana przez czynniki stresowe oraz fotoperiod. Wiadomo, że na niektórych błonach biologicznych (zewnątrzna strona plazmalemmy) znajdują się receptory kwasu abscysynowego, a przyłączenie się ABA do tych receptorów powoduje otwarcie odpowiednich kanałów jonowych oraz aktywację pompy protonowej. Kwas abscysynowy może także regulować aktywność niektórych genów związanych między innymi z regulacją rozwoju i spoczynku nasion (Lewak 1998).

Rola hormonów w regulacji spoczynku nasion

Istotę zróżnicowanej wrażliwości komórek na hormony, kompetencji tkanek oraz plejotropowych efektów (wpływ na wiele, pozornie nie związanych ze sobą cech) hormonów i ich współdziałania wyjaśnia koncepcja specyficznych miejsc receptorowych występujących w komórkach roślinnych (Lewak 1998). Dlatego bardzo ważne jest zbadanie ilości hormonów wolnych (nie związanych) oraz związanych, które to formy ich występowania mogą mieć podstawowe znaczenie dla systemu regulacji procesów starzenia, spoczynku i ustępowania spoczynku nasion oraz ewentualnego przywracania ich żywotności. Opisane wyżej funkcje hormonów roślinnych sugerują także konieczność dokładniejszego zbadania roli tych substancji w procesie starzenia oraz regulacji spoczynku i kiełkowania nasion wybranych gatunków drzew leśnych w czasie ich przechowywania.

Główną rolę w regulacji spoczynku nasion przypisuje się kwasowi abscysynowemu (Bradbeer 1994). W stymulacji kiełkowania nasion i wzrostu siewek natomiast ważną rolę może spełniać kwas β -indolo-3-octowy (IAA), substancja należąca do grupy auksyn. Wiele regulatorów wzrostu może działać tylko (albo głównie) w obecności auksyny. Jednym z przykładów jest wpływ cytokininy i gibereliny na pobudzanie działalności kambium u siewek jabłoni w stanie spoczynku. Sama cytokinina nie jest aktywna. Sama giberelina pobudza kambium bardzo słabo i pod jej wpływem wytwarza się tylko miękisz. Natomiast, gdy podamy auksynę z cytokininą lub auksynę z gibereliną, albo wszystkie trzy substancje łącznie, działalność kambium jest pobudzona bardzo silnie, a wytworzone drewno jest zbliżone do normalnego (Jankiewicz 1997).

Większość teorii zakłada, że pojawienie się zmian w metabolizmie lub uszkodzeń zewnętrznych związane jest z przekroczeniem stężenia progowego substancji szkodliwej lub natężenia oddziaływania czynnika stresowego (Garsed 1984). Na funkcjonowanie takiego mechanizmu wskazywały wyniki obserwacji powstawania nekroz w korelacji ze stopniem akumulacji związków toksycznych w organach roślin (Guderian 1977). Jednak niezwykle ważne jest poznanie skutków oddziaływania czynników stresowych o małym natężeniu, nie przekraczających natężenia progowego i nie powodujących występowania objawów zewnętrznych uszkodzeń nawet przez dłuższy czas. Na przykład, w przypadku oddziaływania związków fluoru, wyodrębniono, tzw. fazę uszkodzeń niewidocznych (Treshow i in. 1967, Guderian 1977), występujących przed pojawieniem się uszkodzeń zewnętrznych, lecz także i w tym wypadku obserwowane zmiany fizjologiczne wiązano najczęściej z przekroczeniem wartości progowej stężenia fluoru w tkance roślinnej. Dlatego dla pełnej oceny skutków oddziaływania czynników stresowych bardzo istotne jest określenie zmian fizjologicznych u roślin pozostających pod wpływem stresu o niskiej intensywności, nie powodującego wystąpienia zewnętrznych symptomów uszkodzenia.

Praca została złożona 15.01.2004 r. i przyjęta przez Komitet Redakcyjny 7.07.2004 r.

PHYSIOLOGICAL AND MOLECULAR BASES OF TREES RESPOND TO ENVIRONMENTAL STRESS. PART I. GENERAL ISSUES

Summary

Physiological and molecular bases of plants stress resistance are determined by genetic and environmental factors resulting in formation of particular phenotype. Reaction to environmental stress depends on plants individual sensitivity and level and time of stress factor influence. Mechanism responsible for ecological adaptation can be determined by research on molecular and ecophysiological properties of plants. Obtained results indicate possibility that the most im-

portant for plants stress resistance are changes of biological membranes properties and hormonal control. Plasma membrane with controlled transport mechanisms is essential for the separation from and contact with environment. Among the plasma membrane-transport enzymes the H^+ -pumping ATPase has been characterized structurally and functionally, and it has been recognized as an enzyme both serving stress responses and undergoing stress-related modification. It is now of general acceptance that in adaptation to change (heat, cold) or to stress, some plasmalemma components retailoring occurs. Alterations of biological membranes lipid compositions (including plasma membrane) can have also dramatic effect on their ability to interact with soluble proteins. During adaptation to environmental changes or to stress, only certain parts of the plasma membrane, e.g. fatty acyl groups, are exchanged.

Other important factor determining plant stress adaptation are hormones. It is known that environmental factors perturb the hormonal balance as well as modifying the competence of the plant to respond to the hormonal balance. Adaptation to stress involves the establishment of a new hormonal balance necessary for integrated development of the plant. One of the most important hormones responsible for plants stress adaptation is abscisic acid (ABA). Within initiation of the stress, the increase in ABA helps the plant to face the change in the environment through stomatal closure, osmotic adjustment, and expression of stress proteins. However, ABA not only helps the plant to survive the immediate changes but plays a role in the enhancement of plants tolerance. Other plant hormone which can help plant during stress adaptation is auxin (IAA). Auxin is derived from a Greek word, which means "to increase". Auxin stimulate cell elongation and influence also a wide range of growth and developmental response. Plants have mechanisms to regulate the levels of auxin to maintain balanced growth and adaptation. This is done by controlling the rate of synthesis as well as by degradation or by forming conjugates (bound to receptors).

Most of theories related to plant stress adaptation consider threshold concentration as a factor limiting respond or adaptation. However to understand molecular and physiological mechanisms, very important are low intensity stress causing early plant respond. This mechanism should be investigated in future to identify factors determining molecular and physiological base of stress adaptation.

LITERATURA

- Bradbeer J. W. 1994: Seed dormancy and germination. Blackie Academic and Professional. London–Glasgow–New York–Tokyo–Melbourne–Madras.
- Bryła J. 1981: Regulacja metabolizmu komórki. PWN, Warszawa.
- Cleland R. E. 1986: The role of hormones in wall loosening and plant growth. *Aust. J. Plant Physiol.* 13: 93.
- Cooper R. A., Strauss J. F. 1985: Regulation of cell membrane cholesterol. [W:] *Physiology of Membrane Fluidity* (Shinizky, ed). CRC Press, Boca Raton., Vol. 1: 74-98.
- Garsed S.G. 1984: Uptake and distribution of pollutants in the plant and residence time of active species. [W:] *Gaseous air pollutants and plant metabolism* (M. J. Kozioł and F. R. Whatley, eds). Butterworths, London, 83-104.
- Grandmougin A., Benveniste P., Harmman M. A. 1989: Plasma membrane-bound H^+ -ATPase from maize roots cells: effects of sterols. [W:] *Plant membrane transport: the current position.* (J. Dainty, M. I. DeMichels, E. Marre and F. Rasi-Caldogno, eds). Elsevier, Amsterdam, 111-114.
- Gregorius H.-R. 1989: The attribution of phenotypic variation to genetic or environmental variation in ecological studies. [W:] *Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations* (Scholz F.,

- Gregorius H.-R. and Rudin D. eds) Proc. of the Joint Meeting of the IUFRO Working Parties held in Großhansdorf, August 3-7, 1987.
- Guderian R. 1977: Air pollution: phytotoxicity of acidic gases and its significance in air pollution control. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Guye M. G. 1988: Sterol composition in relation to chill-sensitivity in *Phaseolus* spp. J. Exp. Bot. 39: 1091-1096.
- Jankiewicz L. S. 1997: Auksyny. [W:] Regulatory wzrostu i rozwoju roślin (1). Praca zbiorowa pod redakcją L. S. Jankiewicza. PWN, Warszawa.
- Jones H. G., Flowers T. J., Jones M. B. 1993: Plants under stress. Cambridge University Press.
- Kacperska A. 1998: Reakcje roślin na czynniki stresowe. [W:] Podstawy fizjologii roślin – praca zbiorowa pod redakcją J. Kopcewicza i S. Lewaka. PWN, Warszawa.
- Kopcewicz J. 1998: Starzenie się roślin. [W:] Podstawy fizjologii roślin – praca zbiorowa pod redakcją J. Kopcewicza i S. Lewaka. PWN, Warszawa.
- Kopcewicz J., Lewak S., Tretyn A. 1998: Wzrost i rozwój roślin. [W:] Podstawy fizjologii roślin (J. Kopcewicz i S. Lewak red.). PWN, Warszawa.
- Legocka J. 1997: Działanie regulatorów wzrostu w roślinie. [W:] Regulatory wzrostu i rozwoju roślin (1) (L. S. Jankiewicz red.). PWN, Warszawa.
- Leshem Y. Y., Shewfelt R. L., Willmer R. L., Pantoja O. 1992: Plant membranes. A biophysical approach to structure, development and senescence. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht–Boston–London.
- Levitt J. 1972: Responses of Plants to Environmental Stress. Academic Press, New York.
- Levitt J. 1980: Stress terminology. [W:] Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress (N. C. Turner and P. J. Kramer eds). New York, Wiley, 437-443.
- Lewak S. 1998: Regulacja procesów fizjologicznych przez czynniki endogenne. [W:] Podstawy fizjologii roślin (J. Kopcewicz i S. Lewak red.). PWN, Warszawa.
- Lugo A. E., McCormick J. F. 1981: Influence of environmental stress upon energy flow in a natural terrestrial ecosystem. [W:] Stress Effects on Natural Ecosystems (G. W. Barrett and R. Rosenberg, eds). New York: Wiley, 79-102.
- Luttge U., Ratajczak R., Rausch R., Rockel B. 1995: Stress responses of tonoplast proteins: an example for molecular ecophysiology and the search for eco-enzymes. Acta Bot. Neerl. 44(4): 343-362.
- Lynch D. V. 1990: Chilling injury in plants: the relevance of membrane lipids. [W:] Environmental Injury to Plants. (F. R. Ketterman ed). Academic Press, New York, 17-34.
- Lynch D.V., Lepcock J. R., Thompson J. E. 1987: Temperature-induced changes in lipid fluidity alter the conformation of proteins in senescing plant membranes. Plant Cell. Physiol. 28: 787-798.
- Michelet B., Bountry M. 1995: The plasma membrane H⁺-ATPase. Plant Physiol., 108: 1-6.
- Neuman P. M., Van Volkenburgh E., Cleland R. E. 1988: Salinity stress inhibits bean leaf expansion by reducing turgor, not wall expansibility. Plant Physiol., 88: 233-237.
- Odum E. P., Finn J. T., Franz E. 1979: Perturbation theory and the subsidy-stress gradient. BioScience 29: 349-352.
- Palmgren M. G. 1991: Regulation of plant plasma membrane H⁺-ATPase activity. Physiol. Plant., 83: 314-323.
- Palmgren M. G., Sommarin M., Ulvskov P., Larsson C. 1990: Effect of detergents on the H⁺-ATPase activity of inside-out and right-side-out plant plasma membrane vesicles. Biochem. Biophys. Acta 1021: 133-140.
- Palta J. P., Li P. H. 1980: Alteration in membrane transport properties by freezing injury in herbaceous plants: Evidence against repture theory. Physiol. Plant., 50: 169-175.
- Rao R., Nakamoto R. K., Verjovski-Almeida S., Slayman C. W. 1992: Structure and Function of the Yeast Plasma-Membrane H⁺-ATPase. [W:] Ion-Motive ATPases: Structure, Function, and Regulation (Scarpa A., Carafoli E., Papa S., eds). Annales of the New York Academy of Sciences, 671: 195-203.
- Sandstrom R. P., Cleland R. E. 1989: Comparison of the lipid composition of oat root and coleoptile plasma membranes. Lack of short-term change in response to auxin. Plant Physiol., 90: 1207-1213.

- Sailsbury F. B., Ross C. W. 1969: Plant Physiology, 1st ed. Wadsworth, Belmont, CA.
- Serrano R. 1988. Structure and function of proton translocating ATPase in plasma membranes of plant and fungi. *Biochem. Biophys. Acta*, 947: 1-28.
- Serrano R. 1989: Structure and function of plasma membrane ATPase. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 40: 61-94.
- Termaat A., Passioura J. B., Muns R. 1985: Shoot turgor does not limit growth of NaCl affected wheat and barley. *Plant Physiol.* 77: 869-872.
- Thorne J.H. 1985: Phloem unloading of C and N assimilates in developing seeds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 36: 317-343.
- Treshow M., Anderson F. K., Harner F. 1967: Response of douglas fir to elevated atmospheric fluorides. *For. Sci.* 13: 114-120.
- Wattiaux-De Coninck S., Wattiaux R. 1994: Ischemic Effects on the Structure and Function of the Plasma Membrane. [W:] *Subcellular Biochemistry*, Vol. 22, Membrane Biogenesis (A. H. Maddy, J. R. Harris, eds). Plenum Press. New York and London, 361-402.
- Wolfender J., Wellburn A. R. 1991: Effects of summer ozone on membrane lipid composition in Norway spruce (*Picea abies*). *New Phytol.*, 118: 323-330.