

Zofia Starck

Katedra Fizjologii Roślin SGGW

Współzależność pomiędzy fotosyntezą i dystrybucją asymilatów a tolerancją roślin na niekorzystne warunki środowiska

I. Strategia roślin w warunkach stresowych

Niniejsze opracowanie nie jest przeglądem literatury. Zwrócono w nim jedynie uwagę na wybrane najnowsze pozycje przeglądowe [18, 30, 40, 46, 47, 48, 56, 73, 81] i niektóre oryginalne publikacje uwzględniające aktualne trendy badawcze. Należy przy tym podkreślić również ogromne wartości starszych, nie omówionych w tym opracowaniu badań, co w tytule swego artykułu podkreślił twórca podstaw wiedzy o stresach u roślin — Levitt [47] „Interakcja stresów, przeszłość dla przyszłości” (Stress interaction, back to the future). Wpływ niekorzystnych warunków środowiska na stosunki troficzne, a w konsekwencji również na wzrost roślin można rozważać co najmniej w dwóch aspektach: bezpośrednich uszkodzeń rośliny lub przyczyn następczych zmian wyrażających się w jakości plonu rolniczego. Badania prowadzone są na wszystkich poziomach organizacji — od molekularnego, poprzez fizjologię całej rośliny, zespoły roślin, aż do zmian w ekosystemach [14, 44, 56, 74].

W ostatnich latach prowadzone są badania w ramach szeroko zakrojonego interdyscyplinarnego programu badawczego ROPIS, Responses of Plants to Interacting Stresses [29], który dotyczy wpływu zintegrowanych, niekorzystnych warunków na różne gatunki roślin zielnych i drzewiastych. W warunkach naturalnych roślina narażona jest najczęściej na kilka jednocześnie występujących stresów lub pojawiających się jako efekt wtórny, np. stesy termiczne lub zasolenie podłoża wywołują stres wodny. Stąd zrodziło się pojęcie indeksu czynników środowiska.

W klasycznym ujęciu Levitta [46, 47] reakcja roślin na niekorzystne warunki środowiska sprowadza się do strategii unikania stresów lub tolerancji na nie, co w praktyce bardzo często wiąże się z koniecznością ograniczenia energochłonnych procesów wzrostu, a w skrajnych przypadkach — nawet rozwoju generatywnego. Prawie każdy niekorzystny czynnik powoduje zaburzenia w procesie fotosyntezy, wpływając na zaopatrzenie rośliny w związki pokarmowe. Stwarza to konieczność takiej zmiany wzoru dystrybucji związków pokarmowych, aby w jak najmniejszym

stopniu zaburzona była homeostaza całego integronu [13, 15, 27, 44], co oznacza zachowanie stabilności przebiegu procesów przy zmiennych warunkach środowiska.

Z punktu widzenia biologii plonowania odporna na stresy jest roślina, która w niekorzystnych warunkach środowiska wydaje plon ekonomiczny, zwany też użytkowym, niewiele mniejszy od plonu roślin uprawianych w warunkach optymalnych, czyli charakteryzuje się „wiernością plonowania”. Jest to w mniejszym stopniu uzależnione od wielkości dobowej produkcji biomasy, a w większym — od sprawnego transportu produktów fotosyntezy do organów stanowiących plon rolniczy [98]. Reakcja roślin na stresy wiąże się z dużym wydatkowaniem energii w okresie regeneracji, polegającej na likwidowaniu uszkodzeń struktur komórkowych i organów, np. ze stymulacją wzrostu systemu korzeniowego lub liści, powodując regenerację powierzchni asymilacyjnej po suszy czy inwazji szkodników [33, 34]. Zwiększa to szansę przeżycia rośliny, ale często kosztem obniżonego plonu i jego jakości. Gatunki, u których nawet w takich warunkach produkcja fotosyntetyczna nie jest czynnikiem ograniczającym wzrost, czyli zaopatrzenie w asymilaty przewyższa zapotrzebowanie wszystkich akceptorów, są na ogół lepiej przystosowane do nakładających się stresów [100]. W warunkach skrajnie niekorzystnych z realizacji strategii przeżycia wynika konieczność drastycznego zahamowania bardzo energochłonnego procesu wzrostu.

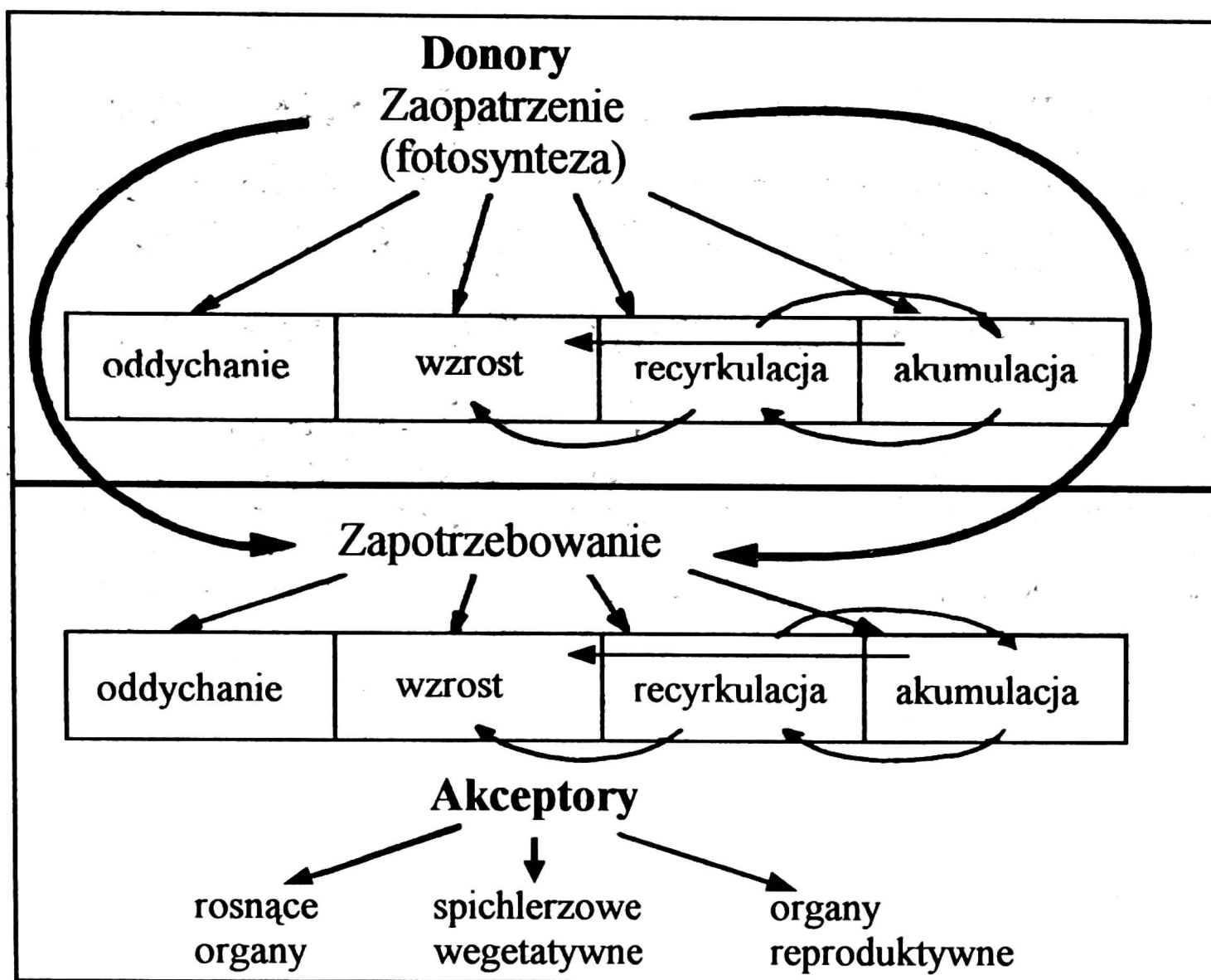
Tematem rozprawy Blooma i in. [6] jest reakcja roślin na różne warunki środowiska. Wyraża się ona w modyfikacjach wzrostu, wynikających ze zmian wzoru dystrybucji substancji pokarmowych. Autorzy ci traktują organizm roślinny jako przedsiębiorstwo, którego rentowność uzależniona jest od energooszczędnych mechanizmów produkcji biomasy i jej rozprowadzenia w sposób optymalny do poszczególnych organów. Jest to zasada znana w ekonomii — maksymalny zysk przy minimalnych kosztach. W roślinach może ona się przejawiać w maksymalnym wykorzystaniu energii słonecznej, minimalizacji strat wody, ograniczeniu strat substancji węglowych w procesach dysymilacji i sprawnym transporcie bieżąco wytwarzanych asymilatów. Analizując mechanizmy przystosowania papryki do warunków niskiej radiacji ($30\text{--}35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) u odmiany odpornej na ocienienie, wykazano niską intensywność oddychania, szczególnie starych liści, a wysoką — w liściach intensywnie rosnących. Te przystosowania określono jako zmianę „wzoru zużycia asymilatów w oddychaniu” [90, 91]. Jest to dowodem realizacji strategii obronnej, w wyniku której likwidowane są uszkodzenia wymagające wydatkowania energii. Efekt stresu zależy od jego długości, towarzyszących warunków i stanu fizjologicznego rośliny nie tylko w czasie jego trwania, ale również w okresie poprzedzającym [37]. Wynika to na przykład z badań Aoki [cyt. w 81], w których przegrzewano rośliny przez 5 min do temperatury 42°C i porównywano reakcję różnych gatunków roślin na stres termiczny w aspekcie spadku intensywności fotosyntezy. Wynosił on od kilku do 70%. W innych pracach opisywany jest również wpływ przegrzania na fotosyntezę, ale po oddziaływaniu wysokiej temperatury przez kilkanaście godzin [86]. Długotrwałe stresy

termiczne (np. chłód) powodują powstawanie deficytu wodnego w badanych tkankach. Stopniowe obniżenie temperatury roślin prowadzi niekiedy do ich zahartowania, czyli zwiększenia tolerancji na niską temperaturę [52, 62, 83, 95]. Zjawisko stopniowego hartowania zarówno do wysokiej (38°C), jak i niskiej (10°C) temperatury obserwowano u ogórków [89], przy czym rośliny te szybciej aklimatyzowały się do warunków przegrzewania (w ciągu kilku godzin) niż do chłodu, co trwało kilka dni. Po traktowaniu jęczmienia okresowym zasoleniem, rośliny były bardziej odporne na chłód [57]. Susza zwiększała termostabilność fotosystemu drugiego — PS II [35] u pomidorów i ziemniaków. Efekt jednoczesnego oddziaływania dwóch stresów — wzrastających dawek ozonu i pogłębiającego się deficytu magnezu — wyrażał się w mniej niż addytywnym zahamowaniu wzrostu świerka [100]. Tego typu aklimatyzacje „krzyżowe” są spowodowane indukcją podobnych mechanizmów obronnych przez różne stresy. Uruchamiana jest wówczas synteza hormonów alarmowych (ABA i etylenu oraz kwasu jasmonowego), zachodzą zmiany w błonach komórkowych, głównie w składzie lipidów, indukowana jest biosynteza białek stresowych i różnych substancji ochronnych (np. proliny, betainy) [81]. Zmiany te mają charakter cech utrwalonych genetycznie (adaptacje) lub pojawiają się tylko w ramach ontogenezy (aklimatyzacje). Obecnie dzięki zastosowaniu technik inżynierii genetycznej można wprowadzić do genomu roślin wrażliwych na stresy geny zwiększające ich tolerancję na niekorzystne warunki środowiska, np. nadmiar niektórych metali ciężkich, zasolenie, niską temperaturę [45].

II. Produkcja fotosyntetyczna i dystrybucja asymilatów w niekorzystnych warunkach środowiska

1. Bilans zaopatrzenia i zapotrzebowanie na asymilaty

W wielu badaniach dotyczących zależności pomiędzy donorami i akceptorami asymilatów aktywność donorów ocenia się jako intensywność fotosyntezy jednego z liści. Tymczasem zaopatrzenie organów-akceptorów w związki pokarmowe zależy zarówno od bieżącej produkcji fotosyntetycznej całej rośliny, jak i od możliwości wykorzystania substancji okresowo zakumulowanych w organach wegetatywnych [15, 23, 44, 80, 88]. Terminem zapotrzebowanie określa się zwykle potencjalne możliwości wszystkich akceptorów do wykorzystania importowanych substancji w procesach: oddychania, wzrostu lub akumulacji (rys. 1). Akceptory asymilatów żargonowo nazwano sink (zlew) i ten termin jest obecnie powszechnie używany w różnych językach [13, 36, 43, 80, 99]. W przypadku akumulacji substancji pokarmowych w organach spichlerzowych początkowo grają one rolę typowych akceptorów, w fazie rozwoju generatywnego stają się donorami substancji organicznych, przekazywanych najczęściej do organów reprodukcyjnych.



Bilans węgla w całym organizmie zaopatrzenie \rightleftharpoons zapotrzebowanie

Rysunek 1. Synchronizacja dystrybucji węgla w roślinach w aspekcie zaopatrzenie — zapotrzebowanie na asymilaty w całym organizmie

U wielu gatunków obserwuje się okresową akumulację substancji zapasowych w organach wegetatywnych, np. skrobi w liściach pomidorów [50, 72]; są one wówczas nie tylko donorami, lecz jednocześnie akceptorami związków organicznych. Najczęściej jednak taka przejściowa akumulacja zapewnia ciągłe zaopatrzenie akceptorów w substancje pokarmowe: w dzień i w nocy, jak również w skrajnie niekorzystnych warunkach środowiska lub u drzew liściastych — o okresie zimy [15, 44]. Są to przypadki, gdy bieżąca produkcja fotosyntetyczna, lub jej brak, są czynnikami limitującymi zaopatrzenie akceptorów.

Inną przyczyną takiej akumulacji może być też nagłe zmniejszenie zapotrzebowania na produkty fotosyntezy, np. po usunięciu owoców. W warunkach deficytowego napromieniowania, szczególnie w okresie zbiegającym się z intensywnym wzrostem organów reproduktywnych, skrobia ulega szybkiej remobilizacji, uzupełniając nie-

dostateczne zaopatrzenie akceptorów w produkty pochodzące z bieżącej fotosyntezy [50]. Podobną funkcję spełniają białka zapasowe, akumulowane w organach wegetatywnych, np. u soi, zwane w skrócie VSP — vegetative storage proteins [23, 88]. Ta forma substancji zapasowych jest również remobilizowana i transportowana do organów reproduktywnych. Obecność podobnych białek stwierdzono również u pomidorów; przypuszcza się, że występują one także u innych gatunków. Zakłócenia równowagi pomiędzy akceptorami i donorami [88], wywołane np. zaburzeniami w transporcie asymilatów: po zranieniu rośliny, blokadzie floemu przez kalezę lub po deficycie wodnym, powodują również syntezę VSP.

U soi usunięcie strąków (stymulujące ich opadanie w naturalnych warunkach, w czasie stresów), czyli zmniejszenie zapotrzebowania na substancje pokarmowe, spowodowało przejście dużych ilości Rubisko z fazy rozpuszczalnej do nierozpuszczalnej, co sugeruje powstawanie kompleksów Rubisko z białkami wysokomolekularnymi — RCPs (Rubisco complex protein) [17]. Przypuszcza się, że Rubisko — oprócz funkcji enzymatycznej — może stanowić formę zapasową azotu [15].

2. Reakcja aparatu fotosyntetycznego na stresy

Niekorzystne warunki środowiska powodują wzrost oporów dyfuzyjnych między innymi dla CO₂ (zamykaniem szparek) oraz uszkodzenia struktury chloroplastów, co obserwowano np. po stresie chłodu [28] bądź przegrzania [86]. Często uszkodzone są błony tylakoidów, następuje degradacja lub utlenianie lipidów, stabilizujących kompleksy białkowe, powodując uszkodzenia fotosystemów, głównie PSII [42, 81]. W czasie działania chłódów są one większe na świetle, a przy przegrzaniu — w ciemności [51]. Wielu autorów uważa, że obniżenie intensywności fotosyntezy w czasie chłodu nie jest wynikiem spadku aktywności Rubisko. Brak jest też ścisłej zależności pomiędzy aktywnością tego enzymu a intensywnością fotosyntezy. Obniżenie zawartości Rubisko do ok. 1/3 — przez wprowadzenie do genomu komórki tytoniu genu orientacji anti-senescence, nie spowodowało obniżenia intensywności fotosyntezy, nawet przy niskich wartościach potencjału wodnego liści [31]. Brüggemann i in. [8] obserwowali jednak, obok obniżonej intensywności fotosyntezy, spadek aktywności Rubisko w czasie długotrwałego działania chłodu, przy niskim natężeniu napromieniania. W późniejszych ich badaniach, prowadzonych w analogicznych warunkach, wykazali oni również obniżenie aktywności innych enzymów cyklu Calvina [9].

Natężenie zmian intensywności asymilacji CO₂ uzależnione jest od warunków poprzedzających działanie stresu [8 i cyt. 84]. U pomidorów rosnących w jesieni, gdy temperatura w nocy spadała do 8–10°C, zmiany w intensywności fotosyntezy po kilkunastogodzinnym chłodzie (2°C, w ciemności) były nieznaczne, nawet u odmiany bardzo wrażliwej na niską temperaturę, w porównaniu z efektem chłodu na te same odmiany w uprawie wiosennej, prowadzonej w ogrzewanej szklarni [82, 83]. Warunki

światłne i termiczne panujące po stresie wpływają również na szybkość regeneracji procesu fotosyntezy [84].

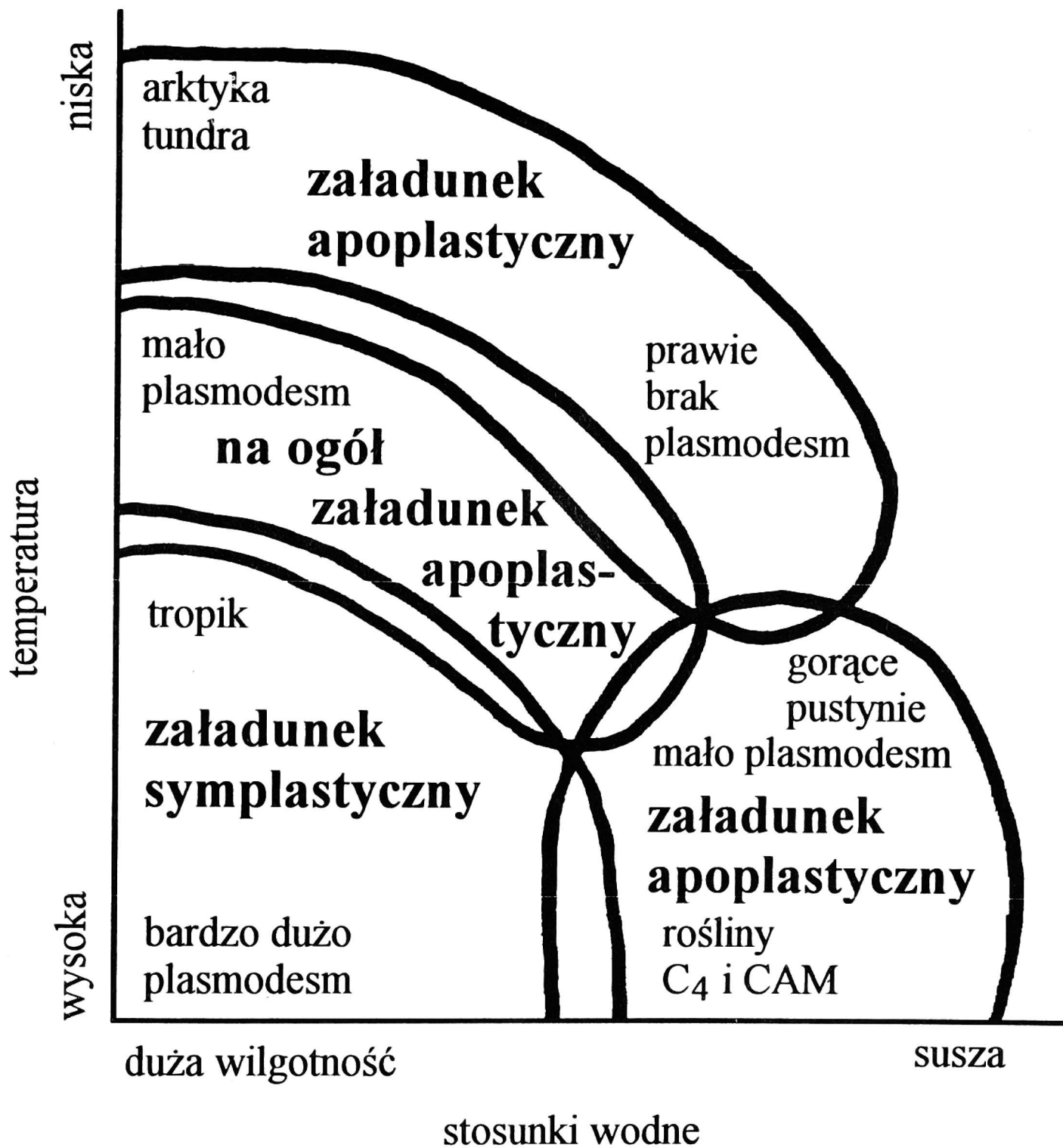
3. Zaburzenia w transporcie asymilatów — odpowiedzią na stresy

Niekorzystne warunki środowiska wpływają na transport produktów fotosyntezy zarówno na poziomie załadunku, transportu floemowego, jak i w czasie jego rozładunku [43, 59, 99]. Załadunek floemu może odbywać się przez symplast, przy udziale plasmodesm, lub przez apoplast — przy ich braku, bądź małej drożności. Dotychczas większość autorów postulowała jednorodną koncepcję załadunku, dyskutując przyczyny różnych wyników eksperymentalnych. Van Bel [92, 93] proponuje koncepcję różnorodnego mechanizmu przekazywania cukrowców do elementów sitowych, zależnego od taksonomicznej przynależności roślin, oraz od warunków środowiska. W tych pracach wykazano ponad 1000-krotne zróżnicowanie w liczbie plasmodesm występujących na powierzchni granicznej pomiędzy komórkami towarzyszącymi i rurkami sitowymi (od 0,03 u sałaty do 60 u jesionu w przeliczeniu na $1\mu\text{m}$). Podkreślono ekofizjologiczny aspekt zróżnicowanego mechanizmu załadunku floemu. Warunki środowiska, głównie niska temperatura i susza, spowodowały genetyczne różnice struktur plasmodesm jako wyraz adaptacji do stref klimatycznych (rys. 2). Załadunek apoplastyczny jest udoskonalony w toku ewolucji, dominuje w strefie chłodnej i w warunkach suszy, natomiast bardziej prymitywny symplastyczny, wrażliwy na niskie temperatury i brak wody, obserwuje się u roślin w tropiku. W warunkach stresowych stwierdzono nagłe zmiany w drożności plasmodesm, np. pod wpływem niskiej temperatury. Ich dysfunkcja wynikała z zaczopowania płytki sitowej kalozą, której synteza była indukowana przez zwiększony poziom wapnia w cytozolu [93].

Załadunek floemu hamowany może być przy zwiększonej ilości SO_2 w atmosferze [49].

Jeśli formą transportową u danej rośliny jest sacharoza, w załadunku floemu dużą rolę odgrywa syntaza fosfosacharozy (SPS); zdaniem Huberta [38], wielkość eksportu asymilatów z liści jest uzależniona od jej aktywności. Warunki środowiska w wielu przypadkach modyfikowały aktywność tego enzymu. Długotrwały chłód powodował zwiększoną aktywność SPS szpinaku [32] i pszenicy [68], natomiast u kukurydzy w czasie chłodu aktywność tego enzymu bardzo malała [77].

Znacznie mniej jest danych dotyczących zmian w samym transporcie floemowym w warunkach stresów. Starsze badania nie dostarczyły jednoznacznych wyników na temat [43, 99]. W czasie przegrzania u pomidorów obserwowano zczopowanie rurek sitowych przez kalozę [20]. U kukurydzy niska temperatura powodowała zmniejszenie szybkości transportu asymilatów do korzeni, szczególnie u linii bardziej wrażliwych na chłód [76].



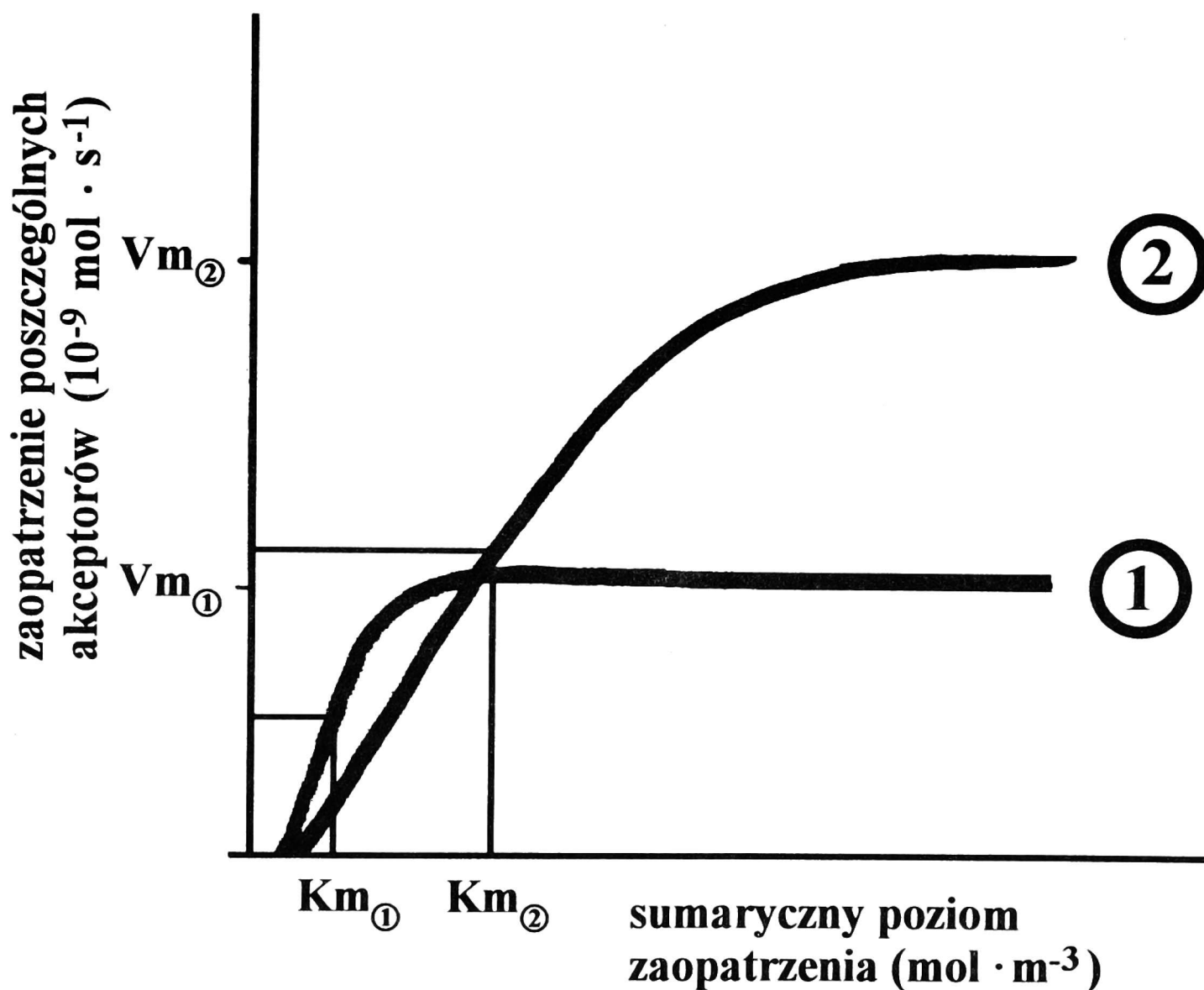
Rysunek 2. Ekofizjologiczne uwarunkowania mechanizmu załadunku floemu; wynik adaptacji do różnych czynników klimatycznych [wzorowane na 54]

Rozładunek floemu, podobnie jak załadunek, może odbywać się w różnych akceptorach przez apoplast lub symplast. W tym etapie transportu uczestniczy kwaśna inwertaza lub SPS. Na tej podstawie przeprowadzono doświadczenia na transgenicznym pomidorze z wprowadzonym genem kukurydzy, warunkującym zwiększoną ekspresję białka SPS [24]. Masa całej rośliny nie zmieniła się, natomiast zwiększył się przyrost pędu kosztem korzenia. Zaopatrzenie w asymilaty kwiatów i owoców pomidora jest bardzo silnie hamowane po przegrzaniu roślin [21, 85]. Zdaniem Basu i Minhas [3], zahamowanie wzrostu bulw ziemniaków w warunkach przegrzania wynika głównie z niedostatecznego zaopatrzenia w substancje orga-

niczne. Dwutygodniowe traktowanie ziemniaków stosunkowo wysoką temperaturą (35/25°C, dzień/noc) zmieniło wzór dystrybucji masy, preferując zaopatrzenie części nadziemnej kosztem bulw [26]. Podobny efekt obserwowano przy wzroście ziemniaków w warunkach niedostatecznego napromieniowania [25].

4. Czy istnieje konkurencja o asymilaty pomiędzy akceptorami?

W warunkach zbliżonych do optymalnych dystrybucja asymilatów uwarunkowana jest między innymi aktywnością wzrostową [43, 99] lub pojemnością akumulacyjną akceptorów. Procesy te determinują sprawność rozładunku floemu, a w konsekwencji powodują zwiększenie gradientu potencjałów chemicznych substancji transportowanych. Taka interpretacja opiera się na hipotezie masowego przepływu Müncha, która obecnie jest uznawana za najbardziej prawdopodobny mechanizm transportu floemowego. W naturalnych warunkach organy reproduktywne charakteryzują się priorytetowym zaopatrzeniem w związki pokarmowe; są częściowo autonomiczne pod względem produkcji hormonów [36, 80, 99]. Charakteryzując właściwości poszczególnych akceptorów wprowadzono terminy: siła sinku (sink strength), siła mobilizacyjna (mobilizing power) oraz zdolność przewycięzania konkurencji o asymilaty z innymi akceptorami, nasilająca się w warunkach niedoboru substancji pokarmowych (competitive ability). Ta ostatnia właściwość wydaje się korelować z aktywnością i równowagą hormonów w akceptorach lub wrażliwością na nie. Przypuszczalnie dotyczy to głównie IAA i cytokinin. Eksport auksyn, np. z owoców do liści wydaje się być sygnałem informującym z wyprzedzeniem o wzrastającym zapotrzebowaniu na asymilaty [1]. Odcięte pąki kwiatowe lub strąki fasoli, traktowanej przez kilka dni podwyższoną temperaturą (32/27°C dzień/noc), wydzielają do agaru zmniejszone ilości IAA. Zmniejszony eksport tego hormonu korelował z ujemnymi skutkami przegrzania i nasilał się w przypadku odmian bardziej wrażliwych [61]. Inne podejście do przyczyn zróżnicowania dystrybucji substancji pokarmowych w różnych warunkach prezentuje mechanistyczny model Minchina, oparty głównie na pomiarach transportu asymilatów znakowanych ^{14}C [53, 54, 55]. Podkreślono konieczność zrewidowania zasadności powyżej wspomnianych parametrów akceptorów. Według tej hipotezy zaopatrzenie każdego akceptora zależy głównie od sprawności rozładunku, będącego wykładnikiem gradientu potencjałów chemicznych w komórkach donora, z których odbywa się załadunek floemu i akceptora, miejsca jego rozładunku. Krzywe wysycenia związkami pokarmowymi dla różnych akceptorów porównano w pracach Minchina z przebiegiem reakcji enzymatycznych, opisanych równaniem Michaelis-Mentena. Sugeruje się, że maksymalna szybkość zaopatrzenia V_m (wykładnik rozładunku w każdym akceptorze) jest różnie uzależniona od poziomu zaopatrzenia w całej roślinie (analogicznie do stężenia substratu w reakcjach enzymatycznych). Pozwala to na wyznaczenie stałej analogicznej do wartości K_m , opisywanej w reakcjach enzymatycznych (rys.3). Analizując przebieg krzywych



Rysunek 3. Zaopatrzenie dwóch akceptorów jako funkcja: sumarycznego poziomu zaopatrzenia całej rośliny w produkty fotosyntezy i szybkości zaopatrzenia akceptorów;
 V_m — maksymalna szybkość zaopatrzenia,
 K_m — wielkość wzorowana na stałej Michaelisa-Mentena, oznaczająca poziom zaopatrzenia, przy którym akceptor zaopatrywany jest w substancje pokarmowe z szybkością $V_m/2$;
 wzorowane na [54]

zaopatrzenia kilku różnych akceptorów, np. korzeni lub owoców, przy różnym poziomie dopływu substancji pokarmowych, dla każdego z tych organów można obliczyć specyficzny punkt wysycenia importu. Zdaniem Minchina akceptorem z priorytetowym zaopatrzeniem w danych warunkach jest sink, który osiąga punkt wysycenia przy najniższym zaopatrzeniu, czyli przy najmniejszej wartości K_m . Z powyższego modelu pośrednio wynika zmienność K_m w czasie działania różnych stresów, modyfikujących zarówno intensywność fotosyntezy, jak i transportu. Interpretacja różnic w dystrybucji asymilatów narzuca konieczność prowadzenia pomiarów zaopatrzenia każdego akceptora przy różnym poziomie podaży substancji pokarmowych. Wyjaśnia ona częściowo przyczyny zmian sekwencji hierarchii zaopatrze-

nia akceptorów w warunkach deficytów pokarmowych (długotrwałe ocienienie lub okresowa ciemność), np. u pomidorów [50, 87] lub u papryki [90]. W takich przypadkach roślina mniej inwestuje w organy reproduktywne, preferując transport do młodych, rosnących liści, co wynika z konieczności szybkiej regeneracji postresowej. Nie kwestionując zasadności powyższego modelu, należy podkreślić, że poza troficznymi zależnościami nie można nie brać pod uwagę opisywanych powyżej licznych faktów przekazywania sygnałów informacyjnych pomiędzy organami. Dotyczą one konieczności uruchamiania mechanizmów strategii obronnej, szczególnie ważnej w niekorzystnych warunkach środowiska. W tych mechanizmach zaangażowane są głównie: ABA oraz stosunkowo mało jeszcze poznany kwas jasmonowy [41, 63], który — podobnie jak ABA — jest hormonem ułatwiającym realizację strategii przeżycia między innymi poprzez indukcję ekspresji „genów obrony”.

III. Zmiany aktywności hormonów i korelacji wzrostowych jako reakcja na stresy

1. Przyczyna czy skutek ?

W niekorzystnych warunkach środowiska zachodzą drastyczne zmiany nie tylko w poziomie lub/i aktywności hormonów, lecz również we wrażliwości roślin na te związki. Wzrasta zawartość ABA i etylenu [81, 97] oraz kwasu jasmonowego [41] przy jednoczesnym spadku puli cytokinin [2, 11, 19, 39], a często również giberelin [78], co na ogół powoduje zahamowanie wzrostu.

To zjawisko może być wynikiem strategii obronnej rośliny. Zmniejszenie intensywności tak energochłonnego procesu, jakim jest wzrost, zwiększa szanse przetrwania w niekorzystnych warunkach. Taka strategia jest np. typowa dla okresu spoczynku zimowego. Z powyższych rozważań wynika, że zmniejszenie zawartości hormonów stymulujących ten proces może być w niektórych przypadkach przejawem strategii unikania skutków stresu, a nie skutkiem uszkodzeń.

Do dziś nie jest jednak znany mechanizm regulacji syntezy powyższych hormonów w czasie stresów i zaraz po ich zakończeniu. Wiadomo natomiast, że jako skutek pojawienia się stresora, „alarmowy” ABA — syntetyzowany głównie w korzeniach, jest przekazywany przez ksylem do pędu [5, 18, 19, 102], co uruchamia kaskadę reakcji obronnych w większości przypadków poprzez indukcję ekspresji specyficznych genów [14, 37, 97].

Prowadzi to do syntezy białek stresowych [67, 96], substancji osłaniających błony komórkowe oraz uczestniczących w osmoregulacji. Są one szczególnie ważne w czasie deficytu wodnego i zasolenia [40, 81]. Wiele jest jednak zjawisk obserwo-

wanych w czasie stresów, których wyjaśnienie — co jest przyczyną, a co skutkiem — nie jest łatwe i jest dyskutowane w dalszej części niniejszego opracowania.

2. Zróżnicowanie wzrostu organów — strategią obronną

W efekcie działania niekorzystnych warunków intensywność wzrostu poszczególnych organów jest modyfikowana w różny sposób jako wynik albo strategii obronnej, albo skutek uszkodzeń. Przykładem mogą być siedliska ubogie w azot, gdzie nawet trawy o różnych wymaganiach pokarmowych (kupkówka i drzączka) mają w większym stopniu zahamowany wzrost pędu niż korzeni. Taka zmiana wzoru dystrybucji masy zmniejsza efekt deficytu azotu [94]. U fasoli deficyt fosforu powoduje brak reakcji [12] lub nawet stymulację wzrostu korzeni przy silnym zahamowaniu wzrostu części nadziemnej [12, 65]. W przypadku niskiej zawartości potasu i magnezu reakcja tych roślin jest przeciwna. Zahamowanie przyrostu biomasy korzeni jest głównie skutkiem zmniejszonego eksportu asymilatów z liści i gorszego zaopatrzenia tego organu w substancje pokarmowe [12]. W tym przypadku zwiększony stosunek masy pędu do korzeni wynika nie ze strategii obronnej, lecz z efektów uszkodzeń, spowodowanych deficytem potasu lub magnezu.

W czasie regeneracji — po działaniu chłodu, pomidory wykazują niekiedy preferencje wzrostu korzeni [4, 71]. W naszych doświadczeniach taką reakcję na niską temperaturę stwierdzono tylko u odmiany pomidorów bardziej odpornej na niską temperaturę [82, 83]. Podobne obserwacje dotyczą kukurydzy. Linie bardziej wrażliwe na chłód miały w największym stopniu zahamowany wzrost korzeni [75].

Reakcja na deficyt napromieniowania przejawia się niekiedy stymulacją wzrostu najmłodszych liści. Jest to również wynik strategii obronnej, obserwowanej u pomidorów [50] oraz u papryki [90], prowadzącej do szybkiego zwiększenia powierzchni asymilacyjnej. Preferencja procesu wzrostu pędu lub korzeni, zależnie od charakteru niekorzystnych warunków, stwarza większe szanse szybkiej regeneracji normalnej homeostazy całego organizmu, który często inwestuje w organ najbardziej zagrożony [6, 70].

Wyjaśnienie mechanizmów regulujących tego typu reakcje roślin na stesy nie jest łatwe [101]. Zahamowanie wzrostu pędu np. pomidorów po okresie chłodu (15°C) tłumaczono deficytem giberelin [10]. Również przy niskim potencjale wody stwierdzono zmniejszoną zawartość tych hormonów [78].

Zmienione proporcje aktywności hormonów, niejednakowe w różnych organach, mogą pośrednio powodować zaburzenia w zaopatrzeniu akceptorów w substancje pokarmowe, co odbija się na dynamice wzrostu. Udział hormonów w mechanizmie transportu produktów fotosyntezy na różnych poziomach organizacji (transport przez błony chloroplastów, załadunek i rozładunek floemu) między innymi poprzez modyfikacje aktywności enzymów uczestniczących w tych procesach jest obecnie udowodniony [7, 16]. Rośliny, u których nawet w niekorzystnych warunkach sprawnie

przebiega modyfikacja wzoru dystrybucji biomasy, powodując zmiany korelacji wzrostowych, są na ogół odporniejsze na stresy [22]. Dotyczy to często roślin charakteryzujących się intensywniejszym wzrostem [44]. Badania nad mechanizmem stymulacji wzrostu korzeni kukurydzy i pszenicy w warunkach stresu wodnego rozpoczęli Sharp i Davies [69]; później wykazano, że uczestniczy w tej reakcji ABA, hormon uważany za typowy inhibitor wzrostu; stymuluje on jednak wzrost korzeni, ale tylko w warunkach deficytu wodnego [58, 66]. Po zastosowaniu fluoridonu, selektywnego inhibitora syntezy ABA, nie obserwowano takiej stymulacji. Wzrost wydłużeniowy komórek uzależniony jest między innymi od aktywności enzymu endotransglukozydazy ksyloglukanowej (XET), katalizującego „pocięcie”, a następnie „powiązanie” szkieletów ksyloglukanowych ściany komórkowej w czasie wzrostu komórki. W korzeniach, przy niskim potencjale wody, jego aktywność wzrasta. Takiej zależności nie obserwuje się jednak przy zmniejszonej zawartości ABA [78]. W badaniach zależności donor-akceptor, prowadzonych na całych roślinach, w wielu przypadkach stwierdzono, że zahamowanie wzrostu nawet dominującego akceptora nie zawsze jest spowodowane deficytem produktów fotosyntezy. Przyczyna może tkwić w samym akceptorze. U ocienianej przez kilka dni rzodkiewki stwierdzono zahamowanie transportu bieżących asymilatów do zgrubienia hypokotylu [79]. Zakłócenia w rozładunku floemu rzodkiewki zdają się wynikać z obniżonej aktywności inwertazy w tym akceptorze, mającej miejsce w przypadku deficytu potasu [60].

Zmiany aktywności samych akceptorów lub donorów (efekt traktowania zróżnicowanymi warunkami termicznymi lub ocienieniem) powodowały modyfikacje zależności pomiędzy zaopatrzeniem i zapotrzebowaniem na asymilaty w całych roślinach u słonecznika i rzepaku [64].

Z powyższych rozważań wynika, że kluczowym warunkiem intensywnej produkcji biomasy, nawet w niekorzystnych warunkach środowiska, jest zdolność roślin do utrzymywania na wysokim poziomie pojemności akumulacyjnej akceptorów. Zapewnia to utrzymanie prawidłowych proporcji wielkości i aktywności poszczególnych organów, umożliwiając sprawne funkcjonowanie całego integronu.

Na pełne wyjaśnienie ogniw łączących funkcje i mechanizmy regulujące aktywność donorów i akceptorów w różnych warunkach musimy jeszcze poczekać.

Literatura

- [1] Bangerth F. 1989. Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. *Physiol. Plant.* 76: 608–614.
- [2] Bano A., Dörfling K., Bettin D., Hahn H. 1993. Abscisic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soil. *Austr. J. Plant. Physiol.* 20: 109–115.
- [3] Basu P.S., Minhas J.S. 1991. Heat tolerance and assimilate transport in different potato genotypes 1991; *J. Expt. Bot.* 42: 861–866.

- [4] Beck D., Sady W., Wojtaszek T. 1990. Wpływ temperatury powietrza i strefy korzeniowej na wybrane aspekty wzrostu i rozwoju pomidora. *Post. Nauk Rol.* 3: 39–57.
- [5] Blackman P. G., Davies W. J. 1985. Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *J. Exp. Bot.* 36: 39–48.
- [6] Bloom A. J., Chapin III F. S., Mooney H. A., 1985. Resource limitation in plants — an economic analogy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363–392.
- [7] Brenner M. L. 1988. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling. In: *Plant hormones and their role in plant growth and development*. Ed. Davies P.J. Kluwer Acad. Publ. E12, 474–493.
- [8] Brüggemann W., Dauborn B. 1993. Long-term chilling of young tomato plants under low light. III. Leaf development as reflected by photosynthesis parameters. *Plant Cell Physiol.* 34: 1251–1257.
- [9] Brüggemann W., Klaucke S., Maas-Kantel K. 1994. Long-term chilling of young tomato plants under low light. *Planta* 194: 160–168.
- [10] Bugbee B., White J. W. 1984. Tomato growth as affected by root zone temperature and the addition of gibberellic acid and kinetin to nutrient solutions. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 109: 121–125.
- [11] Caers M., Rudelsheim P., Van Onckelen H., Horemans S. 1985. Effect of heat stress on photosynthetic activity and chloroplast ultrastructure in correlation with endogenous cytokinin concentratin in maize seedlings. *Plant Cell Physiol.* 26: 47–52.
- [12] Cakmak I., Hengeler C., Marschner H. 1994. Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *J. Exp. Bot.* 45: 1251–1257.
- [13] Cannell M. G. R., Dewar R. C. 1994. Carbon allocation in trees: Review of concepts for modelling. *Advan. in Ecol. Res.* 25: 59–104.
- [14] Chandler P. M., Robertson M. 1994. Gene expression regulated by abscisic acid and its relation to stress tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.* 45: 113–141.
- [15] Chapin III F. S., Schulze E. D., Mooney H. A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Ann. Rrev. Ecol. Syst.* 21: 423–447.
- [16] Cheikh N., Brenner M. L. 1992. Regulation of key enzymes of sucrose biosynthesis in soybean leaves. *Plant Physiol.* 100: 1230–1237.
- [17] Crafts-Brandner S. J., Salvucci M. E. 1994. The Rubisco complex protein: a protein induced by fruit removal that forms a complex with ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta* 194: 110–116.
- [18] Davies W. J., Tradieu F., Trejo C. L. 1994. How do chemicals signals work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiol.* 104: 390–414.
- [19] Davies W. J., Zhang J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Molec. Biol.* 42: 55–76.
- [20] Dinar M., Rudich J., Zamski E. 1983. Effects of heat stress on carbon transport from tomato leaves. *Ann. Bot.* 51: 97–103.
- [21] Dinar M., Rudich J. 1985. Effect of heat stress on assimilate partitioning in tomato. *Ann. Bot.* 56: 239–249.
- [22] Engels C. 1994. Effect of root and shoot meristem temperature on shoot and root dry matter partitioning and the internal concentration of nitrogen and carbohydrates in maize and wheat. *Ann. Bot.* 73: 211–219.
- [23] Franceschi V. R., Giaquinta R. T. 1983. Specialized cellular arrangements in legume leaves in relation to assimilate transpport and compartmentation: comparison of paraveinal mesophyll. *Planta* 159: 415–422.
- [24] Galtier N., Foyer C. H., Huber J., Voelker T. A., Huber S. C. 1993. Effects of elevated sucrose-phosphate synthase activity on photosynthesis, assimilate partitioning, and growth in tomato (*Lycopersicon esculentum* var UC 82B). *Plant Physiol.* 101: 535–543.
- [25] Gawrońska H., Dwelle R. B., Pavek J.J. 1990. Partitioning of photoassimilates by potato plants (*Solanum tuberosum* L.) as influenced by irradiance. *Amer. Potato J.* 67: 163–167.

- [26] Gawrońska H., Thornton M. K., Dwelle R. B. 1992. Influence of heat stress on dry matter production and photoassimilate partitioning by four potato clones. *Amer. Potato J.* 69: 653–665.
- [27] Geiger D. R., Servaites J. C. 1991. Carbon allocation and response to stress. 103–127, In: Response of plants to multiple stresses, ed. Mooney H. A., Winner W. E., Pell E. J., Chu E.: Acad. Press.
- [28] Gemel J., Golinowski W., Kaniuga Z. 1986. Low temperature-induced changes in chloroplast ultrastructure in relation to changes of Hill reaction activity, manganese and free fatty acid levels in chloroplasts of chilling-sensitive and chilling-resistance plants. *Acta Physiol. Plant.* 8: 135–143.
- [29] Goldstein R., Ferson S. 1994. Response of plants to interacting stresses (ROPIS): program rationale design, and implications. *J. Environ Qual.* 23: 407–411.
- [30] Grzesiuk S., Koczowska I. 1991. Fizjologiczne podstawy odporności roślin na choroby. Wyd. Akad. Rol.-Tech. Olsztyn.
- [31] Gunasekera D., Berkowitz G.A. 1993. Use of transgenic plants with ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase antisense DNA to evaluate the rate limitation of photosynthesis under water stress. *Plant Physiol.* 103: 629–635.
- [32] Guy C. L., Huber J. L. A., Huber S. C. 1992. Sucrose phosphate synthase and sucrose accumulation at low temperature. *Plant. Physiol.* 100: 502–508.
- [33] Hall A. E. 1990. Breeding for heat tolerance — an approach based on the whole plant physiology. *Hort. Sci.* 25: 17–19.
- [34] Hall A. E. 1990. Plant adaptation to hot and dry stresses in relation to horticultural plant breeding. XXII *Inter. Hort. Congr.* Plenary lectures. 44–48.
- [35] Havoux M. 1992. Stress tolerance of photosystem II in vivo. *Plant Physiol.* 100: 424–432.
- [36] Ho L.C. 1988. Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39: 355–378.
- [37] Huber S. C., Rogers H. H., Mowry F. L. 1984. Effects of water stress on photosynthesis and carbon partitioning in soybean (*Glycine max/L. Merr*) plants grown in field at different CO₂ levels. *Plant Physiol.* 76: 244–250.
- [38] Howarth K.J., Ougham H. J. 1993. Gene expression under temperature stress. *New Phytol.* 125: 1–26.
- [39] Itai C., Vaadia Y. 1965. Kinetin-like activity in root exudate of water stressed sunflower plants. *Physiol. Plant.* 18: 941–944.
- [40] Kalaji M. H., Pietkiewicz S. 1993. Salinity effects on plant growth and other physiological processes. *Acta Physiol. Plant.* 15: 89–124.
- [41] Koda Y. 1992. The role of jasmonic acid and related compounds in the regulation of plant development. *Internat. Rev. Cytol.* 135: 155–199.
- [42] Krupa Z., Baszyński T. 1989. Environmental stresses as factors modifying the structure of the light-harvesting chlorophyll a/b protein complex II. *Phytosynthetica* 23: 695–998.
- [43] Kursanov A. L. 1984. Assimilate transport in plants. Elsevier.
- [44] Laurence J. A., Amundson R. G., Friend A. L., Pil E. J., Temple P. J. 1994. Allocation of carbon in plants under stress: an analysis of the ROPIS experiments. *J. Environ. Qual.* 23: 412–417.
- [45] Legocki A. 1994. Nowe zdobycze genetyki i biologii molekularnej podstawą rozwoju biotechnologii roślin. *Post. Biol. Komórki* 21: 99–103.
- [46] Levitt J. 1980. Response of plants to environmental stresses. Acad. Press.
- [47] Levitt J. 1990. Stress interactions — back to the future. *HortiSci* 25: 1363–1365.
- [48] Long S. P., Woodward F. I., eds. 1988. Plant and temperature. *Symp. Soc. Exp. Biol.* Cambridge Comp. of Biologist. 42.
- [49] Lorenc-Plucińska G. 1988. Badania wpływu dwutlenku siarki i siarczynu na transport asymilatów u roślin wyższych. PAN Inst. Dendrologii. Praca habilitacyjna. Kórnik.
- [50] Majorowski M. 1993. Wpływ warunków oświetlenia na współzależność pomiędzy akceptorami i donorami asymilatów u pomidora. Praca doktorska. Katedra Fizjologii Roślin SGGW Warszawa.
- [51] Martin B., Ort D.R. 1985. The recovery of photosynthesis in tomato subsequent to chilling exposure. *Photosynt. Res.* 6: 121–132.

- [52] McWilliam J. R., Kramer P. J., Musser R. L. 1982. Temperature-induced water stress in chilling sensitive plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 9: 343–352.
- [53] Minchin P. E. H., Thorpe M. R., Farrar J. F. 1993. A simple mechanistic model of phloem transport which explains sink priority. *J. Exp. Bot.* 44: 947–955.
- [54] Minchin P. E. H., Thorpe M. R., Farrar J. F. 1994. Short-term control of root: shoot partitioning. *J. Exp. Bot.* 45: 615–622.
- [55] Minchin P. E. H., Farrar J. F., Thorpe M. R. 1994. Partitioning of carbon in split root systems of barley: effect of temperature of the root. *J. Exp. Bot.* 45: 1103–1109.
- [56] Mooney H. A., Winner W. I. E., Pell E. I. J., Chu E. eds. 1991. Response of plants to multiple stresses. Acad. Press.
- [57] Mozafar A., Oertli J. J. 1990. Multiple stress and growth of barley: effect of salinity and temperature shock. *Plant and Soil* 128: 153–160.
- [58] Munns R., Scharp R. E. 1993. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soils of low water potential. *Aust. J. Plant Physiol.* 20: 425–437.
- [59] Niemyska B. 1986. Transport i akumulacja asymilatów w roślinie. *Wiad. Bot.* 30: 163–176.
- [60] Niemyska B., Starck Z. 1988. Effect of GA₃ on photosynthate allocation and invertase activity in radish plants grown on different potassium levels. *Acta Soc. Bot. Pol.* 57: 523–538.
- [61] Ofir M., Gross Y., Bangerth F., Kigel J. 1993. High temperature effects on pod and seed production as related to hormone levels and abscission of reproductive structures in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) *Sci. Hort.* 55: 201–211.
- [62] Pardossi A., Vernieri P., Tognoni F. 1992. Involvement of abscisic acid in regulating water status in *Phaseolus vulgaris* L. during chilling. *Plant Physiol.* 100: 1243–1250.
- [63] Parthier B. 1991. Jasmonates, new regulators of plant growth and development: many facts and few hypotheses on their actions. *Bot. Acta.* 104: 446–454.
- [64] Paul M. J., Driscoli S.P., Lawlor D. W. 1992. Sink-regulation of photosynthesis in relation to temperature in sunflower and rape. *J. Exp. Bot.* 43: 147–153.
- [65] Rychter A. M., Mikulska M. 1990. The relationship between phosphate status and cyanide-resistant respiration in bean roots. *Physiol. Plant.* 79: 663–667.
- [66] Saab I. N., Sharp R. R., Pritchard J., Voetberg G. S. 1990. Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiol.* 93: 1329–1336.
- [67] Sachs M. M., Tuan-Hu A., Ho D. 1986. Alternation of gene expression during environmental stress in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37: 363–376.
- [68] Santoiani C. S., Tognetti J. A., Pontis H. G., Salerno G. L. 1993. Sucrose and fructan metabolism in wheat roots at chilling temperatures. *Physiol. Plant.* 87: 84–88.
- [69] Sharp R. E., Davies W. J. 1979. Solute regulation and growth by roots and shoots of water-stressed maize plants. *Planta* 147: 43–49.
- [70] Sharpe P. J. H., Rykiel E. J. Jr. 1991. Modelling integrated response of plants to multiple stresses. 205–222. In: Response of plants to multiple stresses eds. Mooney H. A., Winner W. E., Pell E. J., Chu E. Acad. Press.
- [71] Shishido Y., Hori Y. 1979. Studies on translocation and distribution of photosynthetic assimilates in tomato plants. *Tohoku J. Agric. Press* 30: 87–94.
- [72] Show A. F., Grange R. J., Ho L. C. 1986. The regulation of source leaf assimilate compartmentation. 391–398. In: Phloem transport. ed. Alan R. Lis Inc.
- [73] Skrabka H. 1992. Roślina a środowisko. Wybrane działy z fizjologii roślin. Sposoby przystosowania się roślin do warunków stresowych. *Wyd. Akad. Rol. Wrocław* nr 374.
- [74] Sonnenwald U., Willmitzer L. 1992. Molecular approaches to sink-source interactions. *Plant Physiol.* 99: 1267–1270.
- [75] Sowiński P., Maleszewski S. 1989. Chilling sensitivity in maize seedlings. I. Growth and functioning of shoots and roots. *Acta Physiol. Plant.* 11: 165–171.

- [76] Sowiński P., Maleszewski S. 1990. Chilling sensitivity in maize seedlings. II. Effect of low temperature on transport of C14-assimilates from leaves to roots. *Acta Physiol. Plant.* 12: 35–40.
- [77] Sowiński P., Skibińska J., Dęmbiński E. Activity of sucrose phosphate synthase in cold treated maize seedlings; in press.
- [78] Spollen W. G., Sharp R. E., Saab I. N., WU Y. 1993. Regulation of cell expansion in roots and shoots at lower water potentials. 37–72. In: Water deficits plant responses from cell to community, eds. Smith J. A. C., Griffiths H. Bios. Sci. Publ.
- [79] Starck Z. 1973. The effect of shading during growth on the subsequent distribution of 14C-assimilates in *Raphanus sativus*. *Bull. de l'Acad. Pol. des Sci. s. Biol.* 21: 309–314.
- [80] Starck Z. 1992. Transport i dystrybucja substancji pokarmowych w roślinach. *Biol. w Szkole.* 45: 171–177.
- [81] Starck Z., Choluj D., Niemyska B. 1993. Fizjologiczne reakcje roślin na niekorzystne czynniki środowiska. Wyd. SGGW.
- [82] Starck Z., Choluj D., Niemyska B. 1994. Source-sink response to chilling stress in tomato plants. *Biol. Plantarum* 36 suppl.: 254.
- [83] Starck Z., Choluj D., Kalaji H. M. Photosynthesis and biomass allocation as response to chilling in tomato plants; in press.
- [84] Starck Z., Choluj D., Niemyska B. 1994. Effect of preceding temperature and subsequent conditions on response of tomato plants to chilling. *Acta Physiol. Plant.* 16: 329–336.
- [85] Starck Z., Cieśla E. 1989. Possible role of growth regulators in adaptation to heat stress affecting partitioning of photosynthates in tomato plants. *Acta Soc. Bot. Pol.* 58: 71–84.
- [86] Starck Z., Ważyńska Z., Kucewicz O. 1993. Comparative effects of heat stress on photosynthesis and chloroplast ultrastructure in tomato plants with source-sink modulate by growth regulators. *Acta Physiol. Plant.* 15: 125–133.
- [87] Starck Z., Witek-Czupryńska B. 1991. Fruit growth as factor controlling photosynthesis and carbon partitioning in tomato plants. *Acta Physiol. Plant.* 13: 105–113.
- [88] Staswick P. E. 1994. Storage proteins of vegetative plant tissues. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 303–322.
- [89] Talanova V. V., Titov A. F. 1994. Endogenous abscisic acid content in cucumber leaves under the influence of unfavourable temperatures and salinity. *J. Exp. Bot.* 45: 1031–1033.
- [90] Turner A. D., Wien H. C. 1994. Dry matter assimilation and partitioning in pepper cultivars differing in susceptibility to stress-induced bud and flower abscission. *Ann. Bot.* 73: 617–622.
- [91] Turner A. D., Wien H. C. 1994. Photosynthesis, dark respiration and bud sugar concentrations in pepper cultivars differing in susceptibility to stress-induced bud abscission. *Ann. Bot.* 73: 623–628.
- [92] Van Bel A. J. E. 1993. Strategies of phloem loading. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 253–281.
- [93] Van Bel A. J. E., Gamalei Y. V. 1992. Ecophysiology of phloem loading in source leaves. *Plant Cell Environ* 15: 265–270.
- [94] Van Der Werf A., Visser A. J., Schieving F., Lambers H. 1993. Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast — and slow-growing species. *Func. Ecology.* 7: 63–74.
- [95] Vernieri P., Pardosi A., Tognoni F. 1989. Chilling-induced water stress in tomato: effect on abscisic acid accumulation. *Adv. Hort Sci.* 3: 78–80.
- [96] Vierling E., Kimpel J. A. 1992. Plant responses to environmental stress. *Current Opinion in Biotechn.* 3: 164–170.
- [97] Voeselek L. A. C. J., Van Der Veen R. 1994. The role of phytohormones in plant stress: too much or to little water. *Acta Bot. Neerl.* 43: 91–127.
- [98] Wallace D. H., Baudoin J. P., Beaver J., Coyne D. P., Halseth D. E., Masaya P. N., Munger H. M., Myers J. R., Silbernagel M., Yourstone K. S., Zobel R. W. 1993. Improving efficiency of breeding for higher crop yield. *Theor. Appl. Genet.* 86: 27–40.
- [99] Wardlaw I. F. 1990. The control of carbon partitioning in plants. *New Phytol.* 116: 341–381.

- [100] Weinstein D. A., Yanai R. D. 1994. Integrating the effects of simultaneous multiple stresses on plants using the simulation model TREGRO. *J. Environ. Qual.* 23: 418–428.
- [101] Wilson J. B. 1988. A review of evidence on the control of shoot: root ratio in relation to models. *Ann. Bot.* 61: 433–449.
- [102] Zhang F. J., Davies W. J. 1990. Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant. Cell Environ.* 13: 271–285.

Response of plants to unfavorable environmental conditions in aspect of source – sink relationships

Summary

Stress conditions affect photosynthetic productivity as well as distribution of photoassimilates. Depending on the kind of stress which may more strongly affect sink growth or the rate of photosynthesis, source — sink relationships are modified according to the general strategy: stressor avoidance or tolerance. The problem of the competition between sinks and their priority under conditions when e.g. photosynthesis or water supply are limiting factors is discussed with attention to the role of hormones.