

MECHANIZMY INTEGRACJI PROCESÓW FOTOSYNTEZY I DYSTRYBUCJI BIOMASY W NIEKORZYSTNYCH WARUNKACH ŚRODOWISKA

Zofia Starck

Katedra Fizjologii Roślin,
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie

Na czym polega integracja procesów fotosyntezy i dystrybucji biomasy w warunkach stresowych

W wyjaśnieniu mechanizmu dystrybucji substancji pokarmowych w zróżnicowanych, często nie korzystnych warunkach środowiska, na szczególną uwagę zasługuje poznanie współzależności pomiędzy procesem fotosyntezy i pojemnością akceptorów [STARCK 1995; SOWIŃSKI 1999]. Większość wyników badań wskazuje na istnienie dwukierunkowej zależności pomiędzy donorami (głównie fotosyntezą liści) i akceptorami, choć czas po którym można stwierdzić tego typu zależności i wielkość zmian badanych procesów mieści się w szerokich granicach. W badaniach przyczyn zróżnicowanego zaopatrzenia poszczególnych organów – akceptorów, przez wiele lat doszukiwano się w tzw. „sile akceptora” (ang. – sink strength), uzależnionej od ich masy i aktywności. Sugerowało to, że roślina składa się z organów konkurujących ze sobą o związki pokarmowe i wodę, bez centralnej regulacji funkcji całego organizmu, warunkującej utrzymanie homeostazy. Termin „siła akceptora” jest więc niejednoznaczny a wielu fizjologów roślin uważa go nawet za mylący. Wynika to jasno z dyskusji – Forum, zorganizowanej przez FARRAR'A [1993] na łamach *Plant Cell Environment*. Tak zwana „siła” dowolnego akceptora zależy bowiem od pojemności pozostałych akceptorów tej samej rośliny, nawet przy jej optymalnym zaopatrzeniu w związki pokarmowe. Tymczasem zaopatrzenie każdego akceptora, zmienne w ontogenezie i w różnych warunkach, jest wynikiem strategii przetrwania osobnika i gatunku. Trudno jest jednak określić jaki organ czy proces w roślinie determinuje proporcje rozmieszczenia biomasy czyli mówiąc językiem ekonomisty: komu ile?

Mechanizmy regulacji i kontroli rozmieszczenia substancji pokarmowych w roślinach do dziś nie są do końca wyjaśnione. Alternatywną koncepcją w stosunku do dominującej roli „siły akceptorów” jest istnienie systemu przekazywania informacji (w postaci sygnałów) na znaczne odległości, integrujących wielkość produkcji fotosyntetycznej (szczególnie bardzo małej w warunkach silnych stresów) z rozmieszczeniem produktów fotosyntezy w całym organizmie. Tego typu sygnalizacja odbywa się na poziomie ponadkomórkowym, umożliwiając koordynację procesów fizjologicznych również w odległych organach – wierzchołek pędu

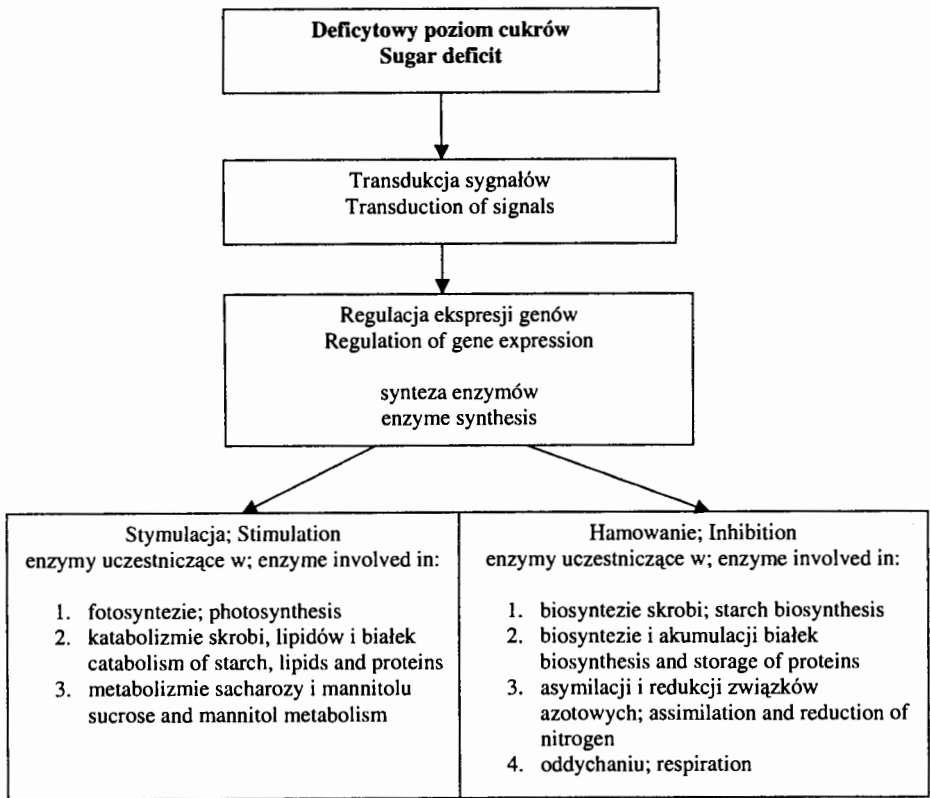
– system korzeniowy [LUCAS, WOLF 1999; CORUZZI, ZHOU 2001; RUIZ-MEDRANO i in. 2001]. Ponieważ roślina jest narażona na ciągle zmieniające się warunki środowiska, precyzyjnie muszą być one rejestrowane. Jest to wynikiem percepcji i transdukcji sygnałów zewnętrznych, warunkujących szybką reakcję rośliny. W tym syndromie reakcji, szczegółowiej opisanym poniżej, uczestniczy fosforylacja białek jako powszechnie obserwowany system transdukcji sygnałów, azot współdziałający z hormonami, głównie cytokininami i etylenem [SAKAKIBARA i in. 1998; ROITSCH, EHNESS 2000] oraz cukry. Azot w postaci mineralnej odgrywa kluczową rolę nie tylko we wzroście, lecz również w ekspresji różnych genów, np. reduktazy azotanowej i genów fotosyntezy [SAKAKIBARA i in. 1998].

Realizacja odebranych sygnałów polega między innymi na regulacji ekspresji genów, skrótowo nazywanych genami fotosyntezy i akceptorów. W konsekwencji stale korygowane są wzory dystrybucji asymilatów, natężenie procesów wzrostu i aktywności poszczególnych organów, stymulując ich intensywność lub powodując osłabienie funkcji: pobierania poszczególnych jonów i wody (rozbudowa systemu korzeniowego) przy jednoczesnym ograniczeniu transpiracji (sygnały przesyłane z korzeni do pędu np. w postaci kwasu abscyzynowego – ABA), regeneracji listowia po ich zniszczeniu przez grad lub patogeny. W wielu przypadkach koszty „naprawy” powodują zwiększenie intensywności oddychania. Intensyfikacja wzrostu jednych organów najczęściej odbywa się kosztem innych. Wskazuje to dobitnie na konieczność oznaczania wielkości zapotrzebowania każdego akceptora na tle innych, z uwzględnieniem możliwości ich zaopatrzenia zarówno w procesie fotosyntezy, jak i w wyniku remobilizacji substancji pokarmowych, okresowo akumulowanych w różnych organach.

Obserwowane w badaniach zmiany natężenia procesów fizjologicznych w niekorzystnych warunkach są zarówno skutkiem zaburzeń spowodowanych stresem jak i wynikiem mechanizmów naprawczych. Skutki stresów i próby integracji procesów w zmienionych warunkach obserwuje się już w chloroplastach. Intensywność fotosyntezy maleje, często z powodu zaburzeń struktury i funkcji fotosystemów, głównie PS II. Ponadto w wielu przypadkach w chloroplastach gromadzi się skrobia, np. w warunkach deficytu fosforu u pomidorów [STARCK i in. 1997], nadmiaru promieniowania UV u grochu [HE i in. 1994], zatopienia systemu korzeniowego słonecznika [WAMPLE, DAVIES 1983]. Wiąże się to z obniżonym eksportem asymilatów z blaszki liściowej. Podobny efekt obserwuje się w warunkach powodujących hamowanie aktywności nośników triozofosforanów, zlokalizowanych w osłonkach chloroplastów lub syntazy fosforanu sacharozy (SPS) – enzymu o kluczowej funkcji w syntezie sacharozy. We wszystkich powyżej przykładowo przytoczonych przypadkach, blaszki liściowe są grubsze; mają mniejszą specyficzną powierzchnię, w skrócie – SLA. W warunkach ocienienia, gdy fotosynteza jest czynnikiem ograniczającym zaopatrzenie akceptorów, eksport z blaszek wzrasta, stają się one cieńsze przy stosunkowo większej powierzchni.

Nagle zmiany wzorów dystrybucji asymilatów w całej roślinie poprzedzone są zmianami metabolizmu, przede wszystkim sacharydów, głównie sacharozy i skrobi. Kluczową rolę w tych przemianach odgrywają czynniki modyfikujące ekspresję genów, warunkujących syntezę enzymów uczestniczących w metabolizmie tej grupy związków [GEIGER i in. 1996]. Różnicowany poziom cukrów, między innymi glukozy, sacharozy i fruktozy jest sygnałem, przekazywanym na ekspresję lub powodujących hamowanie ekspresji genów [GEIGER i in. 2000]; zwiększona zawartość sacharozy hamuje syntezę SPS u buraka, natomiast glukoza zwiększa

syntezę tego enzymu. Synteza skrobi w bulwach ziemniaka jest stymulowana zarówno przez sacharozę jak i glukozę lub fruktozę [QUICK, SCHAFFER 1996]. W roślinach z deficytowym poziomem cukrów (wynik niskiej intensywności fotosyntezy) hamowana jest ekspresja genów, a w konsekwencji – synteza enzymów, warunkujących biosyntezę skrobi i białek oraz pobieranie azotu i redukcja azotanów, natomiast stymulowane są geny fotosyntezy i enzymy katabolizmu skrobi, białek i lipidów (rys. 1) [YU 1999]. W warunkach obfitego zaopatrzenia roślin w cukrowce (wysoka intensywność fotosyntezy), hamowana jest aktywność donorów asymilatów oraz remobilizacji skrobi i białek, a stymulowany jest wzrost korzeni jako akceptorów i innych organów zaopatrywanych w produkty fotosyntezy [KOCH 1996].



Rys. 1. Reakcja komórek roślinnych na deficyt cukrowców

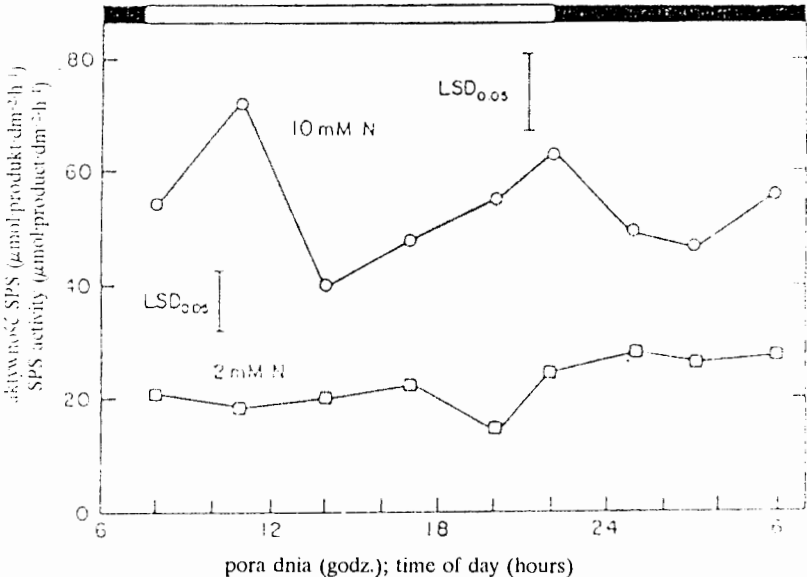
Fig. 1. Response of plant cell on sugar deficit

Najskuteczniejsze wyniki poprawy bilansów donory-akceptory można uzyskać poprzez mechanizmy regulacji ekspresji genów fotosyntezy przy udziale cukrów. W niekorzystnych warunkach środowiska ważną rolę odgrywa trehaloza. Jest to nie redukujący dwucukier, stabilizujący struktury biologiczne, np. w warunkach dehydratacji komórek. Obok proliny, sorbitolu i mannitolu trehalozę zalicza się do osmoprotektantów. Trehaloza i jej pochodne reagują z heksokinazą

włączając się w system sygnalizacji, realizowanym przez cukry. W wyniku takich przemian metabolicznych wzrasta intensywność fotosyntezy i eksportu asymilatów do akceptorów [PAUL i in. 2001].

Mechanizmy kontroli stosunków C : N w warunkach deficytu azotu i/lub ograniczonej fotosyntezy

Powszechnie znany jest fakt zahamowanego wzrostu roślin w warunkach deficytu azotu. Dotyczy to w większym stopniu pędu niż korzeni. Zahamowanie fotosyntezy jest wynikiem nie tylko obniżonej ilości chlorofilu, lecz również enzymów i substancji wchodzących w skład obu fotosystemów. Wzrost zahamowany jest z powodu obniżonej syntezy białek i wielu innych substancji strukturalnych nowo powstających komórek oraz cytokinin. W ostatnim okresie dużą wagę przywiązuje się nie tylko do poziomu zaopatrzenia rośliny w N, lecz również stosunku C : N [PAUL, DRISCOL 1997; CORUZZI, ZHOU 2001]. Deficyt azotu u tytoniu powoduje hamowanie fotosyntezy i wzrostu roślin przy jednoczesnej akumulacji skrobi w liściach [FICHTNER i in. 1993]. W takich warunkach u soi maleje drastycznie eksport produktów fotosyntezy z liści, utrzymując się przez cały dzień na niskim poziomie. Może być to wynikiem wyjątkowo niskiej aktywności enzymu SPS, przy jednoczesnym zaniku powszechnie obserwowanej u tego enzymu rytmiki dobowej (rys. 2) [HUBER i in. 1985].



Rys. 2. Wpływ odżywiania azotowego na dobową rytmikę aktywności SPS w liściach soi [HUBER i in. 1985]

Fig. 2. Diurnal variation in SPS activity in leaves of soybean grown with 2 or 10 mM nitrate [HUBER et al. 1985]

Asymilacja azotu u większości roślin jest uzależniona między innymi od aktywności reduktazy azotanowej (NR). Jest to enzym, którego aktywność jest

regulowana przez odwracalną fosforylację białka. Kinaza białkowa powoduje fosforylację NR, która przy jednoczesnym udziale białka niskomolekularnego 14-3-3 i Mg przechodzi w formę nieaktywną. W aktywacji, wynikającej z defosforylacji, uczestniczy fosfataza, stymulowana na świetle. W ciągu dnia, czyli w okresie intensywnej asymilacji CO₂, zwiększona jest redukcja azotanów i asymilacja N do związków organicznych. Umożliwia to sprawne wykorzystanie azotu w procesie wzrostu. Niska zawartość cukrów, często skorelowana z niską intensywnością fotosyntezy, hamuje ekspresję genu reduktazy azotanowej.

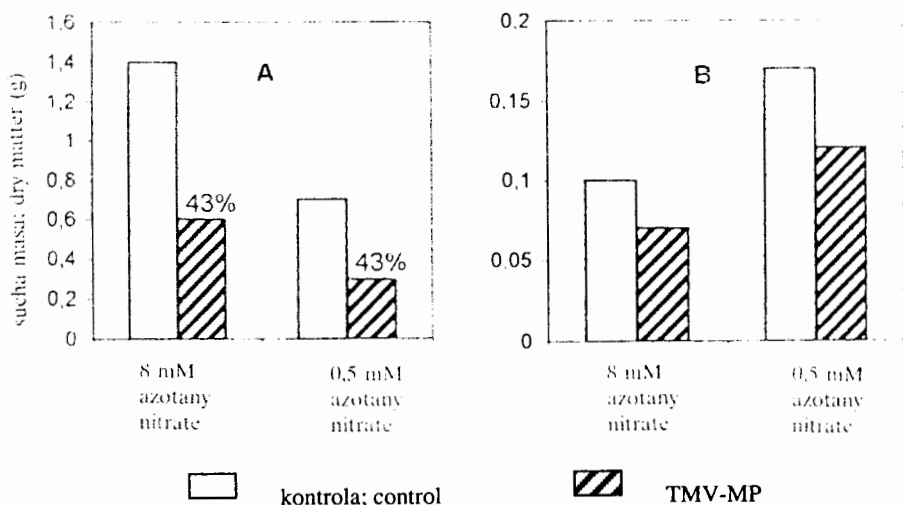
Problem mechanizmu regulacji pobierania NH₄⁺, toksycznego w większych ilościach, wyjaśniły badania ostatnich lat. W zależności od poziomu odżywiania azotem *Arabidopsis thaliana* L. HEYNH. zachodzi ekspresja różnych genów, prowadząc do syntezy nośników jonów amonowych o różnym powinowactwie do tego substratu. W warunkach skrajnego deficytu azotu, syntetyzowany jest nośnik o bardzo wysokim powinowactwie do NH₄⁺. Jego syntezę hamuje wzrastające stężenie jonów amonowych i glutaminy. Przy dużej zawartości N w roślinie, syntetyzowany jest inny nośnik. Ekspresja genu warunkującego jego syntezę jest stymulowana przez światło (a więc pośrednio – przez fotosyntezę i wzrastające stężenie związków węglowych). Podobne zależności wykazano u innych gatunków roślin [VON WIREN i in. 2000 i tam cytowane prace]. Z powyższych badań wynika ścisła zależność pomiędzy pobieraniem azotu w różnych postaciach i jego metabolizmem a fotosyntezą, dostarczającą szkieletów węglowych do różnych syntez w tym – aminokwasów i białek.

Reakcja roślin na multistresy – hierarchiczność sygnałów odbieranych w czasie stresów biotycznych i abiotycznych

W warunkach naturalnych na rośliny działają najczęściej multistresy. Brak opadów (susza) często koreluje z występowaniem wysokich temperatur, powodujących przegrzanie roślin. W przypadku zanieczyszczeń atmosfery toksycznymi substancjami (ozon, SO₂) jednoczesnej suszy następuje zamykanie szparek, obniżając szkodliwość tych stresów. W takich przypadkach pojawia się pytanie, kiedy reakcje roślin na multistresy mają charakter addytywny a kiedy synergistyczny? Szczególnie złożony obraz powstaje w przypadku kumulacji stresów środowiskowych i biotycznych. Reakcja roślin na stresy środowiska jest często modulowana przez infekcje spowodowane patogenami. Inne są bowiem mechanizmy obrony przed organizmami pasożytniczymi, które stają się akceptorami produktów fotosyntezy; bardzo często metabolizm i wzrost, a nawet anatomia rośliny jest w dużym stopniu zdominowana przez organizmy pasożytnicze. Zmiany realizowane są wówczas wbrew naturalnej strategii życiowej. Pojawia się tu nowy problem – hierarchii ważności, czy może aktywności sygnałów wysyłanych przez patogeny i jednocześnie pojawiających się w warunkach stresów abiotycznych, w obu przypadkach zmieniających wzory dystrybucji substancji pokarmowych.

W roślinach zaatakowanych, np. wirusem mozaiki tytoniowej, indukowana jest ekspresja genów, warunkujących syntezę tzw. białek transportowych (movement proteins – MP). Obserwuje się wówczas efekty o charakterze plejotropowym. Pod ich wpływem w zaatakowanym liściu następuje cały szereg zmian, między innymi zwiększenie wymiarów plasmodesm, czyli powiększenie limitu wielkości penetrujących przez plasmodesmy makrocząsteczek (w skrócie – SEL,

ang. – size exclusion limit) z wielkości ok. 800 D do ponad 9 kD [BALACHANDRAN i in. 1997]. W nowszych pracach podawane są nawet znacznie większe liczby, sięgające nawet do 50 kD [OPARKA, CRUZ 2000]. Reakcję roślin tytoniu na obecność białek transportowych (MP) badano w roślinach transgenicznych po wprowadzeniu genu wirusa mozaiki tytoniowej, indukującego syntezę MP. W takich roślinach, w skrócie oznaczonych TMV-MP, stwierdzono cały szereg efektów plejotropowych: zwiększenie SEL, zmiany w metabolizmie liści a co najważniejsze we wzorze dystrybucji asymilatów. Hamowany był transport a w konsekwencji – wzrost korzeni. Drastycznie małał stosunek korzeń : pęd [OLESIŃSKI i in. 1995]. Podobne zmiany, dotyczące zahamowania wzrostu tytoniu i obniżenia stosunku suchej masy korzeń : pęd prezentują w swej pracy BALACHANDRAN i in. [1997]. Rośliny tytoniu z wprowadzonym genem TMV-MP, w warunkach deficytu azotu, poza obniżeniem produkcji biomasy całej rośliny, miały nadal bardzo silnie zahamowany wzrost korzeni (rys. 3A) w jednakowym stopniu u roślin kontrolnych i transgenicznych. Przy deficytowym poziomie azotu stosunek korzeń : pęd był jednak w roślinach kontrolnych istotnie wyższy niż u roślin transgenicznych, z genem TMV-MP, lecz w takich samych proporcjach w obu seriach roślin, różnie odżywionych azotem (rys. 3B). Z tego wynika, że sygnał nadawany w roślinach o deficytowym poziomie azotu był zdominowany przez sygnał wysyłany w roślinach z genem niejako imitującym infekcję wirusową.

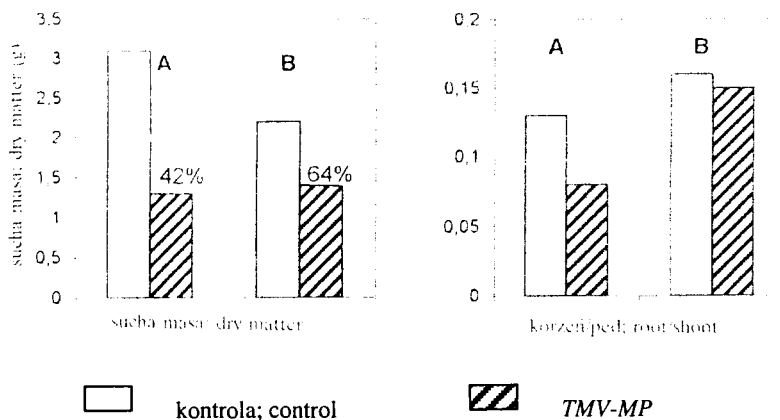


Rys. 3. Wpływ zaopatrzenia tytoniu w azotany na wzrost korzeni (A) i stosunki suchej masy korzeń/pęd (B) w roślinach kontrolnych i u transgenicznego tytoniu z wprowadzonym genem białka transportowego wirusa mozaiki tytoniowej (TMV-MP) [BALACHANDRAM i in. 1997]

Fig. 3. Influence of nitrate supply on growth of roots (A) and dry matter of root/shoot ratio (B) in control and transgenic tobacco plants with gene TMV-MP [BALACHANDRAM et al. 1997]

Innego typu reakcje zaobserwowano w roślinach tytoniu, traktowanych długotrwałą suszą. Deficyt wody obniżył produkcję biomasy zarówno roślin kontrolnych jak i transgenicznych, ale w warunkach suszy wzrost korzeni był nieco mniej

hamowany (rys. 4B). Spowodowało to utrzymanie na niemal jednakowym poziomie stosunku masy korzeni : pęd w warunkach suszy u roślin kontrolnych i w serii TMV-MP (rys. 4B). Z tego wynika, że tym razem sygnał wysyłany w warunkach deficytu wodnego zdominował efekt genu *TMV-MP*, polegający na hamowaniu wzrostu korzeni. Sygnał o niebezpieczeństwie braku wody miał niejako wyższą pozycję w hierarchii dwóch sprzecznych ze sobą sygnałów: hamowania i stymulacji wzrostu korzeni.



A – optymalne stosunki wodne; optimal water conduction
B – stres wodny; water stress

Rys. 4. Wpływ suszy na wzrost korzeni (A i B z lewej strony) i stosunek suchej masy korzeni : pęd (A i B z prawej strony) u tytoniu z optymalnych warunków wodnych i deficytu wody u roślin kontrolnych i transgenicznym z wprowadzonym genem *TMV-MP*

Fig. 4. Influence of water stress on the root growth (A and B left) and dry matter of root/shoot ratio in control or transgenic tobacco plants (A and B right) expressing *TMV-MP*

Obecnie w centrum uwagi biologów jest mechanizm powstawania, transportu i odbioru opisywanych sygnałów. Od lat funkcje tą wiązano z hormonami [JACKSON 1997], transportowanymi zarówno przez floem jak i ksylem. Ostatnie lata dostarczyły dowody występowania w rurek sitowych około 200 różnych białek i bardzo licznych mRNA oraz kompleksów białka-RNA. Są one syntetyzowane w komórkach towarzyszących i transportowane przez plasmodesmy do rurek sitowych. Umożliwia to ich szybki transport we floemie. Zdaniem wielu autorów powyższe substancje stanowią cząsteczki sygnałowe, przekazując informacje do różnych, często oddalonych organów [OPARKA, CRUZ 2000; RUIZ-MEDRANO i in. 2001]. Białka wnikaące do rurek sitowych mają nieco podobne właściwości do MP wirusów; wpływają one na SEL plazmodesm, co umożliwia im wnikaanie do wnętrza rurek sitowych. Powyższe fakty zrodziły nową koncepcję funkcji floemu jako „magistrali informacji”, umożliwiającej przenoszenie sygnałów na duże odległości na ponadkomórkowym poziomie [LUCAS i in. 1996]. Może to być od lat poszukiwany system, wykorzystywany między innymi w integracji procesów produkcji i dystrybucji asymilatów.

W koncepcji integracji procesu transportu floemowego najwięcej niejasności jest w wynikach badań, prezentujących funkcję hormonów. Zdaniem ROTTSCH i

EHNESS [2000], dominującą rolę sygnałną spełniają cytokiny, przy współdziałaniu etylenu i brasinosteroidów. Przypisywana jest też kluczowa rola inwertazie ściany komórkowej, pośrednio determinującej załadunek heksoz do komórek akceptorów. Cukry w akceptorach, oprócz funkcji troficznych, regulują ekspresję genów zarówno fotosyntezy jak i akceptorów oraz geny obrony przed stresami biotycznymi.

Literatura

- BALACHANDRAN S., HULL R.J., MARTINS R.A., VAADIA Y., LUCAS W.J. 1997. *Influence of environmental stress on biomass partitioning in transgenic tobacco plants expressing the movement protein of tobacco mosaic virus*. *Plant Physiol.* 114: 475–481.
- CORUZZI G.M., ZHOU L. 2001. *Carbon and nitrogen sensing and signaling in plants: emerging „matrix effects”*. *Current Opinion in Plant Biology* 4: 247–253.
- FARRAR J.F. 1993. *Sink strength: What is it and how do we measure it? A summary*. *Forum Plant Cell Environ.* 16: 1054–1055.
- FICHTNER K., QUICK W.P., SCHULZE E.D., MOONEY H.A., RODERMEL S.R., BOGORAD L., STITT K. 1993. *Decrease ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase in transgenic tobacco transformed with „antisense” rbcS*. *Planta* 190: 1–9.
- GEIGER D.R., KOCH K.E., SHIEH W.J. 1996. *Effect of environmental factors on whole plant assimilate partitioning and associate gene expression*. *J. Exp. Bot.* 47: 1229–1238.
- GEIGER D.R., SERVAITES J.C., FUCHS M.A. 2000. *Role of starch in carbon translocation and partitioning at the plant level*. *Austr. J. Plant Physiol.* 27: 571–582.
- HE J., HUANG K., WHITECROSS M.I. 1994. *Chloroplast ultrastructure changes in Pisum sativum associated with supplementary ultraviolet (UV-B) radiation*. *Plant Cell Environ.* 17: 771–775.
- HUBER S.C., KERR P.S., RUFTY T.W. 1985. *Diurnal changes in sucrose phosphate synthase activity in leaves*. *Physiol. Plant.* 64: 81–87.
- JACKSON M. 1997. *Hormones from roots as signals for the shoot of stressed plants*. *Trends Plant Sci.* 2: 22–28.
- KOCH K.E. 1996. *Carbohydrate modulated gene expression in plants*. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 509–540.
- LUCAS W.J., BALACHANDRAN S., PARK J., WOLF S. 1996. *Plasmodesmal companion cell-mesophyll communication in the control over carbon metabolism and phloem transport: insight gained from viral movement proteins*. *J. Exp. Bot.* 47: 1119–1128.
- LUCAS W.J., WOLF S. 1999. *Connections between virus movement, macromolecular signaling and assimilate allocation*. *Current Opinion in Plant Biology* 2: 192–197.
- OLESIŃSKI A.A., LUCAS W.J., GALUN E., WOLF S. 1995. *Pleiotropic effects of tobacco-mosaic-virus movement protein on carbon metabolism in transgenic tobacco plants*. *Planta* 197: 118–126.
- OPARKA K.J., CRUZ S.S. 2000. *The great escape: phloem transport and unloading of macromolecules*. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51: 323–47.

- PAUL M.J., DRISCOL S.P. 1997. *Sugar repression of photosynthesis: role of carbohydrate in signalling nitrogen deficiency through source : sink imbalance*. Plant Cell Environ. 20: 110–116.
- PAUL M., PELLNY T., GODDIJN O. 2001. *Enhancing photosynthesis with sugar signals*. Trends in Plant Science 6: 197–200.
- ROITSCH T., EHNESS R. 2000. *Regulation of source/sink relations by cytokinins*. Plant Growth Regulation 32: 359–367.
- RUIZ-MEDRANO R., XOCONOSTLE-CÁZARES B., LUCAS W.J. 2001. *The phloem as a conduit for inter-organ communication*. Current Opinion in Plant Biology. 4: 202–209.
- SAKAKIBARA H., SUZUKI M., TAKEI K., DEJI A., TANIGUCHI M., SUGIYAMA T. 1998. *A response-regulator homologue possibility involved in nitrogen signal transduction mediated by cytokinin in maize*. Plant J. 14: 337–344.
- SOWIŃSKI P. 1999. *Transport of photoassimilates in plants under unfavourable environmental conditions*. Acta Physiol. Plant. 21: 75–85.
- STARCK Z. 1995. *Współzależność pomiędzy fotosyntezą i dystrybucją asymilatów a tolerancją roślin na niekorzystne warunki środowiska*. Post. Nauk Rol. 3: 19–35.
- STARCK Z., BOGDAN J., CHOŁUJ D. 1997. *Effect of phosphorus and potassium supply on tomato plant response to chilling stress*. Crop development for the cool and wet regions of Europe: 49–56.
- QUICK W.P., SCHAFFER A.A. 1996. *Sucrose metabolism in sinks and sources*, in: *Photo-assimilate distribution in plants and crops*. Zamski E., Schaffer A.A. Marcel Dekker (eds.). Inc. New York: 115–156.
- WAMPLE R.L., DAVIES R.W. 1983. *Effect of flooding on starch accumulation in chloroplast of sunflower (Heliathus annuus)*. Plant Physiol. 73: 195–198.
- YU S.M. 1999. *Cellular and genetic responses of plants to sugar starvation*. Plant Physiol. 121: 687–693.
- VON WIREN N., GAZZARRINI S., GOJAN A., FROMMER W.B. 2000. *The molecular physiology of ammonium uptake and retrieval*. Current Opinion in Plant Biology 3: 245–261.

Słowa kluczowe: akceptory i donory, dystrybucja substancji pokarmowych, floem, stresy biotyczne i abiotyczne, sygnały informacyjne

Streszczenie

Wzory dystrybucji substancji pokarmowych i wody w całej roślinie są uzależnione nie tylko od ontogenezy rośliny, lecz również od warunków środowiska, często niekorzystnych. Dlatego optymalne zaopatrzenie poszczególnych akceptorów, np. w produkty fotosyntezy jest zmienne. Preferowany okresowo import do któregoś akceptora, np. korzeni, wynika z konieczności usprawnienia funkcji pobierania wody i/lub składników mineralnych. Ocienienie preferuje zaopatrzenie rozwijających się liści. Takie założenie nie pozwala na ustalenie stałej hierarchii

priorytetów zaopatrzenia akceptorów w asymilaty i występowanie pomiędzy nimi konkurencji. Omówiono hipotezy dotyczące mechanizmów integracji produkcji biomasy i dystrybucji substancji pokarmowych w niekorzystnych warunkach środowiska. Są one oparte na sprawnie działającej percepcji i transdukcji sygnałów, przekazywanych do poszczególnych organów, w postaci białek i mRNA, głównie przez floem, pełniący funkcje „magistrali informacji”. W mechanizmach regulacji dystrybucji, poprzez ekspresję genów, uczestniczą poza hormonami, również cukry i związki azotowe.

INTEGRATION OF BIOMASS PARTITIONING
IN THE WHOLE ORGANISM INCLUDES TOTAL EXPORT
FROM PHOTOSYNTHATE DONORS AND PARTITIONING
OF ASSIMILATES BETWEEN VARIOUS SINKS

Zofia Starck

Department of Plant Physiology,
Warsaw Agricultural University, Warszawa

Key words: sink and source, distribution of substances, phloem, biotic and abiotic stress

Summary

In the case of stress conditions the source-sink balance is altered, because of the demand and utilisation of nutrients as well as photoassimilates in individual sinks may change due to the acclimation to stress conditions, their impairment or both. Reduction of photosynthesis that accompanies N – deficiency seems to depend even more crucially on the C : N status of leaves than on the carbohydrate status alone. The mechanism controlling C : N ratio is very precise. The expression of one of the transporter gene of NH_4^+ uptake, increases during the light period but only under conditions of N sufficient supply. In consequence it is connected with sugar import to the roots. Uptake and assimilation of NO_3^- depend on nitrate reductase activity, are also regulated by light and in consequence – by photosynthesis.

Virus infection, as biotic stress, creating simultaneously a new sink, affects assimilate distribution in the whole plant. The tobacco mosaic virus alters the carbohydrate metabolism in leaves and dry matter partitioning between various plant organs. Transport to the lower region of stem and roots is significantly reduced. Under natural conditions, plants are affected by multistresses, in many cases abiotic and biotic. The imposition of water stress activates a signal transduction, that can override the influence of TMV-MP on the resource partitioning to the roots. The opposite response was observed in the N- deficit plants. It indicates on non-stable hierarchical position of the TMV-MP – associated signal, relatively higher than from nutrient stress in contrast to water deficiency.

Recently it is assumed that there is a constant exchange of message between source and sink through the phloem, called „information superhighway”. Long distance signal molecules in the sieve elements could be a hormone,

protein, or mRNA, signaling to the donors and sieve elements about the sinks supply. Some informations are also presented on the role of cytokinin with other hormones and extracellular invertase as well as hexose transporters in the regulation of source-sink interaction.

Prof. dr hab. Zofia **Starck**
Katedra Fizjologii Roślin
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego
ul. Rakowiecka 26/30
02-528 WARSZAWA