

Rola regulatorów wzrostu w procesie starzenia się ciętych liści roślin ozdobnych

Ewa Skutnik, Julita Rabiza-Świder, Aleksandra Łukaszewska
Katedra Roślin Ozdobnych, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego
ul. Nowoursynowska 166, 02-787 Warszawa
e-mail: skutnik@alpha.sggw.waw.pl

Słowa kluczowe: starzenie, trwałość, zieleń cięta, hormony roślinne, chlorofil, białka, cukry

Zieleń cięta jako niezbędny element kompozycji kwiatowych powinna pozostać tak samo długo dekoracyjna jak kwiaty z nią skomponowane, ale zwykle to cięte liście, pędy i gałęziaki, czyli tzw. zielone elementy bukietów, więdną pierwsze. Terminem zieleń cięta określane są powszechnie te gatunki roślin, które służą jako zielony dodatek, wypełnienie lub tło w kompozycjach kwiatowych z żywych, ciętych kwiatów.

Poprawę dekoracyjności i trwałości uzyskuje się przez zastosowanie różnych związków chemicznych w postaci pożywek lub roztworów do kondycjonowania bądź opryskiwania materiału ciętego. W literaturze nie ma szczegółowych opracowań dotyczących składu pożywek dla poszczególnych gatunków, dlatego ustala się go na podstawie wyników badań laboratoryjnych procesów zachodzących w starzejących się liściach i pędach.

Proces starzenia się jest końcową fazą ontogenezy, w której inicjowane są nieodwracalne zmiany prowadzące do dezorganizacji, stopniowej degradacji komórek i śmierci organu lub organizmu [26]. Na tym etapie dominują reakcje kataboliczne zachodzące wskutek uaktywnienia się enzymów hydrolitycznych i są one przyspieszane szczególnie przez warunki stresowe wynikające z odcięcia od rośliny matecznej i prowadzące do zakłóceń w gospodarce wodnej [15].

Zielone elementy bukietów, w zależności od gatunku i odmiany, starzeją się w różnym czasie i w odmienny sposób. Utrata dekoracyjności polega przede wszystkim na przedwczesnym żółknięciu i opadaniu liści czy gałęziaków [3] oraz więdnieniu i zasychaniu, szczególnie szybko następującym np. u adiantum klinowatego

(*Adiantum tenerum* SWARTZ.) [27]. Załamywanie liści występuje często u roślin o długich blaszkach, np. u zwartnicy (*Hippeastrum × hybridum* hort.), a zwijanie blaszki liściowej można zaobserwować zwykle jednocześnie z zasychaniem, np. u funkii babkolistej (*Hosta plantaginea* ASCHERS.) czy miodunki pstrej (*Pulmonaria saccharata* MILL.) [28].

Zmiana barwy liścia zaczyna się najczęściej od brzegów lub fragmentów blaszki znajdujących się dalej od nerwu głównego, po czym stopniowo obejmuje całą powierzchnię. Najdłużej zachowują zielony kolor fragmenty liścia w najbliższym sąsiedztwie głównych wiązek przewodzących [25].

Trwałość pozbiorcza jest przede wszystkim cechą gatunkową, a nawet odmianową, uwarunkowaną genetycznie [6]. Należy zatem pamiętać, że każda roślina ma inne wymagania, inaczej też przebiega proces starzenia się kwiatów, a inaczej liści [27].

Naturalne starzenie roślin odbywa się pod kontrolą hormonów i jest ściśle związane z zakłóceniami w gospodarce wodnej. Na proces starzenia się mają wpływ zarówno hormony, które ten proces przyspieszają, np. etylen i kwas abscysynowy, jak i te, które go opóźniają – cytokininy i gibereliny [17].

Etylen jest hormonem, który odgrywa ważną rolę w mechanizmie kontroli wzrostu i rozwoju roślin. Zwiększone wydzielanie etylenu towarzyszy m.in. procesowi starzenia się liści i istnieją przypuszczenia, iż uruchamia on łańcuch zmian metabolicznych w liściu, polegających przede wszystkim na hydrolitycznej degradacji makroskładników komórkowych i barwników asymilacyjnych oraz zakłóceniu funkcjonowania systemu membranowego, będącego podstawą przedziałowości wewnątrzkomórkowej.

W przeciwieństwie do auksyn i innych fitohormonów, etylen stanowi istotny składnik środowiska. Tak więc rośliny są pod wpływem oddziaływania zarówno etylenu endogennego, jak i zawartego w atmosferze. Wpływ etylenu na procesy fizjologiczne w roślinach zależy nie tylko od stężenia, ale również od wrażliwości tkanek, która zmienia się w czasie rozwoju organów roślinnych [24].

Etylen przyspiesza starzenie się kwiatów, co może objawiać się w różny sposób, np. zwijaniem się płatków, opadaniem pąków, całych kwiatów czy liści, zasychaniem okwiatu i działek kielicha, przebarwianiem się elementów kwiatu [20]. Etylen przyspiesza także starzenie się i opadanie liści [10]. Skutnik [28] wykazała, że obecność egzogennej etylenu miała negatywny wpływ na trwałość ciętych pędów dzwonka irlandzkiego (*Molucella laevis* LINN.) lub liści piwonii lekarskiej (*Paeonia officinalis* LINN.) i funkii babkolistej (tab. 1). Po przebadaniu 93 gatunków należących do 23 rodzin Woltering i Van Doorn [34] oraz Nowak i Rudnicki [23] stwierdzili, że można wyróżnić dwie grupy roślin, odmiennie reagujących na etylen. Wrażliwe na ten gaz są: goździk, storczyki, wilczomlec, lilie, narcyzy i irysy, a do mało wrażliwych należy zaliczyć – anturium, nerinę, gerberę, dalie i szparag pierzasty (*Asparagus plumosus* BAKER.). Także pędy szparaga Sprengera (*Asparagus densiflorus* 'Sprengeri' REGEL.) okazały się mało wrażliwe na działanie etylenu [22].

Tabela 1. Wpływ egzogenego etylenu (72 godziny) na trwałość liści wybranych gatunków roślin [28]

Gatunek	Trwałość [dni]		NIR _{0,05}
	kontrola – bez etylenu	etylen – 0,7 mg · dm ⁻³	
<i>Molucella laevis</i>	12,4	11,4	0,91
<i>Paeonia officinalis</i> L.	36,0	33,6	1,94
<i>Hosta plantaginea</i> ASCHERS.	13,7	9,9	1,38

Traktowanie roślin kwasem abscysynowym (ABA) z reguły przyspiesza więdnienie i wywołuje typowe objawy starzenia się, jak: spadek poziomu białek, wzrost aktywności rybonukleazy, zmiany zabarwienia [8, 10].

U róż początek starzenia zbiega się ze wzmożoną biosyntezą ABA, co jednocześnie skorelowane jest ze starzeniem się rośliny. W płatkach róż w trakcie rozwoju i przekwitania kwiatu odnotowuje się wzrost poziomu endogenego ABA [19, 12].

Stwierdzono korelację między zawartością endogenego ABA w płatkach róż w momencie zbioru a trwałością kwiatów bez względu na to, czy różnice trwałości miały charakter genetyczny czy były następstwem zróżnicowanych warunków uprawy. Kwiaty zawierające więcej ABA w momencie cięcia szybciej traciły dekoracyjność, wcześniej zaobserwowano też u nich objawy starzenia [16].

Szybsze więdnienie ciętych kwiatów w porównaniu z pozostawionymi na roślinie często spowodowane jest przez stres wodny, który inicjuje syntezę ABA [12]. Istnieją rozbieżne wyniki dotyczące ilości endogenego ABA zawartego w starzejących się liściach. Ponieważ w tych organach dochodzi niejednokrotnie do przynajmniej częściowego zablokowania transportu wody, zmiany w zawartości kwasu abscysynowego mogą być związane z tymi zjawiskami [10]. Działanie ABA w procesie starzenia się liści jest przeciwstawne do cytokinin i giberelin. Stężenie naturalnych cytokinin i giberelin maleje w liściu w miarę postępującego starzenia [10].

Traktowanie liści cytokininami i giberelinami przeciwdziała starzeniu się całych liści na roślinie [10], jak również liści odciętych i krążków wyciętych z liści [7]. Opóźnianie procesu starzenia przez cytokininy polega na hamowaniu rozkładu białek oraz chlorofilu i, jak stwierdzono, jest szczególnie widoczne u liści lub ich fragmentów odciętych od rośliny matecznej. Przypuszcza się także, że miejsce, na które naniesie się cytokininę, staje się aktywne metabolicznie. Tam właśnie kierowany jest „transport” asymilatów i związków biologicznie czynnych [25].

Cytokininy, zwiększając syntezę RNA i białek, zapobiegają jednocześnie destrukcji chlorofilu, chloroplastów i innych składników komórkowych w liściu, przez co hamują proces starzenia [10]. Kinetyna zwiększa włączanie prekursorów, takich jak ¹⁴C-adenina lub ¹⁴C-cytydyna, we wszystkie frakcje RNA. W syntezie białka uczestniczy RNA komórki, przez co pośrednio wpływa na syntezę białka [32]. W odciętych od rośliny matecznej liściach rzepienia włoskiego (*Xanthium strumarium* L.) cytokinina aktywuje

włączanie się leucyny do białek i kwasu orotowego do RNA oraz opóźnia starzenie się przez podtrzymywanie syntezy kwasów nukleinowych i białek [18].

Cytokininy zwiększają również zawartość innych substancji wzrostowych, np. poliamin w liściach. Poliaminy z kolei wpływają na zwiększenie się wewnątrzkomórkowego stężenia wapnia, co wiedzie do uruchomienia szeregu reakcji metabolicznych przeciwdziałających procesom destrukcji i starzenia również w chloroplastach i mitochondriach [10]. Istnieją także doniesienia, że poliaminy opóźniają procesy charakterystyczne dla starzenia się liści, jak degradacja białek, chlorofilu, wzrost aktywności RNA-azy [31].

Uważa się, że cytokininy hamują zmiany degradacyjne w błonach cytoplazmatycznych, obniżają aktywność lipoksygenazy w starzejących się tkankach, zmniejszając nadutlenianie lipidów w membranach, gdyż wykazują właściwości akceptorów wolnych rodników [13].

Wpływ egzogennych cytokinin jest wyraźniejszy, gdy aplikuje się je organom izolowanym, a więc pozbawionym dopływu naturalnych cytokinin z systemu korzeniowego [25]. Zjawisko to wykorzystuje się w doświadczeniach nad opóźnianiem żółknięcia zieleni ciętej. Podanie jednej z cytokinin – benzyloadeniny (BA) w formie moczenia ($1 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$) lub 24-godzinnego kondycjonowania ($0,1 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$) przedłuża pozbiorną trwałość ciętych liści funkcji babkolistnej (*Hosta plantaginea* ASCHERS.) [29]. Stwierdzono, że dokarmianie roślin po ścięciu endogennymi cytokinami może kompensować straty spowodowane odcięciem pędu od ich źródła. Podawanie ciętym kwiatom cytokinin opóźnia spadek suchej masy płatków, obniża intensywność oddychania, ogranicza następstwa stresu wodnego, opóźnia wystąpienie autokatalitycznej fazy produkcji etylenu i zmniejsza wrażliwość kwiatów na egzogeny etylen [19, 16].

Gibereliny stanowią liczną grupę hormonów wpływających przede wszystkim na wydłużanie pędu [25], a także na inne kluczowe procesy w regulacji wzrostu i rozwoju roślin, zaczynając od kiełkowania nasion i wzrostu wydłużeniowego hypokotyła, poprzez indukcję kwitnienia, rozrost liści, a kończąc na rozwoju kwiatów i dojrzewaniu owoców [11]. Kwas giberelinowy, zastosowany na młode kwiaty goździka czy róży, opóźnia proces starzenia się. Gibereliny zapobiegają żółknięciu liści lilii [23] i alstremerii [9], zwiększają trwałość liści i barwnych przykwiatków poinsecji [16], przedłużają żywotność liści nasturcji większej (*Tropaeolum majus* L.) [1] oraz przeciwdziałają starzeniu się ciętych liści cantedeskiej etiopskiej (*Zantedeschia aethiopica* SPRENG.) [30]. Piskornik [25] stwierdza, że gibereliny wywierają hamujący wpływ na procesy starzenia się liści u nasturcji, mniszka lekarskiego i szczawiu.

U wielu gatunków roślin zaznacza się synergistyczny wpływ cytokinin i auksyn lub cytokinin i giberelin, bądź wszystkich trzech fitohormonów, przejawiający się hamowaniem procesu starzenia [25].

Pierwszą widoczną oznaką starzenia się liści jest żółknięcie na skutek rozkładu chlorofilu [4, 5, 21], co ujawnia obecność innych barwników liści, szczególnie ksant-

tofilii i karotenoidów [32]. Towarzyszą temu uszkodzenia struktury błon tylakoidowych chloroplastów, stopniowo maleje intensywność fotosyntezy [2, 4, 14] oraz zmniejsza się w stromie chloroplastu aktywność karboksylazy/oksygenazy rybulozobisfosforanowej [10].

W doświadczeniach własnych [28] przeprowadzonych na liściach *Zantedeschia aethiopica* i *Hosta plantaginea* odnotowano stopniowy spadek zawartości chlorofilu od momentu odcięcia liści od rośliny matecznej. Wykazano także istotny wpływ zastosowanych substancji na stopień degradacji tego barwnika (tab. 2 i 3).

Tabela 2. Wpływ pożywki oraz regulatorów wzrostu (zastosowanych w formie kondycjonowania i moczenia) na zmiany zawartości chlorofilu a+b w ciętych liściach *Zantedeschia aethiopica* [28]. Zawartość początkowa chlorofilu a + b wynosiła 33,94 mg · g⁻¹s.m.

Traktowanie [mmol · dm ⁻³]	Zawartość chlorofilu a + b [mg · g ⁻¹ s.m.] po x dniach					\bar{x} NIR _{0,01} = = 0,77
	1	9	14	28	37	
H ₂ O	27,06	18,47	17,70	12,26	6,88	16,47
8HQC + 2%S	24,07	10,25	5,74	2,28	2,14	8,90
BA 0,1; 24h → H ₂ O	24,31	16,40	9,50	3,44	2,48	11,23
GA ₃ 0,25; 24h → H ₂ O	30,91	26,79	23,31	17,67	13,53	22,44
BA 1; moczone → H ₂ O	29,16	23,52	18,72	11,20	5,89	17,70
GA ₃ 1; moczone → H ₂ O	33,91	27,52	26,40	23,24	16,25	25,46
x NIR _{0,01} = 0,55	28,24	20,49	16,90	11,68	7,86	

$$\text{NIR}_{0,01} (A/B) = 1,73$$

Tabela 3. Wpływ pożywki oraz regulatorów wzrostu (zastosowanych w formie kondycjonowania i moczenia) na zmiany zawartości chlorofilu a + b w ciętych liściach *Hosta plantaginea* [28]. Zawartość początkowa chlorofilu a + b wynosiła 12,98 mg · g⁻¹ s.m.

Traktowanie [mmol · dm ⁻³]	Zawartość chlorofilu a + b [mg · g ⁻¹ s.m.] po x dniach:			\bar{x} NIR _{0,01} = = 0,39
	3	11	17	
H ₂ O	12,69	8,79	3,55	8,34
8HQC + 2%S	11,50	5,10	2,47	6,36
BA 0,1; 24h → H ₂ O	12,64	12,10	12,21	12,32
BA 0,1; 24h → 8HQC+2%S	11,02	10,49	10,13	10,55
GA ₃ 0,25; 24h → H ₂ O	12,54	10,76	9,95	11,08
GA ₃ 0,25; 24h → 8HQC+2%S	12,22	11,44	10,17	11,28
x NIR _{0,01} = 0,22	12,10	9,78	8,08	

$$\text{NIR}_{0,01} (A/B) = 0,68$$

W ciętych liściach *Zantedeschia aethiopica* degradacja chlorofilu najwolniej przebiegała w liściach moczonych w $1 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ kwasie giberelinowym (GA_3). W 37. dniu doświadczenia zawartość chlorofilu a + b w tej kombinacji zmniejszyła się o około 52%, podczas gdy w kontroli (woda destylowana) o 80% w stosunku do wartości początkowej. Równie wolno, co w kombinacji z gibereliną zaaplikowaną w formie moczenia, spadek zawartości zielonego barwnika następował w liściach kondycjonowanych przez 24 godziny w roztworze GA_3 ($0,25 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$). Wartość ta w ostatnim terminie spadła o 60% w stosunku do zawartości wyjściowej. Najszybciej degradacja chlorofilu nastąpiła w liściach cantedeskiej wstawionych do pożywki standardowej (8HQC + 2% S-8-hydroksychinolina + 2% sacharoza). W 14. dniu doświadczenia zawartość chlorofilu wyniosła w nich tylko 17%, a w 37. dniu doświadczenia 6,3% w porównaniu z wartością początkową, mierzoną w liściach zaraz po ścięciu (tab. 2). Także w ciętych liściach *Hosta plantaginea* najszybciej degradacja chlorofilu nastąpiła w liściach wstawionych do roztworu 8HQC + 2% S. W 17. dniu doświadczenia zawartość tego barwnika spadła o 80% w stosunku do wartości początkowej. Również w liściach funkcji przetrzymywanych w wodzie odnotowano znaczny spadek zawartości chlorofilu a + b. Już po 11 dniach nastąpiła degradacja tego barwnika o około 30% w stosunku do zawartości bezpośrednio po ścięciu, a w 17 dniu spadek wyniósł 70% stanu wyjściowego. Zupełnie inna sytuacja występowała u liści kondycjonowanych przez 24 godziny w benzyloadenie (BA) ($0,1 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$). Przez cały okres prowadzenia badań zawartość tego barwnika w blaszkach *Hosta plantaginea* utrzymywała się na zbliżonym poziomie (tab. 3).

Inne wczesne, towarzyszące procesowi starzenia zmiany to degeneracja retikulum endoplazmatycznego i stopniowy zanik rybosomów [32]. Rozkład rybosomalnego RNA jest katalizowany przez rybonukleazę aktywną w starych liściach [10].

Mitochondria utrzymują swoją strukturę podczas wczesnych faz procesu starzenia się, jednakże w późniejszym okresie również się degenerują [32], czego wyrazem jest destrukcja grzebieni mitochondrialnych oraz rozrywanie i zanik błony zewnętrznej mitochondriów. Skutkiem tego jest zmniejszenie intensywności fosforylacji fotosyntetycznej w chloroplastach, zmniejsza się więc wytwarzanie ATP. W efekcie dochodzi do rozerwania tonoplastu i błony jądrowej, co prowadzi do nieodwracalnych zmian w strukturze cyto- i karioplazmy [10].

Zmianom w ultrastrukturze komórek starzejącego się liścia towarzyszą przemiany w składzie chemicznym i przebiegu reakcji biochemicznych. W miarę starzenia się liścia zmniejsza się stopniowo w komórkach zawartość białek [10, 32]. Rozkład białka następuje wyjątkowo szybko po odcięciu liścia – na przykład w liściach jęczmienia stwierdzić to można już po 6 godzinach. W odciętych liściach rozkład białka prowadzi do nagromadzenia się aminokwasów i amidów, gdyż nie mogą one być przemieszczane do innych części rośliny, jakkolwiek możliwa jest ich kumulacja w dolnej części ogonka liściowego. Tak więc proces starzenia się może zachodzić w liściach odciętych lub w dyskach wyciętych z liści nawet przy wysokim poziomie

aminokwasów w tkankach, dlatego zmniejszona synteza białka nie może być przypisywana brakowi aminokwasów. Z drugiej strony zaś odłączone od roślin liście wykazują zmniejszoną zdolność syntezy białka, na co wskazuje obniżona zdolność włączania ^{14}C -leucyny w białko. W istocie dyski wycięte z liści, które pozostawiono w ciemności przez kilka dni, tracą tę zdolność całkowicie. Niewątpliwie wydaje się więc, że spadek zawartości białka zaobserwowany w odciętych liściach wynika ze zmniejszonej ich zdolności do syntezy tego komponentu [32].

Tabela 4. Zmiany poziomu białek rozpuszczalnych w ciętych liściach *Zantedeschia aethiopica* [28]. Zawartość początkowa białka wynosiła $66 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ s.m.}$

Traktowanie [mmol · dm ⁻³]	Zawartość białka [mg · g ⁻¹ s.m.] po x dniach:			\bar{x} NIR _{0,01} = 1,50
	6	18	33	
H ₂ O	41,0	47,0	28,7	38,9
BA 1; moczone → H ₂ O	49,0	40,0	31,0	40,0
BA 0,1; 24h → H ₂ O	55,7	36,0	31,0	40,9
GA ₃ 1; moczone → H ₂ O	59,3	44,7	35,3	46,3
GA ₃ 0,25; 24h → H ₂ O	67,0	54,0	50,7	57,2
x NIR _{0,01} = 1,26	54,4	44,3	35,3	

$$\text{NIR}_{0,01} (\text{A/B}) = 3,00$$

W badaniach własnych [28] odnotowano istotny spadek zawartości białka w trakcie starzenia ciętych liści *Zantedeschia aethiopica* i *Hosta plantaginea*. W blaszkach liściowych *Zantedeschia aethiopica* po 6. dniach od ścięcia wyniósł on średnio 18% dla wszystkich kombinacji, a w ciętych liściach *Hosta plantaginea* już po 3. dniach 13%. W przeprowadzonych doświadczeniach [28] wykazano ponadto istotny wpływ zastosowanych substancji na zawartość białek rozpuszczalnych w ciętych liściach obu gatunków (tab. 4 i 5). Najbardziej intensywna proteoliza wystąpiła w blaszkach *Zantedeschia aethiopica* wstawionych do wody destylowanej (spadek zawartości białek o prawie 78%), natomiast kondycjonowanie GA₃ (0,25 mmol · dm⁻³) zapobiegło temu procesowi, w ostatnim terminie utrzymując zawartość tego składnika na bardzo wysokim poziomie – 77% zawartości początkowej (tab. 4). Benzyloadenina, która nie hamowała procesu proteolizy w ciętych liściach *Zantedeschia aethiopica*, istotnie wpłynęła na poziom zawartości białka w ciętych liściach *Hosta plantaginea*. Zawartość białek rozpuszczalnych w 17. dniu doświadczenia była tylko 25% niższa od stanu wyjściowego i ponad 2-krotnie wyższa od kontroli w tym terminie (tab. 5).

Starzeniu się liści towarzyszy wyraźne zmniejszanie się ich suchej masy. Tłumaczy się to odprowadzaniem jonów oraz pewnych związków organicznych [25], a zwłaszcza węglowodanów [15]. Proces ten charakteryzuje również wzrost intensywności oddychania. Na pulę związków stanowiących substrat oddechowy składają

Tabela 5. Zmiany poziomu białek rozpuszczalnych w ciętych liściach *Hosta plantaginea* [28]. Zawartość początkowa białka wynosiła 116,01 mg · g⁻¹ s.m.

Traktowanie [mmol · dm ⁻³]	Zawartość białka [mg · g ⁻¹ s.m.] po x dniach:			\bar{x} NIR _{0,01} = 2,51
	3	11	17	
H ₂ O	111,1	54,3	39,2	68,2
BA 0,1; 24h → H ₂ O	92,2	86,9	87,8	89,0
x NIR _{0,01} = 3,69	101,7	70,6	63,5	

NIR_{0,01} (A/B) = 5,22.

Tabela 6. Wpływ pożywki oraz regulatorów wzrostu (zastosowanych w formie kondycjonowania) na zmiany zawartości sacharozy w ciętych liściach *Hosta plantaginea* [28]. Zawartość sacharozy bezpośrednio po ścięciu wynosiła 32,3 mg · g⁻¹ s.m.

Traktowanie [mmol · dm ⁻³]	Zawartość sacharozy [mg · g ⁻¹ s.m.] po x dniach:		\bar{x} NIR _{0,05} = 11,15
	11	18	
H ₂ O	48,0	50,7	49,3
8HQC + 2%S	39,3	66,3	52,8
BA 0,1; 24h → H ₂ O	44,3	46,7	45,5
GA ₃ 0,25; 24h → H ₂ O	61,7	62,0	61,8
x NIR _{0,05} = 5,72	48,3	56,4	

NIR_{0,05} (A/B) = 19,31

Tabela 7. Wpływ pożywki oraz regulatorów wzrostu (zastosowanych w formie kondycjonowania) na zmiany zawartości cukrów redukujących w ciętych liściach *Hosta plantaginea* [28]. Zawartość cukrów redukujących bezpośrednio po ścięciu wynosiła 54 mg · g⁻¹ s.m.

Traktowanie [mmol · dm ⁻³]	Zawartość cukrów redukujących [mg · g ⁻¹ s.m.] po x dniach:		\bar{x} NIR _{0,01} = 3,16
	11	18	
H ₂ O	56,0	28,0	42,0
8HQC + 2%S	27,3	28,0	27,6
BA 0,1; 24h → H ₂ O	63,7	73,0	68,3
GA ₃ 0,25; 24h → H ₂ O	87,3	98,7	93,0
x NIR _{0,01} = 1,62	58,6	56,9	

NIR_{0,01} (A/B) = 5,47

się głównie cukry redukujące: glukoza i fruktoza, w mniejszym stopniu sacharoza. Podstawową formą, w jakiej przemieszczane są węglowodany u większości gatunków roślin, jest sacharoza. Może ona ulegać inwersji w łodydze, liściach i płatkach kwiatowych, gdzie aktywność inwertazy jest wysoka [15, 28].

Róże pobierają sacharozę z roztworu z prądem transpiracyjnym i przez ksylem przemieszczają ją do liści, które działają jako swoista „stacja pośrednia”. Z tego względu liście są bardzo wrażliwe na nadmiar cukrów i zastosowanie pożywki o stężeniu wyższym niż 2% może stać się przyczyną ich uszkodzeń [15]. Następuje nagromadzenie zbyt dużych ilości cukrów, dlatego też przez zakończenia wiązek przewodzących nadmiar ich wydostaje się do przestworów międzykomórkowych, dokąd następnie odciągana jest woda z sąsiednich komórek, co w konsekwencji powoduje desykację liści [15, 28].

Szczególnie duże nagromadzenie cukrów w liściach następuje przy zastosowaniu pożywki z dodatkiem sacharozy. Skutnik [28] wykazała, że w liściach *Hosta plantaginea* umieszczonych w mieszaninie 8HQC z 2% S poziom sacharozy wzrósł o 100% w stosunku do zawartości początkowej (tab. 6). Wingler i in. [33] wykazali wzrost także innych cukrów (glukoza i fruktoza) w starzejących się liściach tytoniu, co również potwierdziła Skutnik [28] w ciętych liściach funkii (tab. 7). Zawartość cukrów redukujących w starzejących się liściach tego gatunku, z wyjątkiem pożywki, wzrosła w stosunku do zawartości początkowej już w 11. dniu doświadczenia. W kolejnym terminie (18 dzień) odnotowano dalszy wzrost poziomu cukrów redukujących w liściach kondycjonowanych roztworem benzyloadeniny (o około 15%) i kwasu giberelinowego (o 13%) w porównaniu z pierwszym terminem. Radykalny spadek odnotowano jedynie w kombinacji kontrolnej (woda destylowana) o 50%. Tylko w liściach umieszczonych w 8HQC + 2% S poziom cukrów utrzymywał się na niskim poziomie (50% stanu wyjściowego) przez cały analizowany okres.

Podsumowanie

Wyniki wielu prac [7, 10, 28] pozwalają stwierdzić, że kluczową rolę w hamowaniu licznych procesów degradacyjnych zachodzących w starzejących się liściach odgrywają regulatory wzrostu, zwłaszcza cytokininy i gibereliny. Wykazują one zdolność do spowalniania procesów starzenia, głównie przez hamowanie rozkładu białek oraz chlorofilu.

W przeciwieństwie do cytokinin i giberelin, etylen przyspiesza proces starzenia [10, 28], zmniejszając dekoracyjność ciętych liści i pędów, np. *cantedeskii*, piwonii i dzwonków irlandzkich.

Należy jednak pamiętać, że reakcja odciętych liści i pędów poszczególnych gatunków na stosowane substancje chemiczne jest bardzo zróżnicowana, dlatego należy dokładnie wypracować metodę aplikacji i dobrać właściwe stężenie regulatorów wzrostu. Aby uzyskać odpowiedni efekt, konieczna jest znajomość procesów fizjologicznych zachodzących podczas starzenia się liści.

- [1] Beevers L. 1966. Effect of gibberellic acid on the senescence of leaf discs of nasturtium, *Tropaeolum majus*. *Plant Physiol.* 41: 1074–1076.
- [2] Blank A., McKeon T.A. 1991. Expression of three RNase activities during natural and dark-induced senescence of wheat leaves. *Plant Physiol.* 97: 1409–1413.
- [3] Broschat T.K., Donselman H. 1987. Potential of 57 species of tropical ornamental plants for cut foliage use. *HortScience* 22: 911–913.
- [4] Buchanan-Wollaston V. 1994. Isolation of cDNA clones for genes that are expressed during senescence in *Brassica napus*. *Plant Physiol.* 105: 839–846.
- [5] Buchanan-Wollaston V. 1997. The molecular biology of leaf senescence. *Journal of Experimental Botany* 48: 181–199.
- [6] Chmiel H. (redaktor naczelny, praca zbiorowa) 1993. Uprawa roślin ozdobnych. PWRiL, wyd. III: 191.
- [7] Han 1995. Growth regulators delay foliar chlorosis of easter lily leaves. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 120: 254–258.
- [8] Halevy A.H., Mayak S. 1981. Senescence and post harvest physiology of cut flowers. *Cz. 2 Hort. Rev.* 3: 51–143.
- [9] Hickleton P.R. 1991. GA₃ and benzyloaminopurine delay leaf yellowing in cut *Alstroemeria* stems. *HortScience* 26: 1198–1199.
- [10] Kopcewicz J., Lewak S. (praca zbiorowa) 1998. Podstawy fizjologii roślin. PWN: 535–537, 541, 624.
- [11] Kowalczyk S., Jakubowska A. 2000. Gibereliny – percepcja i transdukcja sygnału. *Postępy Biologii Komórki* 27: 397–423.
- [12] Le Page-Degivry M.Th., Orlandini M., Garello G., Barthe Ph., Gudín S. 1991. Regulation of ABA levels in senescing petals of rose flowers. *J. Plant Growth. Regul.* 10: 67–72.
- [13] Leshem Y.Y., Halevy A.H., Frenkel C. 1986. Processes and control of plant senescence. Elsevier; Den Haag.
- [14] Lohman K.N., Gan S., John M.C., Amasino R.M. 1994. Molecular analysis of natural leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum* 92: 322–328.
- [15] Łukaszewska A.J. 1987. Trwałość materiału kwiaciarskiego. Fizjologiczne aspekty trwałości materiału kwiaciarskiego w trakcie jego przechowywania i transportu. Wyd. SGGW-AR: 7–15, 34–37, 94–95.
- [16] Łukaszewska A. 1988. Wpływ etylenu i niskiej temperatury na niektóre procesy zachodzące w ciętych różach. Rozprawa habilitacyjna. SGGW-AR W-wa: 18–19, 23, 24.
- [17] Łukaszewska A. 1994. Cytokininy a trwałość róż. *Ogrodnictwo* 3: 20–21.
- [18] Maciejewska-Patapczykowa W. 1967. Substancje wzrostowe roślin. PWRiL: 211–213.
- [19] Mayak S., Halevy A.H. 1972. Interrelationships of ethylene and abscisic acid in the control of rose petal senescence. *Plant Physiol.* 50: 341–346.
- [20] Nichols R. 1984. Ethylene and flower senescence. W: Ethylene. Biochemical, physiological and applied aspects. Wyd. Y. Fuchs, E. Chalutz, Martinus Nijhoff/ Dr. W Junk Publishers, The Hague.
- [21] Nooden L.D., Guamet J.J., John I. 1997. Senescence mechanism. *Physiologia Plantarum* 101: 746–753.

- [22] Nowak J. 1985. Evaluation of different chemical treatments for vase-life prolongation and cold storage of *Asparagus sprengeri*. *Prace Instytutu Sadownictwa i Kwiaciarnictwa w Skierniewicach* ser. B, tom 10: 127–131.
- [23] Nowak J., Rudnicki R.M. 1988. Przedłużanie trwałości kwiatów ciętych. *PWRiL*: 24–29.
- [24] Osborne D.J. 1989. The ethylene regulation of cell growth in specific target tissues of plants. W.: *Plant Growth Substances*. P.F. Wareing, Academic Press, London: 279–290.
- [25] Piskornik Z. 1988: *Fizjologia roślin*. PWN Warszawa. Tom 1: 118–119.
- [26] Rubinstein B. 2000. Regulation of cell death in flower petals. *Plant Molecular Biology* 44: 303–318.
- [27] Skutnik E. 1998. Gatunki stosowane na zieleń ciętą i próby przedłużania ich pozbiorczej trwałości. Materiały z konferencji: Najnowsze metody przedłużania trwałości ciętych kwiatów. Warszawa: 45–49.
- [28] Skutnik E. 1998. Regulacja pozbiorczej trwałości wybranych gatunków uprawianych na zieleń ciętą. Praca doktorska. SGGW Warszawa: 113–128.
- [29] Skutnik E. 1998. Regulacja pozbiorczej trwałości gatunków uprawianych na zieleń ciętą. *Post. Nauk Rol.* 5: 111–124.
- [30] Skutnik E., Łukaszewska A., Serek M., Rabiza J. 2001. Effect of growth regulators on postharvest characteristics of *Zantedeschia aethiopica*. *Postharvest Biology and Technology* 21: 241–246.
- [31] Suttle 1981. Effect of polyamines on the ethylene production. *Phytochemistry* 20: 1477–1480.
- [32] Wasilewska-Dąbrowska D., Wareing P.F., Philips D.J. 1985. Wzrost i różnicowanie się roślin. PWN, Warszawa: 552–562.
- [33] Wingler A., von Schaewen A., Leegood R.C., Lea P.J., Quick W.P. 1998. Regulation of leaf senescence by cytokinin, sugars, and light. *Plant Physiol.* 116: 329–335.
- [34] Woltering E.J., Van Doorn W.G. 1988. Role of ethylene in senescence of petals. Morphobiotical and taxonomical relationships. *J. Exp. Bot.* 39: 1605–1616.

The role of growth regulators in senescence of detached leaves

Key words: cut leaves, senescence, chlorophyll loss, proteolysis, BA, GA₃

Summary

Detached leaves or shoots used for floral arrangements, should preserve their decorative values at least as long as the cut flowers. Postharvest longevity of the florists' green varies depending on the species.

Senescence of plant organs is controlled by the hormones. Especially the cytokinins and some gibberellins delay the catalytic processes such as chlorophyll loss and protein degradation. In case of leaves detached from *Hosta plantaginea* plant, 24 hour conditioning in benzyladenine (BA 0.1 mmol · dm⁻³) delayed degradation of the above

compounds. Similar effects were observed in detached leaves of *Zantedeschia aethiopica* treated with gibberellic acid (GA_3 $0.25 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$).

In contrary to cytokinins and gibberellins, the ethylene hastens senescence in detached leaves and shoots. Such an effect was observed in *Zantedeschia*, *Paeonia lactiflora* and *Molucella* which wilted and yellowed earlier after treatment with ethylene.