

## 5. FIZJOLOGIA

### 5.1. WYMIANA GAZOWA I GOSPODARKA WODNA\*

#### 5.1.1. ZDOLNOŚĆ ASYMLACYJNA

Czynniki środowiska, takie jak oświetlenie, temperatura, opady, zaopatrzenie w składniki pokarmowe i inne, mają istotny wpływ na zdolności asymilacyjne drzew. W zestawieniu PISEKA (1960) poszczególne gatunki drzew uszeregowane były w następującej kolejności w miarę zmniejszania się natężenia fotosyntezy: brzoza brodawkowata > buk zwyczajny > dąb szypułkowy > modrzew europejski > oliwka europejska > daglezia zielona > SOSNA ZWYCZAJNA > świerk pospolity > limba.

Generalnie w literaturze przeważało dotychczas zdanie, że drzewa iglaste charakteryzują się mniejszym natężeniem fotosyntezy niż drzewa liściaste, a te z kolei ustępują roślinom zielnym (JARVIS i JARVIS 1964; LARCHER 1980). Większość wczesnych badań wykonana była jednakże przy niskich natężeniach PAR\*\* lub też na roślinach, które ze względu na to, że hodowane były w warunkach nie zapewniających optymalnego oświetlenia, wykształciły liście typu cienistego. Z tego też powodu określone przez niektórych autorów zdolności asymilacyjne drzew odbiegają od wartości, które rośliny te zdolne są osiągnąć przy zapewnieniu im optymalnych warunków. Wykonane przez NELSONA (1984) zestawienie natężenia fotosyntezy poszczególnych typów roślin wskazuje, że w sprzyjających warunkach drzewa

nie ustępują roślinom zielnym pod względem natężenia tego procesu. Brak jest również wyraźnych różnic w natężeniu  $P_N$  między drzewami iglastymi i liściastymi (tab. 5.1). Jedną z przyczyn odnotowanych wcześniej stosunkowo niskich wartości  $P_N$  roślin iglastych mogło być wzajemne ocienianie się igieł, na co zwracali już uwagę KRAMER i CLARK (1947). Potwierdzają to również badania SZANIAWSKIEGO i WIERZBICKIEGO (1978), którzy stwierdzili, że przy intensywnym i rozproszonym oświetleniu, eliminującym wzajemne ocienianie się igieł, natężenie  $P_N$  sosny zwyczajnej było znacznie większe niż dotychczas podawane w literaturze. Dotyczy to zarówno pojedynczych juwenilnych igieł, jak i starszych igieł krótkopędowych (ŻELAWSKI i in. 1971; 1973).

#### 5.1.2. CZYNNIKI ZEWNĘTRZNE FOTOSYnteZY

##### 5.1.2.1. ŚWIATŁO

Badania aktywności fotosyntetycznej wykonane na igłach różnego wieku w 90-letnim drzewostanie sosny zwyczajnej w okolicach Krasnojarska (Rosja) wykazały, że PAR absorbowane jest głównie przez środkowe partie koron. W tych częściach asymilowanych jest także ok. 2/3 dwutlenku węgla (GIRS i STAKANOV 1986). Z pomiarów wykonanych przez BEADLE i wsp. (1985) w 45-letnim drzewosta-

\*Opracował JACEK OLEKSYN

\*\*Skróty i oznaczenia używane w tekście:  $P_N$  – fotosynteza netto;  $R_D$  – oddychanie ciemniowe; PAR – promieniowanie fotosyntetycznie czynne; T/A – współczynnik transpiracji;  $I_s$  – natężenie światła przy którym osiągnięte jest wysycenie fotosyntezy; s.m. – sucha masa; ppm – części na milion

Tabela 5. 1

Natężenie fotosyntezy netto ( $P_N$ ) roślin rolniczych, zielnych i drzewiastych w optymalnych warunkach dla fotosyntezy (wg różnych autorów, za NELSON 1984, zmienione)

Typ rośliny	Gatunek	$P_N$	
		mg CO <sub>2</sub> m <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	µg CO <sub>2</sub> g <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>
Rośliny rolnicze		0,56-1,25	8,34-16,68
Światłolubne rośliny zielne		0,56-1,39	8,34-22,24
Rośliny zielne o wyjątkowo dużym natężeniu $P_N$	<i>Typha latifolia</i>	1,20-1,90	
	<i>Helianthus annuus</i>		1,29-1,60
	<i>Triticum boeoticum</i>		1,60-2,00
	<i>Canissonia claviformis</i>	2,64	
Drzewa liściaste	<i>Populus nigra</i> x		
	<i>P. trichocarpa</i>	1,26	
	<i>P. deltoides</i> x <i>P. nigra</i>	1,05	12,30
	<i>P. deltoides</i>	0,92	
	<i>P. tremuloides</i>	0,85-0,94	
	<i>Salix</i> sp.		13,51-17,24
	<i>Alnus rubra</i>		11,12
Drzewa iglaste	<i>Pinus sylvestris</i>	0,88	9,73-10,52
	<i>P. rigida</i>		14,46
	<i>P. taeda</i>		11,11
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>		9,73

nie sosnowym we wschodniej Anglii wynika również, że większość CO<sub>2</sub> wiązana jest w środkowej i górnej części koron.

Różnice w dziennej zmienności  $P_N$  w różnych częściach korony są szczególnie widoczne w pogodne, słoneczne dni. W tego typu warunkach pędy z południowej strony koron wykazują większe natężenie fotosyntezy w porównaniu z pędami rosnącymi na stronie północnej (ryc. 5.1).

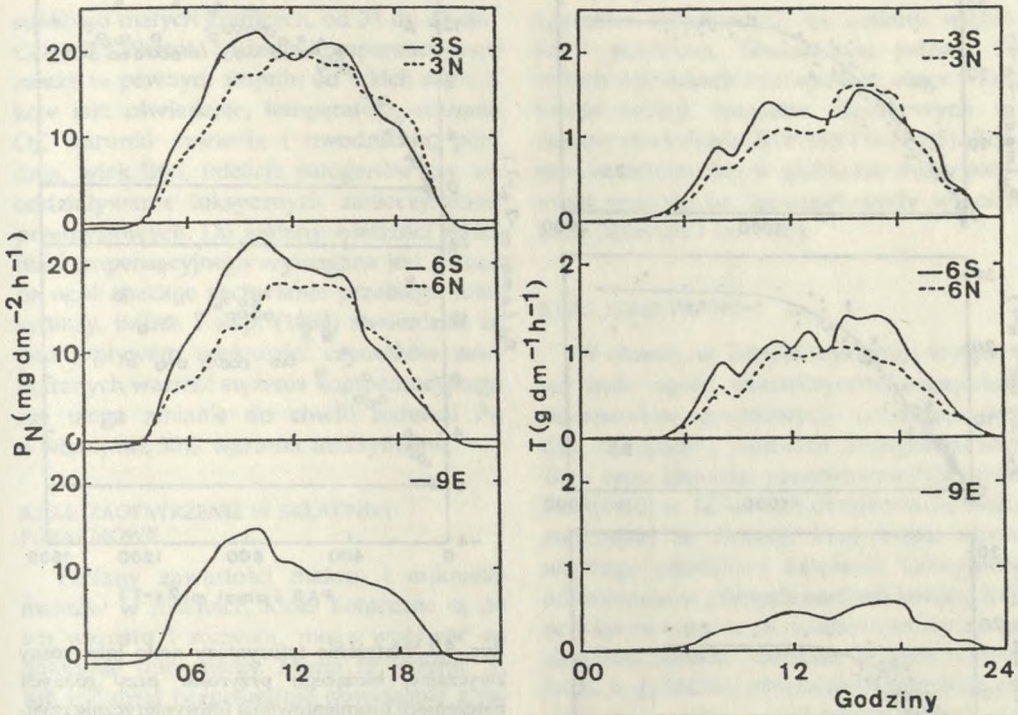
Krzywe wysycenia świetlnego fotosyntezy są bardzo podobne dla pędów z południowej strony drzewa, niezależnie od ich pozycji w koronie. Natomiast pędy rosnące we wschodniej części korony charakteryzują się mniejszymi wartościami  $P_N$  i wysycenie świetlne następuje u nich przy mniejszych wartościach PAR (ryc. 5.2).

Badaniami wpływu światła na zachowanie się aparatów szparkowych i fotosyntezę

sosny zwyczajnej zajmowali się MORISON i JARVIS (1983). Stwierdzili oni, że niebieskie światło przeszło trzykrotnie efektywniej stymuluje otwieranie aparatów szparkowych niż czerwone, szczególnie przy niskich wartościach PAR (< 100 µmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>). Jednakże natężenie  $P_N$  roślin poddanych oddziaływaniu tego rodzaju światła wynosiło jedynie połowę wartości stwierdzanych u siewek eksponowanych na światło czerwone. Prowadziło to do znacznie większego stężenia wewnątrzkomórkowego CO<sub>2</sub> w świetle niebieskim niż w czerwonym.

#### 5.1.2.2. TEMPERATURA

Stosunkowo mało jest informacji na temat wpływu niskich temperatur *in situ* na fotosyntezę w okresie sezonu wegetacyjnego. DE LUCIA i SMITH (1987) w doświadczeniach z



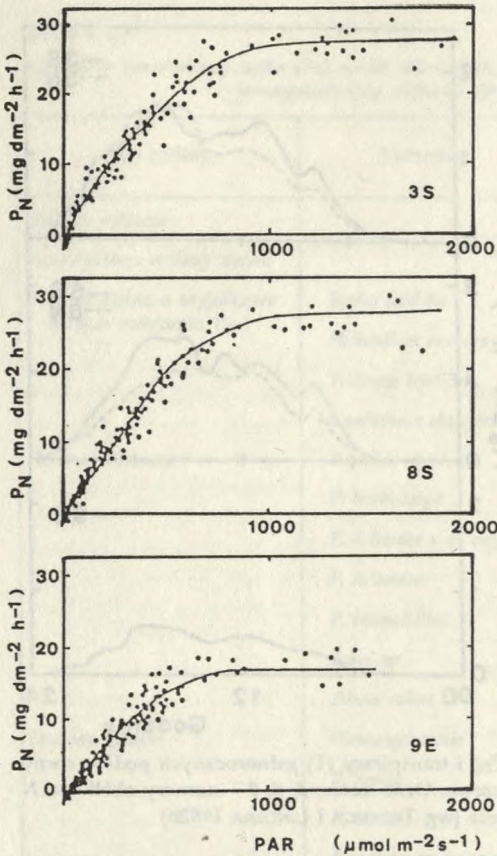
Ryc. 5.1. Dienne zmiany natężenia fotosyntezy netto ( $P_N$ ) i transpiracji ( $T$ ) jednorocznych pędów sosny zwyczajnej w zależności od ich położenia w koronie drzewa. Oznaczenia: 3, 6, 9 – numery okółków; N – północna strona korony, S – południowa, E – wschodnia (wg TROENGA i LINDERA 1982b)

*Picea engelmannii* wykazali, że ujemny wpływ przymrozków jest większy wówczas, gdy igły znajdują się w stadium optymalnego natężenia fotosyntezy.

Redukcje  $P_N$  przy wysycającym natężeniu oświetlenia obserwowane były wówczas, gdy zahartowane siewki sosny zwyczajnej ekspozowano w ciemności przez okres 3 godzin na działanie temperatury  $-7^{\circ}\text{C}$  (STRAND i OQUIST 1985). Ujemne oddziaływanie niskich temperatur na  $P_N$  przypisywane jest zarówno wpływowi na aparaty szparkowe, jak i na proces fotosyntezy (HÄLLGREN i in. 1990). Ekspozycja w warunkach laboratoryjnych siewek drzew iglastych na działanie niskich temperatur wykazała, że inhibicja fotosyntezy związana jest w przeważającym stopniu z zahamowaniem przyswajania  $\text{CO}_2$  na poziomie mezofilu (STRAND i OQUIST 1985; DE LUCIA 1987; LUNDMARK i in. 1988).

Nocne przymrozki zwiększają podatność sosny zwyczajnej na fotoinhibicję (LUNDMARK i HÄLLGREN 1987), która wywołana jest głównie zmianami w fotosystemie II i przejawia się poprzez zmiany we fluorescencji chlorofilu (HÄLLGREN i in. 1990).

Hamowanie natężenia fotosyntezy netto przy  $I_s$  u sosny zwyczajnej jest szczególnie widoczne w południe, kiedy natężenie promieniowania fotosyntetycznie czynnego jest szczególnie wysokie. W tych warunkach depresja fotosyntezy obserwowana była w ciągu szeregu słonecznych dni po wystąpieniu nocnego przymrozku (ryc. 5.3). Inhibicja  $P_N$  nie występowała wówczas, gdy siewki chronione były w nocy przed spadkami temperatury poniżej  $0^{\circ}\text{C}$ , jak i w trakcie pochmurnych dni następujących po przymrozkach (HÄLLGREN i in. 1990). Pędy sosny zwyczajnej tolerują nocne spadki temperatur od  $-4$  do  $-5,5^{\circ}\text{C}$ . Przy temperaturze  $-7,5^{\circ}\text{C}$

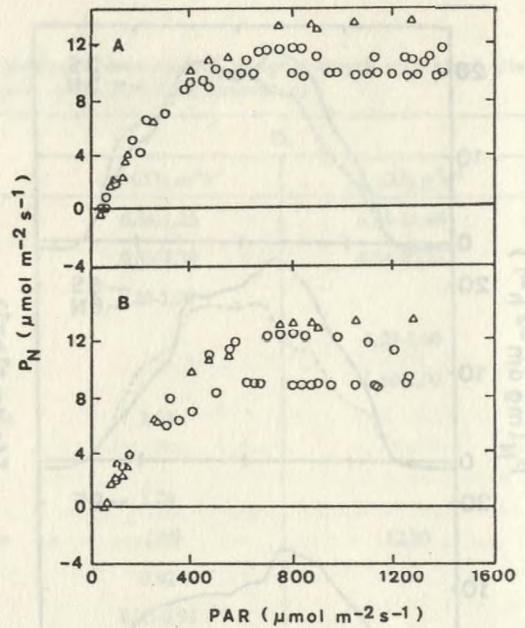


Ryc. 5.2. Zależność między natężeniem oświetlenia i fotosyntezą netto jednorocznych pędów sosny zwyczajnej w zależności od ich położenia w koronie drzewa. Oś odciętych – natężenie oświetlenia; oś rzędnych –  $P_N$ . Pozostałe oznaczenia jak na ryc. 5.1 (wg TROENGA i LINDERA 1982b)

obserwowano nieodwracalne zahamowanie fotosyntezy oraz nekrozy i przebarwienia igieł (HÄLLGREN i in. 1990).

Jednoroczne siewki wykazywały mniejsze zmiany natężenia fotosyntezy pod wpływem jesiennych i zimowych mrozów niż drzewa 20-letnie (MARTIN i in. 1978). Może to być zarówno rezultatem większej odporności na mrozy juwenilnych igieł, jak i wynikiem ochraniającego działania pokrywy śnieżnej.

GOWIN i in. (1980) nie stwierdzili u sosny zwyczajnej, charakterystycznego dla wielu gatunków drzew leśnych, przystosowania fotosyntezy do wysokich temperatur hodowli. Słaba zdolność do modyfikacji natężenia fo-



Ryc. 5.3. Natężenie fotosyntezy netto igieł sosny zwyczajnej biejącego przyrostu przy różnych natężeniach promieniowania fotosyntetycznego. Minimalna temperatura igieł w ciągu poprzedzającej pomiaru nocy wynosiła 4°C. A – Natężenie  $P_N$  przed nocnym przymrozkiem ( $\Delta$ ) oraz jeden dzień po przymrozku (o). B – natężenie  $P_N$  przed przymrozkiem ( $\Delta$ ) oraz dwa dni po przymrozku (o) (HÄLLGREN i in. 1990)

tosyntezy u sosny związana jest, zadaniem tych autorów, z genetyczną adaptacją sosny do chłodnego klimatu, który przeważa na terenie naturalnego zasięgu tego gatunku.

### 5.1.2.3. STĘŻENIE KOMPENSACYJNE $CO_2$

Istotną wielkością charakteryzującą związek między fotosyntezą i oddychaniem na świetle jest stężenie kompensacyjne  $CO_2$ , czyli stężenie dwutlenku węgla, przy którym natężenie pochłaniania  $CO_2$  w rezultacie fotosyntezy równe jest natężeniu wydzielania  $CO_2$  w procesach oddechowych. Badania BAUERA i MARTHA (1981) wykonane na 32 morfologicznie i ekologicznie zróżnicowanych gatunkach roślin typu  $C_3$  (do których zalicza się także sosnę zwyczajną) wykazały, że wielkość tego wskaźnika waha się w sto-

sunkowo małych granicach, od 31 do 43 cm<sup>3</sup> CO<sub>2</sub> m<sup>-3</sup>. Wartość stężenia kompensacyjnego zależy w pewnym stopniu od takich czynników jak: oświetlenie, temperatura, stężenie O<sub>2</sub>, warunki żywienia i uwodnienia, pora dnia, wiek liści, infekcje patogenów czy też oddziaływanie toksycznych zanieczyszczeń przemysłowych. Do zmiany wielkości stężenia kompensacyjnego wymagane jest jednak na ogół znaczne zachwianie przebiegu fotosyntezy. BAUER i wsp. (1983) stwierdzili, że pod wpływem większości czynników zewnętrznych wartość stężenia kompensacyjnego nie ulega zmianie do chwili redukcji P<sub>N</sub> o więcej niż 50% wartości maksymalnej.

#### 5.1.2.4. ZAOPATRZENIE W SKŁADNIKI POKARMOWE

Zmiany zawartości makro- i mikroelementów w roślinach, które konieczne są do ich wzrostu i rozwoju, mogą wpływać na natężenie fotosyntezy. Mimo że jedynie N, Mg i P mają bezpośrednie powiązanie z samą fotosyntezą, to pozostałe składniki pokarmowe są konieczne do normalnego przebiegu procesów metabolicznych i rozwoju roślin, co ma z kolei pośredni wpływ na fotosyntezę.

Natężenie P<sub>N</sub> igieł bieżącego przyrostu, mierzone *in situ* w młodym drzewostanie sosnowym, było o 15-20% większe na powierzchni nawadnianej i nawożonej, niż na powierzchni, która była jedynie nawadniana (LINDER i INGESTAD 1977; wg LINDER i ROOK 1984).

Nawożenie azotem wpływało na wzrost fotosyntezy zarówno bezpośrednio, jak i poprzez modyfikację struktury igieł (ZAJĄCZKOWSKA 1974). Stymulujące działanie azotu zależy także od formy jego podawania (ŁOTOCKI, ŻELAWSKI 1973; ZAJĄCZKOWSKA 1973).

SCHULZE i KÜPPERS (1985) badali wpływ naturalnego deficytu Mg w glebie na sosnę zwyczajną w Bawarii. Stwierdzili oni, że przy stężeniu Mg mniejszym niż 0,3 mg g<sup>-1</sup>s.m. w igłach występowały nekrozy wierzchołkowe. Natężenie fotosyntezy netto i oddychania zmniejszało się wraz ze zwiększaniem deficytu Mg, przy jednoczesnym braku zmian w oporach szparkowych i w reakcji

aparatów szparkowych na zmiany wilgotności powietrza. Stwierdzono jednak, że w tych warunkach zmniejszeniu ulega wrazliwość reakcji aparatów szparkowych na zmiany oświetlenia (KÜPPERS i in. 1985). Różnice w stężeniu Mg w glebie nie miały natomiast wpływu na transport wody w roślinach (KÜPPERS i in. 1985).

#### 5.1.2.5. STRES WODNY

W okresie, w którym występują wyjątkowo małe opady atmosferyczne, zamykanie się aparatów szparkowych może doprowadzić do spadku produkcji fotosyntetycznej. Tego typu zjawisko obserwowali HELLKVIST i in. (1980) w 120-letnim drzewostanie sosny zwyczajnej w Szwecji. Przy braku stresu wodnego największe natężenie fotosyntezy odnotowano w górnych partiach korony, które eksponowane są na działanie najwyższego natężenia światła. Jednakże w tych warunkach, w południe, obserwuje się szybkie zamykanie aparatów szparkowych powodowane wysokimi wymaganiami ewaporacyjnymi. Limituje to w znacznej mierze P<sub>N</sub>. Dlatego też w okresie popołudniowym największe natężenie fotosyntezy występuje w niższych partiach korony (HELLKVIST i in. 1980). Zamykanie się aparatów szparkowych w godzinach południowych, w czasie suszy, powoduje zmniejszenie się produkcji fotosyntetycznej. Jest to jednakże niezbędny mechanizm zabezpieczający drzewo przed nadmierną utratą wody.

Stwierdzono, że w okresie suszy również i igły sosny zwyczajnej zdolne są do pobierania pewnej ilości wody, zwłaszcza poprzez kutykulę u ich nasady (LEYTON i JUNIPER 1963). Może to częściowo przyczynić się do łagodzenia deficytu wody i regeneracji po stresie wywołanym suszą.

Z badań wykonanych przez BENGTONA (1980) wynika, że przyczyną redukcji P<sub>N</sub> pod wpływem stresu wodnego należy upatrywać głównie w zmniejszeniu się oporów szparkowych i – w mniejszym stopniu – oporów mezofilu.

JARVIS i JARVIS (1963) stwierdzili, że aparaty szparkowe u siewek sosny zwyczajnej

zamykają się po osiągnięciu potencjału wodnego  $-15$  bar. Podobne wartości obserwowano również w przypadku innych roślin iglastych (RUTTER i SANDS 1958; DYKSTRA 1974). Generalnie aparaty szparkowe sosen wykazują większą wrażliwość na stres wodny niż obserwuje się to u innych roślin iglastych.

### 5.1.3. CZYNNIKI WEWNĘTRZNE FOTOSYNTEZY

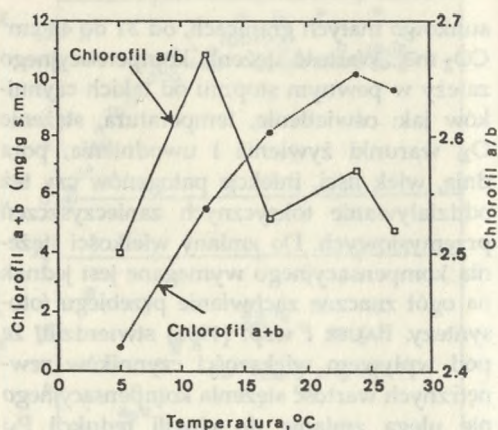
#### 5.1.3.1. ZAWARTOŚĆ BARWNIKÓW FOTOSYNTETYCZNYCH

Natężenie fotosyntezy uzależnione jest od wielu czynników wewnętrznych, takich jak zawartość barwników fotosyntetycznych, wiek liści, pochodzenie roślin i in.

Zawartość barwników fotosyntetycznych w igłach sosny zmienia się w szerokich granicach w zależności od warunków, w których rośliny się rozwijały, ich wieku, wieku igieł itd. Dzięki występowaniu istotnej korelacji między zawartością składników mineralnych i stężeniem chlorofilu może ono być używane jako indyktor wskazujący na zaopatrzenie rośliny w składniki pokarmowe. Nie jest to jednak wskaźnik specyficzny, używanie koloru liści do oceny ich kondycji i/lub statusu mineralnego roślin powinno być traktowane z dużą ostrożnością (LINDER i ROOK 1984).

Ważnym czynnikiem wpływającym na biosyntezę chlorofilu jest temperatura. LINDER (1972) stwierdził, że siewki sosny zwyczajnej hodowane w warunkach szklarniowych charakteryzowały się większą zawartością chlorofilu i karotenoidów, niż te, które rosły w warunkach polowych. Związane to było zarówno z wyższą temperaturą, jak i częściowo ze słabszym oświetleniem w szklarni.

Badania wykonane przez GOWIN i in. (1980) również wskazują na to, że zawartość chlorofilu w igłach 12-tygodniowych siewek sosny zwyczajnej hodowanych w fitotronie w temperaturach 17, 24 i 27°C była wyższa, niż u siewek rosnących w 5 i 12°C (ryc. 5.4). Korelacja między temperaturą i zawartością chlorofilu a+b była w tych badaniach statys-



Ryc. 5.4. Wpływ różnych stałych temperatur hodowli na zawartość chlorofilu a+b oraz stosunek chlorofilu a/b w igłach 12-tygodniowych siewek sosny zwyczajnej (na podstawie danych GOWIN i in. 1980)

tycznie istotna, a opisując ją równanie regresji krzywoliniowej miało postać:

$$y = -4,0 + 1,04x - 0,019x^2$$

gdzie  $y$  – zawartość chlorofilu,  $x$  – temperatura.

Stosunek chlorofilu a/b może charakteryzować potencjalną wielkość fotosyntezy. Zmienia się on w zależności od wieku liści i stadium ich rozwoju. W przypadku 12-tygodniowych siewek sosny stosunek ten wahał się nieznacznie w zależności od temperatury, w jakiej rośliny były uprawiane (ryc. 5.4).

Zawartość chlorofilu u różnych proveniencji sosny zwyczajnej określali LANGLET (1942) i GERHOLD (1959). Stwierdzili oni, że stężenie chlorofilu w igłach siewek z północy zasięgu tego gatunku jest większe w lecie i mniejsze zimą. Tego typu zależności nie obserwowano u proveniencji południowych. Znaczne różnicowanie między poszczególnymi proveniencjami nie wskazuje na to, by zawartość chlorofilu zmieniała się w sposób ciągły wraz ze zmianą szerokości geograficznej drzewostanów matecznych.

#### 5.1.3.2. TYP IGIEŁ

Igły typu cieniściego charakteryzują się większym natężeniem fotosyntezy niż liście typu słonecznego wówczas, gdy porównanie dokonywane jest przy mniejszym natężeniu oświetlenia (ŻELAWSKI i in. 1968). W cytowa-

nych powyżej badaniach siewki sosny zwyczajnej hodowane były w ciągu dwóch sezonów wegetacyjnych, przy trzech poziomach oświetlenia: 100, 60 i 20% pełnego światła. Mała zdolność asymilacyjna igliwia siewek wyrosłych w ocienieniu odbiła się bardzo silnie na rozwoju systemu korzeniowego. Ocienienie w tym doświadczeniu wpłynęło też na istotne zmniejszenie wielkości i ogólnej masy igliwia, ale pozostało jednak bez wpływu na ilość suchej masy nagromadzonej w strzałce. Zdaniem autorów, przyczyna małej tolerancji sosny na ocienienie leży w niezdolności tego gatunku do przystosowania organów asymilacyjnych do bardziej wydajnego wykorzystania złych warunków oświetlenia.

Natężenie  $P_N$  siewek maleje wraz z wiekiem, od około  $37 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s.m. h}^{-1}$  w drugim tygodniu do  $15 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s.m. h}^{-1}$  w trzynastym (SZANIAWSKI i WIERZBICKI 1978).

Zróznicowanie fotosyntezy obserwuje się również w obrębie poszczególnych pędów. Igły w górnej ich części wykazują mniejsze natężenie  $P_N$  niż w części środkowej i dolnej (ŻELAWSKI i in. 1971).

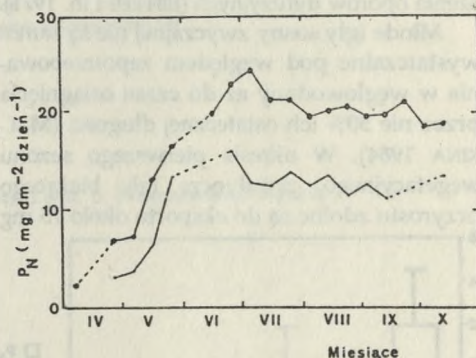
### 5.1.3.3. ZMIANY SEZONOWE I WIEK IGIEL

Do początku lat 80-tych stosunkowo mało było wiadomo o wymianie  $\text{CO}_2$  i zdolności asymilacyjnej sosny zwyczajnej w warunkach połowych. Gatunek ten nie należy pod tym względem do wyjątków; sytuacja była bowiem bardzo podobna również w przypadku innych gatunków drzew iglastych (LINDER i TROENG 1980).

Sezonowe zmiany pogody, jak i zależność procesów fizjologicznych od stadium rozwoju roślin, powodują istotne zmiany w natężeniu  $P_N$  drzew w okresie wegetacyjnym (LARCHER 1969; LINDER i TROENG 1980). Początek sezonu wegetacyjnego u sosny zależy od temperatury, podczas gdy generalnie przyjmuje się, że jesienią koniecznym warunkiem do zahamowania przyrostu i wejścia rośliny w stadium spoczynku jest specyficzny impuls fotoperiodyczny (SARVAS 1972; 1974; KOSKI i SIEVÄNEN 1985). Zatrzymanie przyrostu w tym okresie nie oznacza jednak

zahamowania procesu fotosyntezy. Trwa ona tak długo, jak długo są odpowiednie ku temu warunki oświetlenia i temperatury. Produkty fotosyntezy zużywane są jednak wówczas na przyrost korzeni (OLEKSYN i in. 1992). W przypadku sosny zwyczajnej przyrost korzeni odbywa się głównie po zahamowaniu przyrostu pędów (LYR i HOFFMANN 1967). Korzenie u tego gatunku nigdy nie osiągają stadium spoczynku. W okresie niesprzyjających warunków ich aktywne wydłużanie może ulec zahamowaniu jedynie wówczas, gdy temperatura gleby spadnie poniżej  $0-5^\circ\text{C}$  (SMIT-SPINKS i in. 1985; DORMLING 1986).

Wczesną wiosną, w naszych warunkach klimatycznych, u roślin zimozielonych, zachodzi proces odbudowy zdolności asymilacyjnych po okresie zimowym. Proces ten u sosny zwyczajnej może trwać nawet do trzech miesięcy (ryc. 5.5). Pozytywne wartości  $P_N$  obserwuje się już wtedy, gdy gleba jest jeszcze zamrznięta, a woda konieczna do fotosyntezy dostępna jest jedynie z zapasów zmagazynowanych przez drzewo (LINDER i LOHAMMAR 1981). Natężenie fotosyntezy jest jednak wówczas nieznaczne i nie wzrasta do



Ryc. 5.5. Sezonowe zmiany natężenia fotosyntezy netto jednorocznych pędów sosny zwyczajnej przy dwóch poziomach oświetlenia i przy temperaturze w zakresie  $12-16^\circ\text{C}$ ; dolna krzywa =  $200-600 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , górna krzywa =  $800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (LINDER i LOHAMMAR 1981)

chwili odmarznięcia gleby. Wystarczy jednak wzrost temperatury gleby  $2-3^\circ\text{C}$ , by drzewa iglaste były zdolne do aktywnego pobierania wody i fotosyntezy (TURNER i JARVIS 1975).

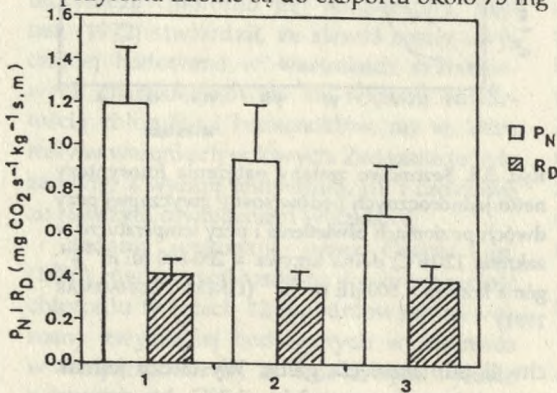
W warunkach centralnej Szwecji następuje na przykład to w końcu kwietnia, a okres aktywności fotosyntetycznej trwa tam około 9 miesięcy (TROENG i LINDER 1982a).

Doświadczenia wykonane przez ŻELAWSKIEGO i KUCHARSKĄ (1967) także wskazują na to, że regeneracja natężenia fotosyntezy po okresie zimowej depresji jest u sosny zwyczajnej stopniowa i powolna – nawet przy zapewnieniu roślinom optymalnych warunków oświetlenia i zaopatrzenia w wodę.

W okresie letnim, natężenie  $P_N$  kontrolowane jest w zasadzie przez oświetlenie, temperaturę powietrza i zaopatrzenie w wodę, podczas gdy jesienią do głównych czynników limitujących fotosyntezę należą długość dnia i oświetlenie (LINDER i TROENG 1980).

Produkcja fotosyntetyczna pędów bieżącego przyrostu wzrasta szybko w okresie ich wydłużania, osiągając wartość maksymalną późnym latem, kiedy igły są już dojrzałe i całkowicie wykształcone (tab. 5.2). Po osiągnięciu dojrzałości efektywność fotosyntetyczna zmniejsza się wraz z wiekiem igieł (ryc. 5.6), przy jednoczesnym wzroście oddychania. Dzieje się to między innymi na skutek zwiększenia oporów dyfuzyjnych (JEFFREE i in. 1971).

Młode igły sosny zwyczajnej nie są samowystarczalne pod względem zapotrzebowania w węglowodany aż do czasu osiągnięcia przez nie 50% ich ostatecznej długości (MALIKINA 1984). W okresie pierwszego sezonu wegetacyjnego, pojedyncze igły bieżącego przyrostu zdolne są do eksportu około 75 mg



Ryc. 5.6. Natężenie P i R igieł sosny zwyczajnej w różnym wieku (OLEKSYN 1984, zmienione)

cukrów, tj. jedynie połowy wielkości eksportowanych przez igły dwuletnie (MALIKINA 1984). W końcu sezonu wegetacyjnego igły bieżącego przyrostu charakteryzują się wysokim natężeniem  $P_N$ , ale ze względu na krótszy okres aktywności fotosyntetycznej, ich udział w produkcji fotoasymilatów jest mniejszy od wielkości obserwowanych u igieł dwuletnich (GIRS i STAKANOV 1986) (tab. 5.2).

#### 5.1.3.4. ZRÓŻNICOWANIE EKOTYPOWE

Wielokrotnie podejmowane były próby określenia genetycznych uwarunkowań wymiany gazowej u sosny zwyczajnej (ŻELAWSKI i GÓRAL 1966; GATHERUM i in. 1967; OLEKSYN i BIAŁOBOK 1986). Ze względu na wiele

Tabela 5.2.

Miesięczne wartości produkcji fotosyntetycznej pędów sosny zwyczajnej w różnym wieku, wyrażone jako procent rocznej produkcji fotosyntetycznej. Obliczenia wykonane były na „średnim drzewie” rosnącym w 20-letnim drzewostanie w centralnej Szwecji. Powierzchnia igieł wynosiła: bieżącego przyrostu – 122  $\text{dm}^2$ ; 1-rocznych – 88,5  $\text{dm}^2$ ; 2-letnich – 52  $\text{dm}^2$  i 3-letnim – 11,5  $\text{dm}^2$ . Całkowita roczna produkcja fotosyntetyczna równa była 1435 g C (LINDER i LOHAMMAR 1981)

Miesiąc	Pędy				
	bieżącego przyrostu %	1-roczne %	2-letnie %	3-letnie %	ogółem %
Styczeń	–	–0,2	–0,1	–0,0	–0,3
Luty	–	–0,1	–0,0	–0,0	–0,2
Marzec	–	0,1	0,1	0,0	0,2
Kwiecień	–	1,8	0,7	0,1	2,6
Maj	–	6,8	2,7	0,4	9,9
Czerwiec	0,3	11,4	4,6	0,6	16,9
Lipiec	5,3	10,5	4,3	0,5	20,6
Sierpień	10,1	8,6	3,5	0,4	22,6
Wrzesień	8,8	5,3	2,2	0,3	16,6
Październik	5,7	3,3	1,4	–	10,4
Listopad	0,5	0,5	0,2	–	1,2
Grudzień	–0,2	–0,2	–0,1	–	–0,5
	30,5	47,8	19,4	2,3	100,0



## TABLICE 5.1 – 5.3.

**Tablica 5.1.** Formy ektomikoryz u sosny zwyczajnej I (fot. B. Kieliszewska-Rokicka)

- A1 – mikoryzy proste z gładką mufką grzybniową (C. g. = czarne, proste mikoryzy utworzone przez grzyb *Cenococcum graniforme*)
- A2 – mikoryzy proste pokryte luźną, wełnistą grzybnią
- A3 – mikoryzy proste i początki formowania się mikoryz dichotomicznych

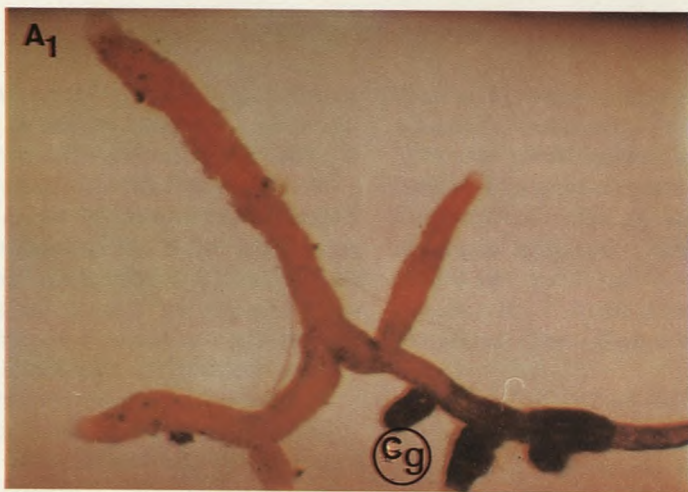
**Tablica 5.2.** Formy ektomikoryz u sosny zwyczajnej II (fot. B. Kieliszewska-Rokicka)

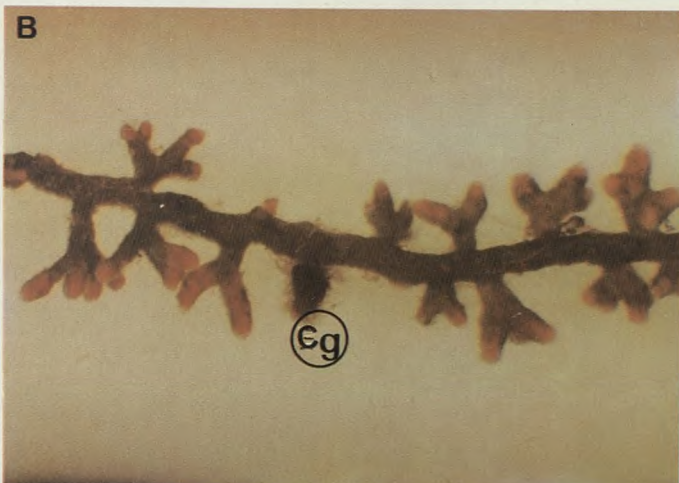
- B – mikoryzy dichotomicznie rozgałęzione

**Tablica 5.3.** Formy ektomikoryz u sosny zwyczajnej III (fot. B. Kieliszewska-Rokicka)

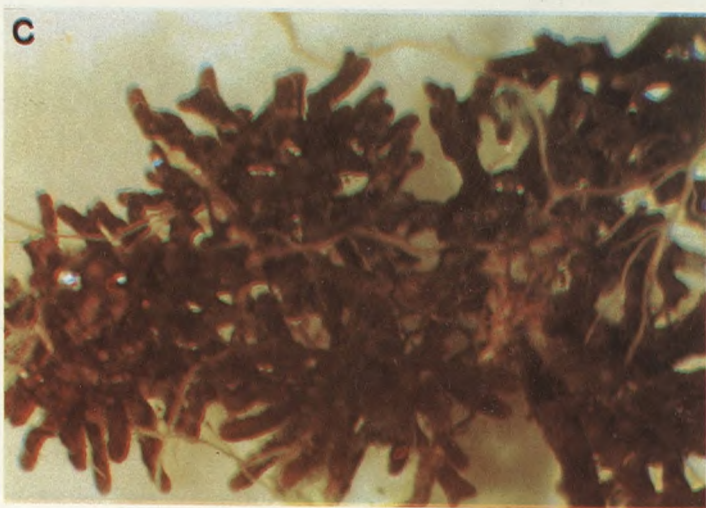
- C – mikoryzy koralowate, widoczne sznury grzybniowe (rizomorfy)

TABLICA 5.1.





TABLICA 5.3.



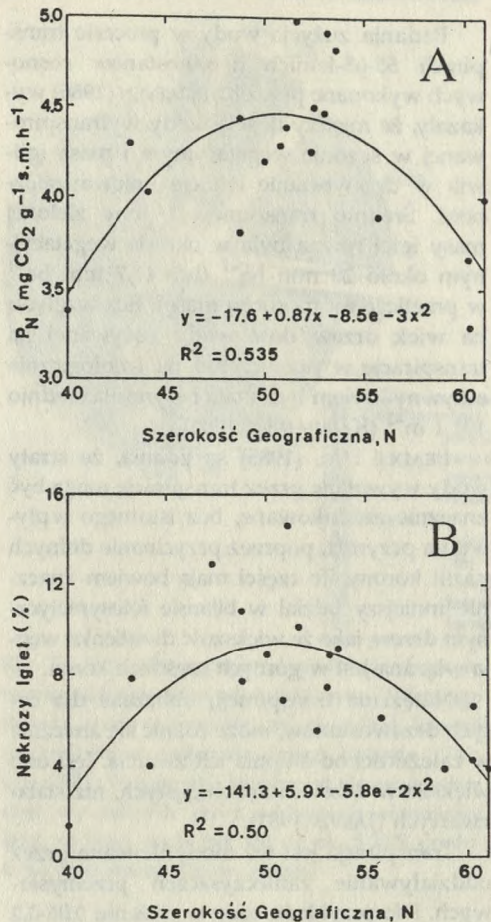
różnorodnych czynników mających wpływ na wymianę CO<sub>2</sub>, odseparowanie ich od czynników genetycznych nie jest w wielu przypadkach możliwe. Dla przykładu dwie proveniencje sosny zwyczajnej – polska (Nowy Targ) i turecka (Eskishaher) – różniły się natężeniem P<sub>N</sub> wówczas, gdy określone ono było w tym samym czasie. Jednakże, gdy porównanie wykonane było w okresie, gdy igły obydwu proveniencji znajdowały się w tym samym stadium rozwoju fenologicznego, wspomniane powyżej różnice zanikały (ŻELAWSKI 1967; AL-SHAHINE 1969).

ŻELAWSKI i in. (1971) stwierdzili, że nizinny ekotyp sosny zwyczajnej charakteryzował się większym stosunkiem P<sub>N</sub>:R<sub>D</sub> w porównaniu z ekotypem górskim, podczas gdy zarówno fotosynteza, jak i oddychanie rozpatrywane oddzielnie nie wykazały istotnych różnic między nimi.

OLEKSYN i BIAŁOBOK (1986) badali natężenie P<sub>N</sub> i R<sub>D</sub> osiemnastu populacji sosny zwyczajnej reprezentowanych w międzynarodowym doświadczeniu proveniencyjnym SP-IUFRO-1982. Stwierdzono, że populacje z północy (Rosja, Szwecja) i południa (Turcja, Jugosławia) zasięgu charakteryzowały się mniejszym natężeniem fotosyntezy niż te, które pochodzą z centralnej Europy (ryc.5.7).

#### 5.1.4. TRANSPIRACJA I GOSPODARKA WODNA

Transpiracja igieł sosny zwyczajnej zależy w głównej mierze od temperatury powietrza, natężenia oświetlenia i umiejscowienia w koronie. Bez względu na warunki pogodowe, igły typu słonecznego – z górnej części korony, charakteryzują się większym natężeniem tego procesu niż igły typu cieniowego – z niższych partii korony (MOLČANOVA 1987). Natężenie transpiracji wzrasta od północno-zachodniej części korony w kierunku strony południowej i północno-wschodniej. Wykonane przez MOLČANOVĄ (1987) badania wskazują, że w obrębie korony tego samego drzewa igły wyrosłe w różnych warunkach oświetlenia wykazują zróżnicowaną reakcję



Ryc. 5.7. A – Natężenie fotosyntezy netto (P<sub>N</sub>) różnych proveniencji sosny zwyczajnej rosnących w terenie wolnym od ostrych zanieczyszczeń przemysłowych (temperatura 20±2°C, oświetlenie 90 Wm<sup>-2</sup>) (OLEKSYN i BIAŁOBOK 1986, zmienione); B – Średni procent uszkodzenia igieł tych samych proveniencji w latach 1984 i 1986 rosnących w pobliżu Zakładów Nawozów Fosforowych emitujących SO<sub>2</sub> i HF (OLEKSYN 1988, zmienione)

na działanie warunków oświetlenia i temperatury. Zdaniem autorki musi to być brane pod uwagę przy opracowywaniu modeli transpiracji, zarówno pojedynczych drzew, jak i całych drzewostanów. Stwierdzono też, że dzienne zmiany natężenia transpiracji u sosny są bardziej niż natężenie P<sub>N</sub> zależne od czynników środowiska, takich jak wilgotność powietrza czy też temperatura (MOLČANOV 1986).

Badania zużycia wody w procesie transpiracji 55-65-letnich drzewostanów sosnowych wykonane przez KAIBIJAINEN (1986) wykazały, że między ilością wody wytranspirowanej w sezonie wegetacyjnym i masą igliwia w drzewostanie istnieje liniowa zależność. Średnio transpiracja 1 tony zielonej masy igieł równa była w okresie wegetacyjnym około  $20 \text{ mm ha}^{-1}$  (lub  $41,7 \text{ mm ha}^{-1}$  w przeliczeniu na suchą masę). Bez względu na wiek drzew ilość wody zużywanej na transpirację w przeliczeniu na fizjologicznie aktywny ksylem była stała i wynosiła średnio  $101 \text{ t m}^{-2}$  (KAIBIJAINEN 1986).

BEADLE i in. (1985) są zdania, że straty wody wywołane przez transpirację mogą być znacznie zredukowane, bez istotnego wpływu na przyrost, poprzez przycinanie dolnych partii korony. Te części mają bowiem znacznie mniejszy udział w bilansie fotosyntetycznym drzew, jako że większość dwutlenku węgla wiązana jest w górnych częściach koron.

Natężenie transpiracji, obliczane dla całych drzewostanów, może różnić się znacznie w zależności od stopnia ich zwarcia. Jest ono większe w drzewostanach gęstych, niż słabo zwartych (JARVIS 1981).

Transpiracja jest też modyfikowana przez oddziaływanie zanieczyszczeń przemysłowych. Dla przykładu ozon w stężeniu  $0,06-0,2 \text{ ppm}^*$  wpływał na zmniejszenie się natężenia transpiracji jednorocznych igieł sosny zwyczajnej w ciągu dnia w porównaniu z roślinami kontrolnymi, a w nocy opory szparkowe i transpiracja wzrastały wraz ze wzrostem stężenia  $\text{O}_3$  (SKÄRBY i in. 1987).

### 5.1.5. PRODUKTYWNOŚĆ A PROCESY WYMIANY GAZOWEJ

#### 5.1.5.1. ODDYCHANIE

Produkcja materii organicznej zależy w znacznej mierze od wielkości oddychania, substratem dla którego jest część asymilatów.

Badania wymiany gazowej roślin iglastych skupiały się zasadniczo na pomiarach  $P_N$  i  $R_D$  igieł. Znacznie mniej wiadomo natomiast o oddychaniu pozostałych organów (LINDER 1979). Pomiary  $R_D$  oraz stosunku natężenia fotosyntezy do oddychania, mogą mieć również znaczenie diagnostyczne, wskazując na działanie czynników stresowych. Badania oddychania całych siewek sosny wykazały, że akumulacja suchej masy jest niejednokrotnie ściślej skorelowana z natężeniem oddychania niż  $P_N$  (ŻELAWSKI 1976).

Specyficzne oddychanie liści różnych gatunków drzew badał POLSTER (1950), który uszeregował podstawowe gatunki lasotwórcze pod względem natężenia tego procesu w następującej kolejności, w miarę malenia wartości  $R_D$ : *Betula pendula* > *Quercus robur* > *Fagus sylvatica* > *Larix decidua* > *PINUS SYLVESTRIS* > *Picea abies*. Jak widać z powyższego zestawienia, igły sosny zwyczajnej charakteryzują się stosunkowo niewielkim natężeniem oddychania. Wielkość oddychania igieł, jak i innych organów uzależniona jest głównie od temperatury. Niskie temperatury hamują, a wysokie stymulują natężenie tego procesu.

Stosunkowo dużym natężeniem oddychania charakteryzują się też w przeciągu swego rozwoju szyszki sosny. Jak wynika z obliczeń LINDERA i TROENGA (1981a), koszt oddychania w przeliczeniu na C równy był 50% końcowej wagi szyszki. Natężenie oddychania szyszek wzrastało we wczesnym okresie ich rozwoju, osiągając maksymalne wartości rzędu  $1,6-2,0 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{h}^{-1}$  w czerwcu i lipcu. Począwszy od połowy lipca do października następował stopniowy spadek natężenia oddychania. Całkowita wartość  $R_D$  od stycznia do października wynosiła  $3,43 \text{ g CO}_2$  w przeliczeniu na jedną szyszkę. Z przedstawionych przez LINDERA i TROENGA (1981a) obliczeń wynika, że w przeciągu „normalnego” roku pod względem urodzaju szyszek, na

\*Wartości dopuszczalnych stężeń zanieczyszczeń przemysłowych w powietrzu atmosferycznym oraz niektóre własności fizykochemiczne toksycznych gazów i przeliczniki można znaleźć w opracowaniu KAROLEWSKIEGO (1989a).

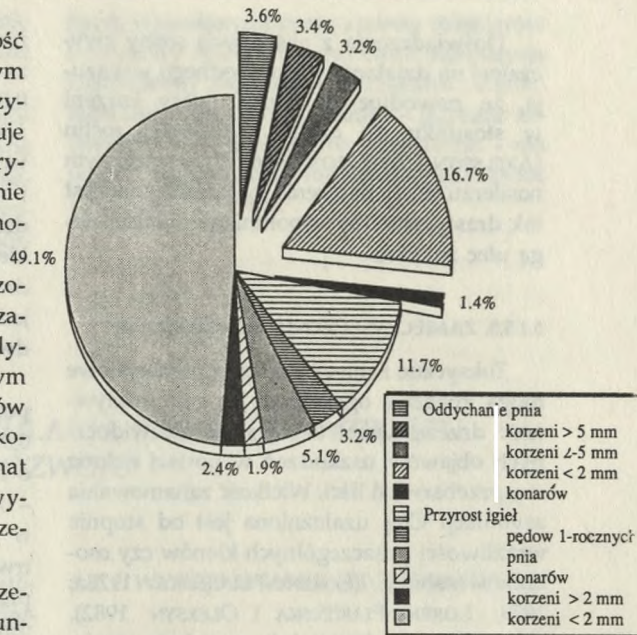
ich produkcję zużywana jest równowartość 10-15% biomasy powstałego w tym samym okresie drewna. W związku z tym, że przyrost organów generatywnych charakteryzuje się pierwszeństwem pod względem dystrybucji fotoasymilatów, w okresie szczególnie obfitego urodzaju nasion straty biomasy mogą być znaczne.

Do oszacowania bilansu wymiany gazowej drzew, potrzebne są dane dotyczące zarówno produkcji fotosyntetycznej, jak i oddychania poszczególnych organów. Słabym punktem większości tego typu szacunków jest zbyt mało informacji o oddychaniu korzeni. Nieliczne dane, jakie na ten temat posiadamy, dotyczą głównie pomiarów wykonanych na młodych roślinach lub na korzeniach odciętych (LINDER i TROENG 1981b).

Straty wywołane przez oddychanie korzeni różnią się znacznie w zależności od gatunku, warunków ekologicznych i metod oceny. Zdaniem EIDMANNA (1962) na oddychanie korzeni roślin iglastych zużywanych jest 40-60% produktów fotosyntezy. HAGIHARA i HUZUMI (1981) obliczyli, że udział korzeni w oddychaniu wynosi 27%. W przypadku sosny zwyczajnej LINDER i TROENG (1981b) oszacowali te straty u 20-letnich drzew na 23%, a ÅGREN i wsp. (1980) u 14-letnich drzew na 6%. Z badań przeprowadzonych przez LINDERA i TROENGA (1981b) wynika, że sosna zwyczajna w wieku 20 lat zużywa około 28% produkcji fotosyntetycznej na oddychanie i 72% na przyrost biomasy różnych organów (ryc. 5.8). W przyroście tym zaskakująco duży może się wydawać udział drobnych korzeni, o grubości poniżej 2 mm. W różnych okresach życia dynamika przyrostów poszczególnych organów u sosny zwyczajnej ulega istotnym zmianom. W pierwszych kilkunastu latach przyrost korzeni jest znacznie bardziej intensywny, niż w okresie późniejszym (OVINGTON 1957; ALBREKTSON 1980).

#### 5.1.5.2. BILANS WODNY

Istotnym czynnikiem, od którego zależy produktywność, jest także gospodarka wodna rośliny. Za jeden ze wskaźników tej zależ-



Ryc. 5.8. Szacunkowe zużycie produktów fotosyntezy na oddychanie i produkcje biomasy 20-letniego drzewa sosny zwyczajnej w centralnej Szwecji (wykreślono na podstawie danych LINDERA i TROENGA 1981). Przedstawiony schemat nie uwzględnia strat wywołanych przez oddychanie ciemniowe igieł, na które może być zużyte ok. 5-20% produktów fotosyntezy (przyp. autora)

ności uważany jest współczynnik transpiracji, który wskazuje ilość wody zużywanej przez roślinę na wytworzenie jednostki masy ( $T/A$ ). Współczynnik ten, charakteryzuje się znaczną zmiennością w zależności od czynników klimatycznych i edaficznych. Sosna zwyczajna potrzebuje średnio na wytworzenie 1 grama suchej masy około 220 g  $H_2O$  (CERTOV 1983). Dla porównania dla buka współczynnik ten równy jest 9, a dla dębu 344 g  $H_2O$   $g^{-1}s.m.$  (POLSTER 1950). POLSTER (1954) uszeregował w miarę wzrostu wartości  $T/A$  poszczególne rodzaje drzew leśnych w następującej kolejności: buk < jodlica < świerk < modrzew < SOSNA < brzoza < dąb. Współczynnik transpiracji jest generalnie wyższy u roślin zielnych. W przypadku gatunków typu  $C_3$  waha się on w granicach 520-840 g  $H_2O$   $g^{-1}s.m.$ , a dla gatunków typu  $C_4$  280-370 g  $H_2O$   $g^{-1}s.m.$  (LARCHER 1975).

Doświadczenia z ekspozycją sosny zwyczajnej na działanie stresu wodnego wskazują, że powoduje on wzrost masy korzeni w stosunku do części nadziemnej roślin (AXELSSON i AXELSSON 1986). Przy znacznym nasileniu suszy natężenie  $P_N$  ograniczone jest tak drastycznie, że wspomniane różnice mogą ulec zatarciu.

#### 5.1.5.3. ZANIECZYSZCZENIA PRZEMYSŁOWE\*

Toksyczne zanieczyszczenia przemysłowe mogą znacznie ograniczyć  $P_N$  i produktywność drzew, nawet bez wywołania widocznych objawów uszkodzeń w postaci nekroz czy przebarwień liści. Wielkość zahamowania asymilacji  $CO_2$  uzależniona jest od stopnia wrażliwości poszczególnych klonów czy osobników sosny (LORENC-PLUCIŃSKA 1978a; 1979; LORENC-PLUCIŃSKA i OLEKSYN 1982). Generalnie, osobniki lub populacje sosny zwyczajnej, które charakteryzują się w warunkach kontrolnych większą dynamiką przyrostów lub większym natężeniem fotosyntezy, należą do bardziej wrażliwych na działanie zanieczyszczeń (OLEKSYN 1981; 1988; OLEKSYN i BIAŁOBOK 1986). Sosny z północy (Szwecja, Rosja) i południa (Turcja, Jugosławia) wykazały mniejsze uszkodzenie igieł w terenie skażonym (ryc. 5.7).

Ważnym procesem ulegającym zakłóceniu pod wpływem zanieczyszczeń przemysłowych jest transport asymilatów. LORENC-PLUCIŃSKA (1986c) stwierdziła, że niezależnie od stosowanego stężenia  $SO_2$  (0,25-0,75 ppm), gaz ten hamował transport  $^{14}C$  w większym stopniu, niż pochłanianie  $^{14}CO_2$ . Również regeneracja transportu  $^{14}C$  przebiegała wolniej, niż regeneracja fotosyntezy. Ujemny wpływ  $SO_2$  na transport  $^{14}C$ -cukrów polegał w większym stopniu na zmniejszeniu poziomu tego procesu, niż na jakościowej zmianie składu transportowanych produktów.

W pewnych przypadkach niskie stężenia toksycznych gazów mogą stymulować natężenie fotosyntezy. Dla przykładu KATAINEN

i wsp. (1987) stwierdzili, że ekspozycja sosny zwyczajnej w przeciągu 5-30 dni na działanie 0,01 ppm  $SO_2$  stymulowała  $P_N$ . Wyższe stężenia dwutlenku siarki (0,034-0,187 ppm) powodowały zahamowanie natężenia  $P_N$  i wzrost natężenia  $R_D$ . Krótkotrwała, 5-godzinnna ekspozycja roślin na działanie wysokiego stężenia  $SO_2$  – 0,87 ppm powodowała drastyczne zahamowanie  $P_N$ . Spadek ten był jednakże całkowicie zregenerowany w ciągu dwóch tygodni po ekspozycji.

W innym doświadczeniu 7-dniowa ekspozycja roślin na działanie  $SO_2$  w stężeniu 0,075 ppm redukowała  $P_N$  sosny zwyczajnej o 17%, a w stężeniu 0,14 ppm w ciągu 5 dni – o 48% (HÄLLGREN i GEZELIUS 1982). Zmiany w natężeniu  $P_N$ , wywołane przez krótkotrwałe oddziaływanie dwutlenku siarki, były przez rośliny całkowicie regenerowane po umieszczeniu ich w atmosferze wolnej od tego gazu. W przypadku dłuższego oddziaływania toksycznych gazów na rośliny, zmiany te mogą być nieodwracalne, ze względu na możliwość wystąpienia zmian morfologicznych (SAXE 1983).

SKÄRBY i wsp. (1987) badali wpływ kilkumiesięcznej ekspozycji na działanie 0,06 – 0,2 ppm  $O_3$  jednorocznych pędów sosny zwyczajnej w 20-letnim drzewostanie. W ciągu dnia pochłanianie ozonu pozostawało w liniowej zależności od jego stężenia. Natomiast w ciągu nocy ozon był pochłaniany jedynie wówczas, gdy występował w najwyższym z badanych stężeń. W przeliczeniu na powierzchnię igieł  $P_N$  nie ulegała zmianie pod wpływem wyżej wymienionych stężeń ozonu. Gaz ten powodował natomiast istotny wzrost natężenia  $R_D$ .

Natężenie  $P_N$  i  $R_D$  może być także modyfikowane przez oddziaływanie promieniowania gamma. CHANDORKAR i CLARK (1986) eksponowali jednoroczne siewki sosny zwyczajnej na 10,15 mR h<sup>-1</sup> na składowisku odpadów radioaktywnych w Ontario (Kanada) oraz w terenie kontrolnym, w którym promienio-

\*Dodatkowe informacje na ten temat można znaleźć w opracowaniach KAROLEWSKIEGO (1989b), OLEKSYNA (1989a) oraz w rozdziale 5.7 niniejszej książki.



wanie to równe było  $0,03 \text{ mR h}^{-1}$ . Natężenie  $P_N$  w terenie radioaktywnym zredukowane było o 16%, a  $R_D$  o 12%.

Częstokroć zaburzenia w natężeniu procesów wymiany gazowej, obserwowane u roślin poddanych oddziaływaniu zanieczyszczeń przemysłowych czy innych czynników środowiskowych, są zmianami wtór-

nymi, wywołanymi przez zmiany rozmiarów i struktury igieł. Dla przykładu ekspozycja nasion sosny zwyczajnej na działanie promieniowania X jedynie pośrednio – poprzez zaburzenia we wroście i rozwoju roślin – ma wpływ na natężenie fotosyntezy (ŻELAWSKI i NALBORCZYK 1971).

## 5.2. HORMONALNA REGULACJA PROCESÓW WZROSTU I ROZWOJU\*

Hormony roślinne (fitohormony), do których zaliczamy auksyny, gibereliny, cytokiny, kwas abscysynowy i etylen, pełnią istotną rolę w procesach wzrostu i rozwoju roślin, a stosowane egzogennie w znacznym stopniu procesy te modyfikują. Związki te znalazły więc szerokie zastosowanie praktyczne.

Badaniom nad hormonami roślinnymi poświęcono już bardzo wiele prac, jednakże dane dotyczące drzew leśnych, a zwłaszcza szpilkowych, są raczej skąpe. Wynika to niewątpliwie z faktu, że w porównaniu z roślinami zielnymi, drzewa te stanowią znacznie trudniejszy obiekt doświadczalny, zarówno ze względu na długi cykl rozwojowy, jak też na trudności z wyizolowaniem i identyfikacją hormonów z tych roślin, zawierają one bowiem terpenoidy i żywice utrudniające właściwe oczyszczenie ekstraktów.

Opracowanie niniejsze nie ogranicza się do omówienia roli hormonów roślinnych tylko u sosny zwyczajnej, ale przedstawia dane dotyczące roślin z rodziny *Pinaceae*. Nie wyczerpuje ono jednak całości literatury dotyczącej problemu, lecz wskazuje tylko na rolę tych związków w podstawowych procesach związanych ze wzrostem i rozwojem sosny.

### 5.2.1. WYSTĘPOWANIE FITOHORMONÓW

#### 5.2.1.1. AUKSYNY

Związki o właściwościach auksyny, oznaczane za pomocą testów biologicznych, zostały po raz pierwszy stwierdzone u drzew szpilkowych, także u sosny, przez CZAJĘ w roku 1934. Późniejsze badania licznych autorów wykazały, że tego typu związki występują u sosny powszechnie. Obecność ich stwierdzono w różnych organach u wielu gatunków z rodziny *Pinaceae* (por. MICHNIEWICZ 1967; 1976). Zidentyfikowania auksyn u szpilkowych jako kwasu indolilo-3-octowego (IAA) za pomocą chromatografii gazowej sprzężonej ze spektrometrią masową dokonałi DE YOE i ZAERR (1976), a u sosny zwyczajnej SANDBERG i wsp. (1981), którzy stwierdzili że ośmiotygodniowe siewki tej sosny zawierały IAA w ilości  $46 \text{ ng.g}^{-1}$ .

Kwas indolilo-3-octowy może występować u sosny także w formie związanej. Związki takie, wyodrębnione przez WESTA (1977) z tkanek *Pinus radiata*, uwalniały się w środowisku alkalicznym. Obok IAA sosna zawiera także pochodne tego kwasu, jak np. nitryl kwasu indoliloctowego (IAN). Świad-

\*Opracował MARIAN MICHNIEWICZ