

ZOFIA STARCK

NIEKTÓRE ASPEKTY FIZJOLOGII PLONOWANIA ROŚLIN

W związku z nasilającym się problemem wyżywienia, zainteresowania zarówno biologów, jak i rolników coraz bardziej skupiają się wokół procesów determinujących plonowanie roślin — tu głównie fotosyntezy. W miarę postępu badań stwierdzono, że wielkość plonu zależy nie tylko od produkcji biomasy, lecz również od tzw. „struktury plonu”, czyli od jej rozmieszczenia i kumulacji w poszczególnych organach. Zatem podstawą fizjologii plonowania jest poznanie istoty współdziałania trzech procesów: fotosyntezy, przemieszczania i akumulacji substancji organicznych.

Hipotezę określającą wzajemny związek pomiędzy zawartością cukrów i fotosyntezą po raz pierwszy sformułował Boussingault (1868 cyt. wg Neals'a 1968). „akumulacja asymilatów w oświetlonym liściu może warunkować redukcję fotosyntezy netto w tym liściu”. Hipotezę powyższą dyskutuje szczegółowo Neals w świetle nowszych badań. Miały one na celu bliższe określenie, czy istotnie poziom cukrowców w liściach, w sposób zasadniczy, wpływa na przebieg fotosyntezy.

Spadek intensywności fotosyntezy obserwowano po wprowadzeniu do liści egzogennie cukrów, np. w doświadczeniach prowadzonych z trzcina cukrową (Hartt, 1963). Podobne wyniki uzyskano po usunięciu bulw ziemniaczanych, co również było spowodowane gromadzeniem cukrowców w liściach po usunięciu głównego akceptora (Burt, 1964, Nösberger, Humphries 1965). W przypadku ocieniania roślin, któremu towarzyszył spadek zawartości cukrów w liściach, po powrocie do naturalnych warunków oświetlenia obserwowano ponowny wzrost intensywności fotosyntezy.

Zjawisko zahamowania asymilacji CO_2 w wyniku nagromadzenia cukrowców (głównie skrobi) w odciętych od rośliny i zakorzenionych liściach fasoli opisuje Humphries (1963).

Duże nagromadzenie ziarn skrobi w chloroplastach, zdaniem Wildmana (1967), powoduje pewnego rodzaju deformację chloroplastów na skutek nadmiernego rozsuwania poszczególnych gran. W tym przypadku efektywność procesu absorpcji światła, a w konsekwencji również fotosyntezy — maleje.

O ujemnym wpływie wysokiej zawartości cukrów na przebieg fotosyntezy wnioskuje również Wilson (1966) na podstawie obserwacji, że

rośliny z klimatu arktycznego mają bardzo dużą zawartość cukrów w liściach, a charakteryzują się stosunkowo niską intensywnością asymilacji netto (NAR) (ang. net assimilation rate).

Powyższej hipotezie, postulującej prostą zależność pomiędzy zawartością cukrów w liściach a intensywnością fotosyntezy, zaprzeczają jednak wyniki badań prowadzonych na wyciętych z blaszek liściowych krążkach, w których w ciągu kilku godzin obserwowano stały przyrost masy (np. Batros i in. 1960), mimo całkowitego wyeliminowania transportu asymilatów.

Natr (1969) w szczegółowych badaniach przeprowadzonych na wycinkach z liści jęczmienia stwierdził, że istotnie duże nagromadzenie asymilatów obniża intensywność fotosyntezy w liściach młodych, nie stwierdził natomiast takich zależności w liściach starych. Również z doświadczeń Waldron'a (1967) wynika brak prostej zależności pomiędzy intensywnością fotosyntezy w wycinkach liści trzciny cukrowej a poziomem cukrów w ich tkankach — krążki (umieszczone w 0,4 M sacharozie, glukozie, mannitolu lub w wodzie, w ciągu całego doświadczenia, trwającego 22 godziny, asymilowały CO₂ prawie z jednakowym natężeniem. Wydaje się więc, że poziom cukrowców w tkankach, mimo że niejednokrotnie modyfikuje natężenie fotosyntezy, nie jest jedynym czynnikiem kontrolującym przebieg tego procesu.

Dużą rolę może tu odgrywać również rozmieszczenie cukrowców w komórce w zależności od tego, czy i w jakiej postaci gromadzą się one w chloroplastach, w cytoplazmie lub też w wakuoli.

O wzajemnych współzależnościach procesów: fotosynteza \rightleftharpoons przemieszczanie świadczą liczne badania, w których w warunkach doświadczalnych różnicowano aktywność akceptorów, co częściowo przedstawiono w pracy przeglądowej Wardlow'a (1968).

W liściach pelargonii odciętych od rośliny oraz w świeżo ściętych sadzonkach mięty obserwowano spadek eksportu asymilatów z blaszek liściowych, po czym następowało bardzo silne zahamowanie fotosyntezy, której intensywność wzrastała dopiero po wytworzeniu korzeni (Starck i in. 1962).

Humphries (1963, 1967) umieszczając korzenie, wytwarzane na odciętych liściach fasoli, w pożywce o różnej temperaturze stwierdził na podstawie pomiarów przyrostu suchej masy, że zróżnicowana intensywność wzrostu korzeni (akceptorów) wywierała wpływ na intensywność transportu asymilatów z blaszki (czyli donora), co w konsekwencji wpływało na intensywność asymilacji netto. Burt (1966) obniżając lokalnie temperaturę bulw ziemniaka do 7—13°C obserwował po kilku dniach takiego oddziaływania spadek intensywności asymilacji netto (NAR) prawie o 40%.

Wyniki powyższe nie wyjaśniają jednak przyczyn obserwowanego spadku NAR. Na podstawie prowadzonych badań z burakiem cukrowym wyciąbnięto wniosek, że przy zahamowaniu wzrostu akceptora, nie fotosynteza przebiega z mniejszym natężeniem tylko wzrasta intensywność oddychania, co w końcowym efekcie obniża NAR (Das Gupta, 1968 wg Milthrope i Moorby'a, (1969). Na to wskazują pośrednio również doświadczenia Webb'a i Gorhama (1965), w których obniżenie temperatury ogonka liściowego do 2—5°C pozostawało bez wpływu na intensywność fotosyntezy.

Odmianą grupę badań stanowią doświadczenia, w których odcinano lub w inny sposób eliminowano poszczególne akceptory, po czym śledzono przebieg fotosyntezy. I tu również uzyskiwano niejednakowe wyniki. Np. kukurydza, której uniemożliwiono zapylenie kwiatów, charakteryzowała się niezmienną intensywnością fotosyntezy pozornej (mierzonej za pomocą analizatora gazowego) w porównaniu z roślinami kontrolnymi, wykształcającymi normalne kolby (Verduin, Loomis, 1944, cyt. wg Neals'a, 1968). Z badań Allisona i Watsona (1966) wynika, że brak ziarniaków u kukurydzy nie wpłynął na NAR, mierzonej w ciągu całego miesiąca. Moss (1962) natomiast, prowadząc również pomiar fotosyntezy za pomocą analizatora gazów, stwierdził, że kukurydza nie wytwarzająca ziarniaków charakteryzowała się 2-krotnie mniejszą intensywnością fotosyntezy. Po odcięciu kłosa u pszenicy, King i in. (1967) już po dobie stwierdzili znaczny spadek intensywności fotosyntezy liścia flagowego (pomiar prowadzono również za pomocą analizatora gazów), czego nie zaobserwował Lupton (1968). Z badań Bireckiej i in. (1969) wynika, że odcięcie kłosa pszenicy i owsa, 10 dni przed pomiarem fotosyntezy, modyfikowało ten proces w rozmaity sposób, powodując w niektórych liściach nawet znaczny wzrost intensywności fotosyntezy.

Nösberger i Thorne (1965) zmniejszając wielkość kłosa u jęczmienia, poprzez usuwanie połowy kwiatów, nie zaobserwowali zmian w intensywności asymilacji netto, której miarą był przyrost suchej masy. Fotosynteza liścia flagowego, po zredukowaniu wielkości kłosa, była początkowo nieco mniejsza, a następnie nieco większa w porównaniu z roślinami kontrolnymi. Zmniejszenie wielkości akceptora wywarło natomiast bardziej wyraźny wpływ na dystrybucję asymilatów.

Odcięcie części kłosa pszenicy (Wardlow, 1965) zmieniało również charakter rozmieszczenia asymilatów, które w tak potraktowanych roślinach w większym stopniu przemieszczały się do korzeni.

Usunięcie bulw u ziemniaka (Nösberger, Humphries, 1965) lub owoców u jabłoni (Maggs, 1963, cyt. za Neals'em, 1968) obniżało NAR. Kazarian i in. (1965) wykazali, że liście, znajdujące się w pobliżu owocu

charakteryzowały się większą intensywnością fotosyntezy od tych, które były umieszczone na pędach lub drzewach nie owocujących.

Na istnienie współzależności pomiędzy procesem fotosyntezy i przemieszczania asymilatów rzucają też pewne światło doświadczenia prowadzone przez Thorne (1965), Khana i Sagara (1969b) oraz badania, w których modyfikowano donor (liście) lub akceptor, poprzez dokonywanie szczepień buraka cukrowego na szpinaku i odwrotnie (Thorne i Evans, 1964) lub też pomidora na ziemniaku i ziemniaka na pomidorze (Khan, Sagar, 1969a). Jeśli jako podkładkę zastosowano gatunek z aktywniejszym akceptorem (korzeń buraka cukrowego lub korzeń ziemniaka z bulwami), obserwowano wzrost intensywności fotosyntezy liści drugiego gatunku, zastosowanego jako zraz.

Jako dowód na istnienie współzależności pomiędzy fotosyntezą a przemieszczeniem można przytoczyć również badania Hofstra i Nelson'a (1969), w których wykazali oni dodatnią korelację pomiędzy procesem fotosyntezy a transportem asymilatów u kilku gatunków roślin uprawnych. Pośredni dowód stanowi też obserwowana w doświadczeniach Humphriesa (1967) zależność pomiędzy ciężarem korzeni, wytworzonych na odciętych od rośliny liściach i intensywnością fotosyntezy netto. Dalszy dowód na wpływ aktywności akceptora na fotosyntezę dostarczają doświadczenia Nosbergera i Humphries'a (1965). W ziemniaku w okresie inicjacji bulw i gromadzenia w nich skrobi obserwowano bardzo wyraźny wzrost NAR oraz eksportu asymilatów z liści (Moorby, 1968).

Z badań Głazewskiego (1969) prowadzonych na grochu odżywianym azotem w postaci mineralnej lub żyjącym w symbiozie z bakteriami brodawkowymi wynika, że aktywność i produktywność fotosyntezy, w bliżej nie wyjaśniony jeszcze sposób, są prawdopodobnie uzależnione od aktywności akceptorów asymilatów.

Usuwanie akceptorów, poza wpływem na fotosyntezę i wielkość eksportu asymilatów z liści, przejawiało się również w zmianie ich dystrybucji w roślinach. Świadczą o tym doświadczenia Nösbergera i in. (1965), w których odcięcie bulw ziemniaka powodowało wzrost akumulacji suchej masy w łodydze i w innych organach wegetatywnych. Podobnie zwiększone nagromadzenie asymilatów w łodygach młodych siewek słonecznika i łubinu, spowodowane odcięciem korzeni, obserwowano w krótkotrwałych doświadczeniach, prowadzonych z radioaktywnym węglem (Starck, 1964b). Odcięcie korzeni u młodych siewek fasoli obniżyło wielkość eksportu asymilatów z blaszek (Starck 1964a) być może wskutek tego, że młode siewki nie posiadały w badanym okresie rozwoju innych, aktywnych akceptorów asymilatów. Wierzchołek wzrostu wraz z rozwijającym się liściem posiadał co prawda dużą aktywność

jako akceptor (w przeliczeniu na jednostkę masy), jednak jego zapotrzebowanie na asymilaty było niewielkie ze względu na stosunkowo małą masę.

Poza pośrednim lub być może bezpośrednim wpływem aktywności akceptorów na przebieg procesu fotosyntezy, realizowanym najprawdopodobniej poprzez regulację transportu asymilatów, liczne fakty wskazują na odwrotny wpływ: fotosyntezy na transport jej produktów.

Zbadanie tego typu zależności jest dość trudne ze względu na obserwowany bezpośredni wpływ światła na proces przemieszczania. W ostatnich latach przeprowadzono szereg doświadczeń, w których wykazano, że światło bierze udział w transporcie. Stwierdziła to w 1965 r. Hartt i wprowadziła nawet termin fototranslokacja. W ostatnim okresie zauważono, że wpływ światła na proces transportu asymilatów lub nawet egzogennie wprowadzonych cukrów, wiąże się z asymilacją CO_2 (Habeshow, 1969, Plaut, 1969). W atmosferze pozbawionej dwutlenku węgla, mimo działania światła, przemieszczanie było zahamowane podobnie jak to obserwowano w ciemności lub po zastosowaniu inhibitora fotosyntezy — DCMU (3,4-dwuchlorofenylo-N, N-dwumetylomocznik). Być może rola światła sprowadza się tu do jego udziału w przebiegu fotosyntetycznej fosforylacji, w wyniku której powstaje ATP. Z badań Kursanowa i jego współpracowników (1963, 1968) jak również z innych prac wynika bowiem, że ATP bierze udział w procesie aktywnego transportu asymilatów z komórek miękiszowych do tkanek przewodzących.

W badaniach Filipowej i Zalewskiego (1969) przenikanie cukrów przez membrany chloroplastów izolowanych z liści grochu uzależnione było również od obecności światła.

Z drugiej jednak strony obserwowano również wzmożony transport asymilatów np. do korzeni, gdy roślina przebywała przez kilka godzin w ciemności (Nelson, Gorham, 1957, Starck, 1969), co najprawdopodobniej było wynikiem obniżenia poziomu cukrowców w tkankach korzeni w okresie zaciemnienia rośliny, a w konsekwencji mogło prowadzić do wzrostu aktywności akceptorów (w tym przypadku korzeni).

W celu zbadania wpływu intensywności fotosyntezy na transport asymilatów i aktywność akceptorów, modyfikowano również ilość donorów (liści) na drodze częściowej lub całkowitej defoliacji (Birecka, Dakić-Włodkowska, 1963, Maggs, 1964, Marshall, Sagar, 1968, Puckridge, 1968, Sweet i Wareing, 1966, Wareing i in., 1968), zaciemniania lub zaciemniania liści (Asana i in., 1969, Ford, Thorne, 1967, Hartt, 1964, Kudrjawcew, 1964, Shiroya i in., 1966, Szangina, 1965). W większości wymienionych badań stwierdzono, że przy zmniejszonej powierzchni asymilacyjnej lub osłabionej fotosyntezie jako skutek zmniejszonego natężenia światła (ociemnienie części rośliny) pozostałe, nieociemnione liście wykazują zwiększoną

intensywność fotosyntezy. Zjawisko to nazwano kompensacją i wskazuje ono, że w naturalnych warunkach liście nie asymilują z maksymalnie możliwą wydajnością. Przy zmniejszeniu donorów asymilatów, bez zmian aktywności akceptorów, zwiększa się zapotrzebowanie na produkty fotosyntezy, zwiększa się konkurencja o związki pokarmowe. Powoduje to z kolei wzrost intensywności fotosyntezy oraz zmianę dystrybucji asymilatów. Tego typu współzależność organów „producentów” i „konsumentów” przypomina układy regulowane przez „sprzężenie zwrotne” (feed back), w których szybkość zużycia asymilatów reguluje ich syntezę i odwrotnie — natężenie fotosyntezy wpływa na transport asymilatów.

Istnienie powyżej opisanej kompensacji chroni rośliny przed skutkami fluktuacji niekorzystnych warunków oraz przed różnego typu skutkami uszkodzeń. Odmiany roślin uprawnych, charakteryzujące się dużą zdolnością rekompensacji funkcji brakujących lub uszkodzonych organów, głównie liści, odznaczają się na ogół większą stabilnością plonu.

Ograniczenie fotosyntezy, poprzez ocienienie liści, odbija się w różnym stopniu na wzroście poszczególnych organów. U drzew (*Acer*, *Quercus*) obserwowano bardzo wyraźne zahamowanie wzrostu korzeni już po 12 godzinach ocienienia liści (Wassink, 1957). Podobnie w doświadczeniach Shiroya i in. (1962), Nelsona (1964), Buttrose (1968), Forda i Thorn'a (1967), Khana i Sagar'a (1969a) oraz Starck (1969) niekorzystne warunki asymilacji CO_2 w największym stopniu ograniczały transport asymilatów do korzeni oraz ich wzrost. U pszenicy roślin ocienionych (Wardlow, 1970), podobnie jak i u fasoli (Starck, 1969), obserwowano obniżenie transportu ^{14}C -asymilatów do korzeni i zwiększony transport — do górnej części pędu. Z doświadczeń Wardłowa (1970) wynika, że ocienienie pszenicy (do 17,5% naturalnego oświetlenia) zastosowane w ciągu 10 dni wpłynęło bardzo niekorzystnie na przyrost masy kłosa, szczególnie w przypadku, gdy deficyt światła przypadał na okres następujący bezpośrednio po kwitnieniu. Ocienienie pszenicy w ciągu dwóch tygodni w późniejszym okresie spowodowało zahamowanie wzrostu ziarniaków, w znacznie mniejszym stopniu niż pozostałych organów (Asana, 1969), najprawdopodobniej na skutek remobilizacji substancji organicznych, nagromadzonych przejściowo w źdźble.

Z powyższych przykładów wynika, że nie można rozpatrywać współzależności pomiędzy „typowymi akceptorami” (ziarniaki, bulwy) i donorami (liśćmi) bez omówienia roli pozostałych organów, pełniących funkcję przejściowych akceptorów substancji organicznych. Zarówno u zbóż (Birecka i in., 1963, 1964, Birecka, Skiba, 1968, Wardlow, Porter, 1967) jak u topinamburu (Incall, Neales, 1970), grochu (Brouwer, 1962), ziemniaków (Moorby, 1970) asymilaty gromadzą się okresowo w źdźble lub w łodydze, a pod koniec wegetacji transportowane są do organów,

akumulujących substancje pokarmowe. W okresie, gdy następuje remobilizacja produktów fotosyntezy, łodyga staje się niejako donorem związków organicznych. Wykorzystanie asymilatów przejściowo zakumulowanych w łodydze przy jednoczesnym starzeniu się liści, a w związku z tym — przy spadku intensywności ich fotosyntezy wyjaśnia, jak może np. odbywać się stały przyrost masy bulw ziemniaczanych w końcowym okresie ich wegetacji (Moorby, 1970). W końcowym okresie życia zbóż źdźbło odgrywa bardzo ważną rolę jako donator asymilatów, gdyż w końcowym okresie napełniania ziarniaków, NAR liści jest już bardzo mała. Dlatego też plonowanie poszczególnych odmian pszenic może w pewnym stopniu zależeć od możliwości akumulacji związków organicznych w źdźbło (czyli od pojemności źdźbła jako akceptora). Takie przypuszczenie potwierdzają badania Evansa i Dunston'a (1970) prowadzone w aspekcie ewolucyjnym na szeregu formach pszenic dzikich i uprawnych, z których wynika, że spadek suchej masy źdźbła pod koniec wegetacji jest większy u odmian pszenic uprawnych, produkujących większą masę ziarna, w porównaniu z pszenicami dziko rosnącymi. U tych ostatnich obserwowano również wcześniejszy spadek intensywności fotosyntezy liścia flagowego, który u odmian pszenic uprawnych zwiększał intensywność fotosyntezy w okresie szybkiego wzrostu ziarniaków.

W kukurydzy, rosnącej w naturalnych warunkach, asymilaty nagromadzone w łodydze nie są uruchamiane pod koniec wegetacji lub też tylko w małym stopniu (Allison i Watson, 1966). Remobilizacja zapasów ze źdźbła kukurydzy obserwowana jednak była w przypadku traktowania roślin przez dłuższy okres czasu ciemnością. Przyrost ziarniaków odbywał się wówczas głównie kosztem spadku suchej masy organów wegetatywnych, a szczególnie źdźbła.

O współzależności organów akceptorów i donatorów oraz procesów w nich zachodzących, jak widać, decyduje nie tylko prosta zależność, wynikająca z poziomu cukrowców lub innych związków organicznych. Zmiany w zawartości tych związków mogą być raczej skutkiem naruszenia równowagi w ich dystrybucji, która z kolei może być kierowana przez fitohormony. Na możliwość takiej roli regulatorów wzrostu i rozwoju wskazują bardzo liczne badania.

Zauważono np., że aktywność akceptorów wielokrotnie wzrastała po traktowaniu roślin hormonami (np. IAA, cytokininami lub giberelinami). Badania tego typu zapoczątkowały klasyczne doświadczenia Nitcha (1950), w których usuwanie niełuppek rzekomego owocu truskawki powodowało zahamowanie jego wzrostu, efekt ten był niwelowany, jeśli miejsca po niełupkach posmarowano lanolinową pastą z IAA.

Długotrwałe traktowanie organów odpowiednimi dawkami fitohormonów przyspiesza ich wzrost, co zwiększa ich aktywność jako akceptorów,

a w konsekwencji — eksport asymilatów z liści, co stwierdzono np. u pomidora (Khan, Sagar, 1969a). W wielu jednak badaniach wpływ fitohormonów na przemieszczanie asymilatów (Günning i in., 1963, Hew i in., 1967, Jakuszkina i in., 1956, Seth i Wareing, 1967, Weaver, 1969) lub egzogennie wprowadzonych cukrów (Bootuh i in., 1962, Leep, Peel, 1970), bądź też ^{32}P (Günning i in., 1963, Davies, Wareing, 1965, Müller, Leopold, 1966 a i b, Nakota, Leopold, 1967, Seth, Wareing, 1967) obserwowano już po stosunkowo krótkim czasie, w ciągu którego wzrost akceptorów nie mógł być aż tak istotnie zwiększony, aby to odbiło się już na intensywności transportu. Niekiedy w tego typu doświadczeniach stosowano dawki, które nawet hamują wzrost (Sebanek, 1967). Stąd wyłania się możliwość bardziej bezpośredniego wpływu hormonów wzrostu na przemieszczanie asymilatów.

Antoszewski i Lis (1968) wysunęli przypuszczenie, że fitohormony mogą stanowić pewnego rodzaju chemiczną regulację importu asymilatów do owoców. Transport substancji wzrostowych z rzekomego owocu do rośliny macierzystej stwierdzili oni w doświadczeniach prowadzonych z truskawką, natomiast Grochowska (1969) obserwowała transport regulatorów wzrostu i rozwoju z młodych owoców jabłoni.

Na możliwość bezpośredniego udziału fitohormonów w procesie transportu pewne światło rzucają krótkotrwałe doświadczenia Leep'a i Peela (1970), z których wynika, że zarówno IAA, jak i kinetyna przyspieszają transport egzogennie wprowadzonej ^{14}C -sacharozy, w odciętych od rośliny fragmentach łyka wierzby. Ponadto stwierdzono wpływ IAA na fotosyntezę (Alvim, 1960, Humphries, 1964, Turner, Bidwell, 1965). Z pracy Wareing'a (1968) wynika, że zwiększenie intensywności fotosyntezy, po usunięciu części liści u fasoli i kukurydzy, uwarunkowane jest wzrostem aktywności karboksylazy RuDP. Po częściowej defoliacji w liściach malała konkurencja o związki mineralne oraz o fitohormony, głównie cytokininy, produkowane w korzeniach (Kułajewa, 1962, Sitton i in., 1967), a być może i gibereliny. Hormony te, jak wynika z nowszych badań, regulują syntezę białek enzymatycznych m. in. karboksylazy RuDP. Dlatego też w badaniach Wareinga (1968) opryskiwanie kukurydzy kinetyną lub GA_3 powodowało wyraźny wzrost intensywności fotosyntezy.

Trehorne i Stoddort (1968) kontynuując badania Wareinga, lecz na koniecznie, stwierdzili wyraźną korelację pomiędzy aktywnością karboksylazy RuDP i zawartością giberelin w liściach. Potwierdza to po raz pierwszy w sposób bardziej bezpośredni związek pomiędzy fizjologiczną funkcją hormonów a intensywnością fotosyntezy, regulowaną na poziomie molekularnym.

Wydaje się, że dalsze poszukiwania związków przyczynowych współdziałania poszczególnych organów na poziomie molekularnym przyczy-

nią się do wyjaśnienia istoty współzależności procesów zachodzących w różnych organach.

Rola substancji wzrostowych w procesie transportu może też wynikać z ich wpływu na proces starzenia liści i organów akceptorów. Z artykułu przeglądowego Thrower (1967) oraz pracy Weeb'a i Gorhama (1964) wynika, że liść zaczyna być donorem asymilatów dopiero po osiągnięciu w przybliżeniu połowy swych końcowych wymiarów. Wraz z wiekiem liści zarówno transport, jak i intensywność fotosyntezy, a nieco w mniejszym stopniu oddychania maleją. Proces starzenia się liści można jednak opóźnić poprzez traktowanie ich np. kinetyną. Wykazali to w swych doświadczeniach Kułajewa (1962), Mothes z współpracownikami (1959, 1960, 1961), Wareing i Seth (1967). W liściach opryskiwanych kinetyną opóźniony był spadek zawartości chlorofilu i kwasów nukleinowych, towarzyszący procesowi starzenia się liści. Starzenie się liści udało się opóźnić również w przypadku usuwania strąków fasoli, co wynikało przypuszczalnie z osłabienia konkurencji o cytokininy pomiędzy liśćmi i owocami (Wareing, Seth, 1967).

Opóźnienie starzenia się liści zbóż obserwowano też przy zastosowaniu dużych dawek nawozów azotowych w stosunkowo późnym okresie wzrostu roślin (Birecka, Dakić-Włodkowska, 1966, Birecka, 1967, Wojcieszka, 1969). Powodowało to zwiększenie intensywności fotosyntezy liści, przy jednoczesnym niewielkim wzroście plonu ziarna. Z przytoczonych obserwacji wynika brak prostej zależności pomiędzy intensywnością fotosyntezy a wielkością kumulacji biomasy w ziarnie. Należy przypuszczać, że w przypadku „odmładzania” roślin stosunkowo większa ilość asymilatów zostaje zużyta jako substrat oddechowy, co powoduje zmniejszenie NAR nawet w przypadku zwiększonej fotosyntezy.

Opóźnienie starzenia się liści obserwowano również wielokrotnie po dekapitacji roślin. Taki efekt obserwował Gej (1970) w dolnych liściach roślin gorzycy i gryki w kilka dni po ich dekapitacji. Wydaje się, że w podobny sposób można wyjaśnić opisywany poprzednio wzrost intensywności fotosyntezy liści różnych pięter po odcięciu kłosa pszenicy i owsa, dokonanego na kilka dni przed pomiarem fotosyntezy (Birecka i in., 1969).

Z powyższego przeglądu przykładowo zacytowanych prac, rzucających pewne światło na współzależność fotosyntezy, przemieszczania i akumulacji asymilatów, wynika, że od przeszło 100 lat prowadzi się badania nad tym zagadnieniem, obecnie mamy już bardzo wiele przykładów świadczących o istnieniu takich współzależności, mało jednak wiemy na czym polega ich istota. Procesy te są kontrolowane niewątpliwie przez szereg czynników endogennych, między innymi przez bilans

cukrowców (i innych związków organicznych), uzależniony od wielkości ich syntezy i zużycia zarówno w procesach wzrostowych, w procesie oddychania, jak i w kumulacji masy w różnych organach zapasowych.

Wiele faktów wskazuje, że liście w warunkach naturalnych nie asymilują CO_2 z maksymalnie możliwą wydajnością. Stąd istnieje możliwość, np. w warunkach intensywniejszego wzrostu organów heterotroficznych, zwiększenia produktywności fotosyntezy roślin uprawnych.

Dotychczas nie mamy co prawda uniwersalnych i zawsze owocnych metod, zastosowanie których pozwoliłoby na bardziej efektywne wykorzystanie produktów fotosyntezy, poprzez zwiększenie ich transportu do organów będących celem uprawy.

Blizsze poznanie „klucza dystrybucji” może w przyszłości przyczynić się jednak do bardziej owocnej ingerencji człowieka w fizjologię plonowania.

LITERATURA

1. Allison J. C., Watson D. J.: 1966, *Ann. Bot.* 30, 365—381.
2. Alvim P. T.: 1960, *Plant Physiol.* 35, 285—288.
3. Antoszewski R., Lis E.: 1968, *Bull. Acad. Sci. ser. Sci. biol.*, 16, 443—446.
4. Asana R. D., et al.: 1969, *Physiol. Plant.* 22, 916—924.
5. Batros J., et al.: 1960, *Biol. Plant.* 2, 201—215.
6. Birecka H., Dakić-Włodkowska L.: 1963, *Acta Soc. Bot. Pol.* 32, 631—650.
7. Birecka H., et al.: 1964, *ibid.* 33, 601—618.
8. Birecka H., Dakić-Włodkowska L.: 1966, *ibid.* 35, 637—662.
9. Birecka H., et al.: 1967, *ibid.* 36, 387—409.
10. Birecka H., Skiba T.: 1968, *Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol.* 16, 595—601.
11. Birecka H., et al.: 1969, *ibid.* 17, 257—263.
12. Booth A., et al.: 1962, *Nature*, 194, 204—205.
13. Brouwer R.: 1962, *Netherlands J., Agr. Sci.* 10, 361—376.
14. Burt R. L.: 1964, *Austr. J. Biol. Sci.* 17, 867—877.
15. Burt R. L.: 1966, *Austr. J. Biol. Sci.* 19, 711—714.
16. Buttrose M. S.: 1968, *Ann. Bot.* 32, 753—765.
17. Davies C. R., Wareing P. F.: 1965, *Planta* 65, 139—156.
18. Evans L. T., Dunstone R. L.: 1970, *Austr. J. Biol. Sci.* 23, 725—741.
19. Filippova L. A., Zalenskij O. V.: 1969, *Photosynthetica* 3, 104—111.
20. Ford M. A., Thorne G. N.: 1967, *Ann. Bot.* 31, 629—644.
21. Gej B.: 1970, *Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol.* 18, 585—589.
22. Głazewski S.: 1969, *Dynamika niektórych procesów fizjologicznych u grochu żyjącego w symbiozie z *Rhizobium* i korzystającego z azotu mineralnego.* Praca doktorska.
23. Grochowska M.: 1969, *Rola regulatorów wzrostu w kwitnieniu oraz ich udział w niektórych procesach wzrostowych jabłoni, Skierniewice, Inst. Sadown.*
24. Günning B. E., Barkley W. K.: 1963, *Nature* 199, 262—265.
25. Habeshaw D.: 1969, *J. Exp. Bot.* 20, 64—71.

26. Hartt C. E.: 1963, *Naturwissenschaften* 50, 666—667.
27. Hartt C. E.: 1964, *Plant. Physiol.* 39, 15—22.
28. Hartt C. E.: 1965, *ibid.* 40, 718—724.
29. Hew C. S.: 1967, *Am. J. Bot.* 54, 252—256.
30. Hofstra G., Nelson C. D.: *Planta* 1969, 88, 103—112.
31. Humphries E. C.: 1963, *Ann. Bot.* 27, 175—183.
32. Humphries E. C., et al.: 1964, *ibid.* 28, 391—400.
33. Humphries E. C.: 1967, *ibid.* 31, 59—69.
34. Incall L. D., Neals T. F.: 1970, *J. Exp. Bot.* 21, 469—476.
35. Jakuszkina N. I., i in.: 1956, *Fizj. Rast.* 3, 423—430.
36. Kazarian V. O. i in.: 1965, *ibid.* 12, 313—319.
37. Khan A. A., Sagar G. R.: 1969a, *Ann. Bot.* 33, 753—762.
38. Khan A. A., Sagar G. R.: 1969b, *ibid.* 33, 763—779.
39. King R. W. et al.: 1967, *Planta*, 77, 261—276.
40. Kudrjawcew W. A.: 1964, *Fizj. rast.* 11, 409—416.
41. Kułajewa O. N.: 1962, *ibid.* 9, 229—239.
42. Kursanow A. L.: 1963, *Adran. Botan. Res.* I, 209—278. Acad. Press.
43. Kursanow A. L.: 1968, *Internat. Symp. Stofftransport und Stoffverteilung in Zellen hoherer Pflanzen*, Akad. Verlag, Berlin 63—80.
44. Lepp N. W., Peel A. J.: 1970, *Planta* 90, 230—235.
45. Lupton F. G. H.: 1968, *Ann. Appl. Biol.* 61, 109—119.
46. Maggs D. H.: 1963, *J. Hort. Sci.* 38, 119—128.
47. Maggs D. H.: 1964, *J. Exp. Bot.* 15, 574—583.
48. Marshall C., Sagar G. R.: 1968, *Ann. Bot.* 32, 715—719.
49. Milthorpe F. L., Moorby J.: 1969, *Am. Rev. Plant. Physiol.* vol. 20, 117—138.
50. Moorby J.: 1968, *Ann. Bot.* 32, 57—68.
51. Moorby J.: 1970, *Ann. Bot.* 34, 297—308.
52. Moss D. N.: 1962, *Crop Sci.* 2, 366—367.
53. Mothes K., Engelbrecht L., Kulajewa O.: 1959, *Flora*, 147, 445—469.
54. Mothes K.: 1960, *Naturwissenschaften*, 15, 337—350.
55. Mothes K. et al.: 1961, *Physiol. Plant.* 14, 72—75.
56. Müller K., Leopold A. C.: 1966a, *Planta* 68, 167—185.
57. Müller K., Leopold A. C.: 1966b, *ibid.* 68, 186—205.
58. Nakota G., Leopold A. L.: 1967, *Ann. J. Bot.* 54, 769—772.
59. Natr L.: 1969, *Photosynthetica* 3, 120—126.
60. Neales T. F., Incall L. D.: 1968, *Bot. Rev.* 34, 107—125.
61. Nelson C. D.: 1964, *Formation of wood in forest trees*, Ac. Press, 243—257.
62. Nelson C. D., Gorham P. R.: 1957, *Can. J. Bot.* 35, 339—349.
63. Nitsch J. P.: 1950, *Am. J. Bot.* 37, 211—215.
64. Nösberger J., Humphries E. C.: 1965, *Ann. Bot.* 29, 579—588.
65. Nösberger J., Thorne G. N.: 1965, *Ann. Bot.* 29, 635—644.
66. Plaut Z., Reinhold L.: 1969, *Austr. J. Biol. Sci.* 22, 1105—1111.
67. Puckridge D. W.: 1968, *Austr. J. Agric. Res.* 19, 711—719.
68. Sebanek J.: 1967, *Planta* 75, 283—285.
69. Seth A. K., Wareing P. F.: 1967, *J. Exp. Bot.* 18, 65—77.
70. Shiroya T. et al.: 1962, *Can. J. Bot.* 40, 1125—1135.
71. Shiroya T. et al.: 1966, *Ann. Bot.* 30, 81—91.
72. Sitton D. et al.: 1967, *Planta*, 296—300.

73. Starck Z. et al.: 1962, Abstr. of Sc. Meeting Can. Soc. Plant Phys. 34.
74. Starck Z.: 1964a, Acta Soc. Bot. Pol. 33, 427—449.
75. Starck Z.: 1964b, *ibid.* 33, 759—771.
76. Starck Z.: 1969, *ibid.* 38, 583—600.
77. Sweet G. B., Wareing P. F.: 1966, Nature 210, 77—79.
78. Szangina Z. I.: 1965, Fizj. rast. 12, 1039—1044.
79. Thorne G. N.: 1965, Ann. Bot. 29, 317—329.
80. Thorne G. N., Evans A. F.: 1964, Ann. Bot. 28, 499—508.
81. Thrower S. L.: 1967, Aspects of the biology of ageing, Symp. Soc. Expt. Biol. 21, Cambridge Univ. Press, 483—506.
82. Treharne K. J., Stoddort J. L.: 1968, Nature, 220, 457—458.
83. Turner W. B., Bidwell R. G.: 1965, Plant Physiol. 40, 446—451.
84. Waldron J. C., et al.: 1967, Austr. J. Biol. Sci. 20, 1043—1052.
85. Wardlaw I. F.: 1965, *ibid.* 18, 269—281.
86. Wardlaw I. F.: 1968, Bot. Rev. 34, 79—105.
87. Wardlaw I. F.: 1970, Austr. J. Biol. Sci. 23, 765—774.
88. Wardlaw I. F., Porter H. K.: 1967, *ibid.* 20, 309—318.
89. Wareing P. F., et al.: 1968, Nature 220, 453—457.
90. Wareing P. F., Seth A. K.: 1967, Aspects of the biology of ageing, Cambridge Univ. Press, 543—558.
91. Wassink E. C.: 1957, Control of plant environment, Butter Worth's Sc. Publ. 36—57.
92. Weaver et al.: 1969, Plant Physiol. 44, 183—188.
93. Webb J. A., Gorham P. R.: 1964, Can. J. Bot. 43, 97—103.
94. Webb J. A., Gorham P. R.: 1965, *ibid.* 43, 1009—1020.
95. Wildman S. G.: 1967, „Biochem. of Chloroplasts” ed. Goodwin Ac. Press, New York, vol. 2, 295—319.
96. Wilson J. W.: 1966, Ann. Bot. 30, 383—402.
97. Wojcieszka U.: 1969, Badania nad dynamiką niektórych procesów fizjologicznych w późnych fazach rozwoju żyta ozimego. Praca doktorska.