

zaindukowanych merystemów w kierunku formowania i różnicowania generatywnych organów żeńskich lub męskich wymaga z pewnością pośredniczącego działania innych, nie znanych dotąd czynników wewnętrznych lub zewnętrznych (CHAŁUPKA 1980).

Przedstawiony na rycinie 5.19 model indukcji kwitnienia u sosny zwyczajnej oparty jest w znacznej mierze na przypuszczeniach i wymaga dokładnych i wielostronnych badań wszystkich etapów procesu prowadzącego do zróżnicowania kwiatów żeńskich i męskich.

## 5.4. TRANSPORT\*

Warunkiem wzrostu i rozwoju rośliny jest odpowiednie zaopatrzenie całego jej organizmu w wodę i substancje pokarmowe. W wysokich drzewach ogromne ilości materiału organicznego i nieorganicznego muszą być przemieszczane na duże odległości. Wspecjalizowane drogi transportu rozciągające się przez całą roślinę umożliwiają skuteczną wymianę substancji pomiędzy korzeniami i liśćmi.

we, regulatory wzrostu, nukleotydyfosforany, enzymy, związki nieorganiczne.

Siły powodujące transport w ksylemie i floemie są różne. Wznoszenie się soku ksylemu jest pasywne i odbywa się na zasadzie gradientu potencjału wodnego. Transport we floemie wymaga udziału energii metabolicznej w postaci adenozyntroójfosforanu (ATP).

### 5.4.1. KIERUNKI TRANSPORTU

W układzie naczyniowym istnieją dwa główne systemy transportu:

1) ksylem, w którym woda i rozpuszczone w niej substancje (sok ksylemu) poruszają się zgodnie z kierunkiem prądu transpiracyjnego,

2) floem, w którym substancje rozpuszczone w wodzie (sok floemu) są przemieszczane zarówno w kierunku akropetalnym, jak i bazipetalnym.

Ksylem transportuje wodę, związki nieorganiczne i organiczne z systemu korzeniowego do części nadziemnej. We floemie odbywa się przemieszczanie produktów fotosyntezy z dojrzałych igieł do obszarów wzrostu i magazynowania, a także retranslokacja składników pokarmowych z tkanek przechowujących materiał zapasowy do wszystkich organów drzewa. Sok floemu zawiera węglowodany (głównie sacharozę), związki azoto-

### 5.4.2. TRANSPORT WODY

Transport wody z korzeni poprzez pień i gałęzie drzew do igieł odbywa się w ksylemie, który u drzew iglastych zawiera cewki – wydłużone martwe komórki o zdrewniałych ścianach komórkowych (HEJNOWICZ 1973). Pobieranie wody z podłoża i przewodzenie zachodzi na zasadzie biernej absorpcji wody (kohezji), a przepływ wody w układzie: gleba – roślina – atmosfera jest utrzymywany dzięki istnieniu gradientu ujemnego ciśnienia hydrostatycznego w poszczególnych elementach tego układu (TYREE i EWERS 1991). Elementy przewodzące wodę w drewnie można uznać za układ rurek, a transport wody można przedstawić za pomocą wzoru opartego na prawie POISSEUILLE'A (TAIZ i ZEIGER 1991).

$$J_v = \frac{r^2 P}{8 \eta x}$$

gdzie

$J_v$  – prędkość przepływu,

\*Opracowała BARBARA KIELISZEWSKA-ROKICKA



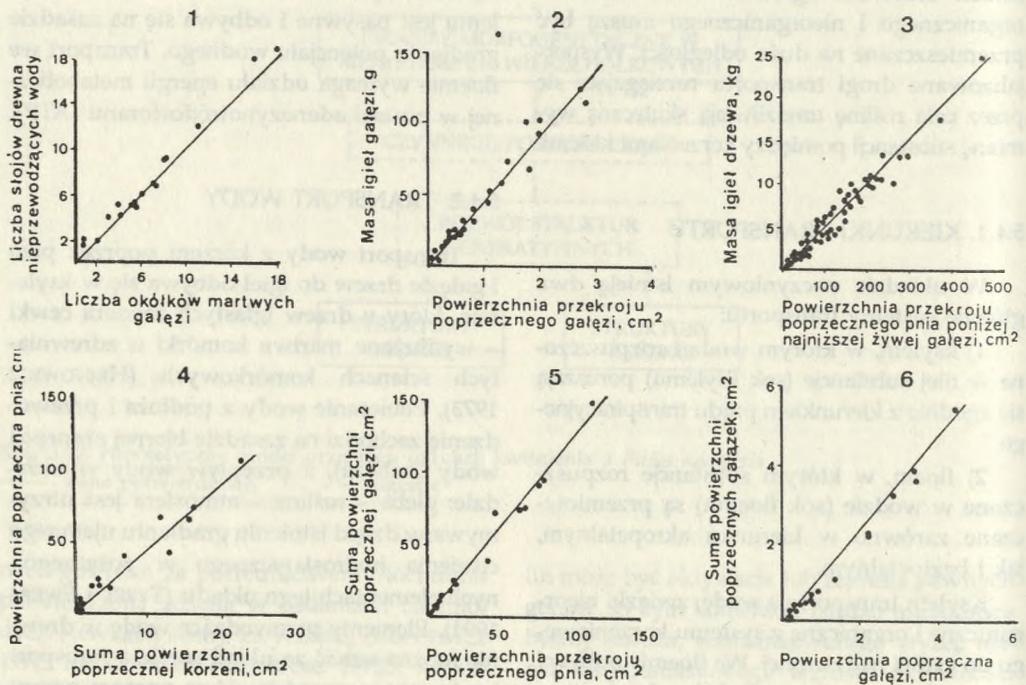
- $r$  – promień przekroju poprzecznego elementu przewodzącego (cewki),  
 $\eta$  – lepkość płynu,  
 $\frac{P}{x}$  – gradient ciśnienia.

Mała średnica cewki warunkuje stosunkowo wolny przepływ wody w ksylemie iglastych. Średnia prędkość przepływu wody w drewnie sosny nie przekracza 1m/godz (HUBER 1956). Prędkość przepływu wody zależy też od utraty wody przez roślinę w wyniku transpiracji. Na prędkość transportu wody wpływają pora roku, pora dnia, temperatura i wilgotność powietrza. Wzrost młodych igieł wiosną i różnicowanie się ksylemu wzmacnia transpirację, co powoduje zwiększenie transportu wody i pokarmów do rosna-

nych igieł z korzeni poprzez ksylem (KATAJINEN i VALTONEN 1985).

Natężenie transpiracji igieł sosny zwyczajnej jest prawie 3 razy mniejsze, niż liści buka i ponad 4 razy mniejsze niż liści brzozy (HUBER 1953).

Woda przemieszcza się pomiędzy cewkami poprzez liczne lejkowate jamki, głównie w ścianach promieniowych. Transport wody jest bardziej intensywny w drewnie wczesnym (wiosennym) niż w drewnie późnym (letnim) (BAUCH i in. 1972). W porównaniu z przepływem pionowym w pniu i gałęziach, przepływ poziomy pomiędzy słojami przyrostu rocznego jest mniejszy (HUBER 1956).



Ryc. 5.20. Zależności między: 1 – liczbą słoików drewna nie transportujących wody a liczbą okółków obumarłych gałęzi powyżej miejsca pomiaru u sosny zwyczajnej; 2 – powierzchnią przekroju poprzecznego gałęzi u jej podstawy a masą igieł na gałęzi; 3 – powierzchnią przekroju poprzecznego pnia na wysokości najniższej żywej gałęzi a masą igieł na drzewie; 4 – sumą powierzchni przekroju poprzecznego korzeni a powierzchnią przekroju poprzecznego pnia na wysokości najniższej żywej gałęzi; 5 – powierzchnią przekroju poprzecznego pnia na wysokości najniższej żywej gałęzi a sumą powierzchni przekroju poprzecznego wszystkich gałęzi na drzewie; 6 – powierzchnią przekroju poprzecznego podstawy gałęzi a sumą powierzchni przekroju poprzecznego jej gałązek (1 – 3 wg KAIPIAINEN i HARI 1985, 4 – 6 wg HARI i in. 1986)



Zarówno w pniu, jak i w gałęziach, każdy słoć przyrostu rocznego drewna jest połączony ontogenetycznie z jednym okółkiem gałęzi. Gdy gałęzie danego okółka zamierają, słoć przestaje przewodzić wodę. W pniu sosny zwyczajnej liczba słoików drewna, które nie transportują wody odpowiada liczbie okółków obumarłych gałęzi (ryc. 5.20(1)), a liczba pierścieni przewodzących wodę odpowiada liczbie okółków żywych gałęzi (KAIPIAINEN i HARI 1985).

Transport wody i związków pokarmowych z cienkich korzeni do igieł jest główną funkcją drewna, a jednocześnie jest zasadniczym czynnikiem decydującym o tworzeniu struktury drzewa (KAIPIAINEN i HARI 1985). W miarę rozwoju drzewa system transportujący wodę rozbudowuje się wzdłuż i szerzej. Rozmiary tkanek transportujących są skorelowane z wielkością tkanek konsumujących (SHINOZAKI i in. 1964). U sosny stwierdzono ścisłą zależność między powierzchnią przekroju poprzecznego gałęzi u jej podstawy i masą igieł na tej gałęzi, a także między powierzchnią przekroju poprzecznego pnia na wysokości najniższej żywej gałęzi i masą igieł na całym drzewie (MÄLKÖNEN 1974; KAIPIAINEN i HARI 1985). Ryciny 5.20(2) i 5.20(3) przedstawiają zależności między powierzchnią przekroju tkanek transportujących a masą igieł.

Stwierdzono istnienie regularności w rozmiarach organów transportujących wodę w obrębie tego samego drzewa sosny zwyczajnej (HARI i in. 1986). Ścisłą zależność liniową zaobserwowano między: 1) powierzchnią przekroju poprzecznego pnia na wysokości najniższej żywej gałęzi a sumą powierzchni przekroju poprzecznego korzeni, 2) powierzchnią przekroju poprzecznego pnia na wysokości najniższej żywej gałęzi a sumą powierzchni przekroju poprzecznego gałęzi, 3) powierzchnią przekroju poprzecznego podstawy gałęzi a sumą powierzchni przekroju poprzecznego jej gałązek [ryc. 5.20(4), 5.20(5), 5.20(6)]. Zakładając istnienie równowagi między budową i funkcją tkanek przewodzących HARI i wsp. (1986) zaproponowali hipotezę, według której wielkość

tkanki transportującej wodę jest w równowadze z jej zapotrzebowaniem na wodę. Zdaniem tych autorów u sosny zdolność korzeni, pnia i gałęzi do transportu wody można określać w obrębie drzewa na podstawie wielkości powierzchni przekroju poprzecznego tych organów (HARI i in. 1986).

Układ elementów przewodzących w słoju jest spiralny. W ich przebiegu w młodych drzewach sosny zwyczajnej dominuje kierunek Z, czyli w prawo (HEJNOWICZ 1964). Nachylenie elementów przewodzących często zmienia się z roku na rok, a ślimakowaty strumień wody (obserwowany po wprowadzeniu barwnika do drewna) może różnić się w kolejnych słojach przyrostu rocznego. W konsekwencji takiej budowy ten sam koreń w kolejnych latach może mieć kontakt z różnymi gałęziami, a każda gałąź może być połączona osiowo z wieloma korzeniami. Jest to korzystne dla optymalnego dostarczania wody do wszystkich gałęzi w koronie drzewa (VITÉ 1958; VITÉ i RUDINSKY 1959; KOZŁOWSKI i WINGET 1963).

Obecność ektomikoryzy na korzeniach poprawia u sosny transport wody (patrz rozdz. 5.5).

### 5.4.3. TRANSPORT AZOTU

Azot jest transportowany zarówno w formie nieorganicznej, jak i organicznej. We flocie azot jest przemieszczany w formie związków organicznych, a w ksylemie może być transportowany w postaci jonów nieorganicznych i cząsteczek organicznych.

Uważa się, że najistotniejszym czynnikiem regulującym procesy asymilacji azotu u drzew jest forma i stężenie azotu w glebie. Wzrost roślin zależy od dostępności nieorganicznego azotu, który w glebie leśnej często stanowi mniej niż 1% ogólnej ilości azotu (CARLYLE 1986).

#### 5.4.3.1. ASYMLACJA I TRANSPORT AZOTU NIEORGANICZNEGO

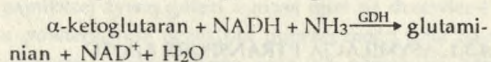
Azot nieorganiczny występuje w glebie głównie w formie amonowej ( $\text{NH}_4^+$ ) i azota-



nowej ( $\text{NO}_3^-$ ). Stężenia tych jonów w strefie korzeniowej są zależne od prędkości przebiegu procesów mineralizacji (amonifikacji i nityfikacji) azotu organicznego. W glebach leśnych, które są na ogół umiarkowanie lub silnie kwaśne, proces nityfikacji jest zahamowany, a najbardziej powszechną formą azotu dostępną dla drzew leśnych jest jon amonowy (ADAMS i ATTWILL 1982a; 1982b; BERG 1986; VOGT i EDMONDS 1982; EISENSTAT i CALDWELL 1988). W niezmiennym ekosystemie leśnym stosunek  $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$  jest bliski 10:1 (CARLYLE 1986). Przy optymalnym stężeniu azotu w podłożu forma amonowa jest pobierana skuteczniej przez siewki sosny niż forma azotanowa (INGESTAD 1979), jednakże jony azotanowe stanowią dodatkowe źródło azotu i są pobierane przez korzenie drzew (VOGT i EDMONDS 1982). Zbyt wysokie stężenia azotu wywołują niekorzystne efekty – wpływają na zmiany pH wokół i wewnątrz korzeni, a w rezultacie na pobieranie jonów. Obecność mikoryzy zwiększa zdolność pobierania amonu i azotanu przez korzenie siewek drzew iglastych (RYGIEWICZ i in. 1984a; 1984b).

Jony amonowy i azotanowy są pobierane aktywnie przez korzenie (RUNGE 1983), chociaż może także występować pobieranie bierne, dyfuzyjne (LEE i STEWARD 1978). Stosując izotop  $^{15}\text{N}$  stwierdzono, że jony amonowe są wbudowywane do cząsteczek organicznych w korzeniach, a tylko niewielka część  $\text{NH}_4^+$  może być przemieszczana w ksylemie do pędów (MARTIN i in. 1981). Niewiele wiadomo na temat enzymów związanych z asymilacją azotu w korzeniach i liściach drzew iglastych. Badania prowadzone na innych roślinach (głównie zielnych okrytozależnych) pokazały, że asymilacja azotu amonowego może zachodzić dwoma szlakami metabolicznymi.

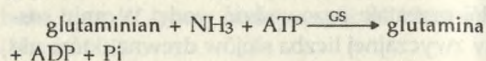
1. Poprzez aminację  $\alpha$ -ketoglutaranu



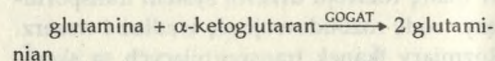
Reakcja ta jest katalizowana przez dehydrogenazę glutaminianową (GDH), którą u wielu roślin zlokalizowano w mitochondriach, chloroplastach

i cytozolu (MIFLIN i LEA 1980) i jest też aktywna w tkankach sosny.

2. Poprzez włączanie azotu amonowego do glutaminianu



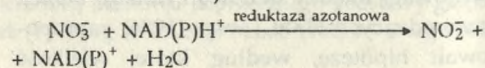
Tę reakcję katalizuje syntetaza glutaminowa (GS), która u okrytozależnych występuje w cytozolu korzeni oraz w cytozolu i chloroplastach liści (OAKS i HIREL 1985). Produkt reakcji – glutamina – może być transportowana wraz z wodą w ksylemie do innych organów drzewa lub przekształcana do glutaminianu w reakcji katalizowanej przez syntezę glutaminianową (GOGAT) zlokalizowaną u okrytozależnych w plastydach korzeni (EMES i FOWLER 1979) i w chloroplastach liści (MIFLIN i LEA 1980).



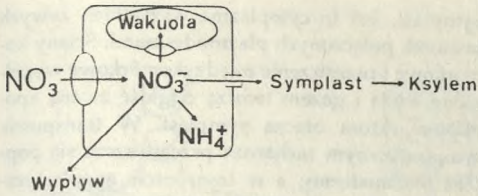
Udowodniono, że u drzew iglastych glutaminian może być syntetyzowany, tak jak u innych roślin, w cyklu GS/GOGAT (DURZAN 1982; VEZINA i in. 1988; MARGOLIS i in. 1988). Obecność syntetazy glutaminowej (GS) stwierdzono w igłach, pędach i korzeniach młodych siewek *Pinus banksiana*, a jej całkowita aktywność była skorelowana z aktywnością wzrostową poszczególnych części siewek. W czerwcu 72% całkowitej aktywności enzymu zlokalizowano w części nadziemnej, a w końcu sierpnia, po zahamowaniu wzrostu pędu, tylko 1% aktywności GS znaleziono w igłach, a 79% w korzeniach.

Jon  $\text{NO}_3^-$  po wnikięciu do komórek epidermy korzenia może wejść na jedną z czterech możliwych dróg: 1) może wypłynąć przez ścianę komórkową do otaczającego korzeń środowiska, 2) może wnikać do wakuoli, 3) może natychmiast po wnikięciu zostać zredukowany w korzeniu przy udziale reduktazy azotanowej i reduktazy azotynowej do  $\text{NH}_4^+$ , a następnie przekształcony do związków organicznych, u sosny głównie do argininy i glutaminy, które są transportowane w ksylemie do pnia i igieł lub magazynowane w korzeniu, 4) może być bezpośrednio przemieszczony do ksylemu, a dalej do pnia i igieł i tam magazynowany w komórkach (ryc. 5.21).

Reakcja redukcji azotanu przez reduktazę azotanową zachodzi u wielu roślin w cytozolu (BEEVERS i HAGEMAN 1983).

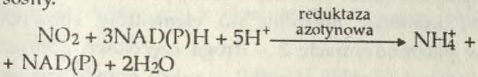






Ryc. 5.21. Możliwe drogi przeznaczenia jonu azotanowego pobranego przez komórkę epidermy korzenia. Jon  $\text{NO}_3^-$  może być: 1 – wydzielony z powrotem do apoplastu lub do podłoża; 2 – przemieszczony do wakuoli i tam przechowywany; 3 – zredukowany do jonu amonowego; 4 – bezpośrednio przemieszczony do ksylemu i transportowany w ksylemie do części nadziemnej (wg REDINBAUGH i CAMPBELL 1991)

Wyniki badań prowadzonych na zielnych roślinach okrytozalążkowych pokazały, że azotyn jest transportowany do plastydów, a w zielonych tkankach do chloroplastów. W plastydach reduktaza azotynowa redukuje azotyn do amonu (OAKS i HIREL 1985). Brak na ten temat danych dotyczących sosny.



Większość azotanu pobranego przez drzewa iglaste (60-90%) jest asymilowana w korzeniach (MARTIN i in. 1981; ADAMS i ATIWILL 1982a; 1982b; FAYE i in. 1986; SARJALA i in. 1987; PIETILÄINEN i LÄHDESMÄKI 1988; SCHEROMM i PLASSARD 1988). Aktywność reduktazy azotanowej w korzeniach *P. radiata* była około 10 razy wyższa niż w pędach (PLASSARD i in. 1986). Znakowany izotopem azotan  $^{15}\text{N}-\text{NO}_3$  był magazynowany głównie w korzeniach siewek *Pinus sylvestris*, *P. pinaster*, *P. radiata* i *P. nigra* (MARTIN i in. 1981; PLASSARD i in. 1986), ale w siewkach *P. nigra*  $^{15}\text{N}-\text{NO}_3$  był częściowo transportowany do hypokotyli i liści (MARTIN i in. 1981). Autor nie stwierdził obecności jonów azotanowych w igłach, co może znaczyć, że azot dociera do igieł w formie zredukowanej lub że reduktaza azotanowa zlokalizowana w igłach natychmiast redukuje azotan.

Wzrost stężenia azotanu w podłożu indukuje syntezę reduktazy azotanowej (HEWITT i in. 1976; BEEVERS i HAGEMAN 1983). Przy niższych stężeniach  $\text{NO}_3^-$  reduktaza azotanowa jest akumulowana tylko w komórkach epidermy korzenia, a przy wyższych stężeniach  $\text{NO}_3^-$  zarówno w komórkach epidermy, jak i kory korzeni (RUFTY i VOLK 1986). Wysokie stężenie  $\text{NO}_3^-$  w podłożu stymuluje także wzrost asymilacji azotanu w igłach (SARJALA 1991). Po przekształceniu azotanu do azotynu poziom

reduktazy azotanowej w komórkach obniża się. Indukcję reduktazy azotanowej poprzedza wzrost poziomu specyficznego dla tego enzymu informacyjnego kwasu rybonukleinowego (KLEINHOFES i in. 1989).

#### 5.4.3.2. TRANSPORT AZOTU ORGANICZNEGO

Cukry, kwasy organiczne i aminokwasy przemieszczają się z pędów poprzez floem do korzeni, gdzie wchodzą w reakcje z pobranymi przez korzenie azotem nieorganicznym i są przekształcane w organiczne związki azotowe, które są transportowane w ksylemie z powrotem do pędów (NAMBIAR i FIFE 1987; PATE 1980; 1983). U sosny azot organiczny występuje i jest transportowany głównie w formie argininy i glutaminy (BARNES 1962; RAMAIAH i in. 1971; GEZELIUS 1986). Udział asparaginy, kwasu glutaminowego, kwasu asparaginowego i proliny w puli związków azotowych sosny jest stosunkowo mały.

#### 5.4.4. TRANSPORT WĘGLOWODANÓW

Węglowodany są transportowane z miejsca syntezy lub magazynowania poprzez floem w postaci cukrów niezredukowanych, głównie w postaci sacharozy, która stanowi ponad 95% suchej masy przemieszczanego materiału. Ta część rośliny, z której następuje eksport asymilatów jest donorem, a część rośliny, która importuje produkty asymilacji jest akceptorem. Floem sosny jest zbudowany z komórek sitowych, komórek STRASBURGERA i komórek parenchymatycznych. Komórki STRASBURGERA (zwane także komórkami białkowymi) są funkcjonalnie i fizjologicznie podobne do komórek towarzyszących roślin okrytozalążkowych. Transport produktów fotosyntezy przebiega w kilku etapach: 1) transport triozyfosforanów (fosforan D-gliceroaldehydu, fosforan dwuhydroksyacetonu, kwas 3-fosfoglicerynowy) z miejsca ich syntezy, czyli chloroplastów do otaczającej cytoplazmy, gdzie są przekształcane do sacharozy; 2) przemieszczanie się sacharozy z komórek miękkiszowych do komórek STRASBURGERA; 3) transport sacharozy do elementów sitowych, czyli załadunek floemu; 4) transport



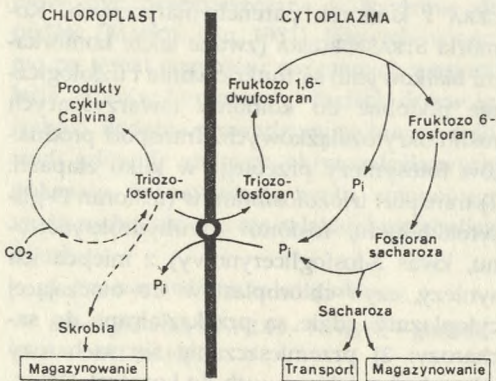
w elementach sitowych z igieł do stref wzrostu lub magazynowania; 5) przemieszczanie substancji z floemu do komórek docelowych, czyli rozładunek floemu.

Przemieszczanie produktów asymilacji z chloroplastów do tkanki przewodzącej jest transportem krótkodystansowym. Transport na dalekie odległości w elementach sitowych, jest transportem dalekodystansowym.

Wśród zagadnień dotyczących transportu floemowego stosunkowo dobrze poznane są drogi translokacji, zawartość soku floemu, szybkość transportu substancji. Natomiast mało poznane są mechanizmy załadunku i rozładunku floemu, transportu dalekodystansowego, rozdzielanie asymilatów w roślinie. Badania transportu floemowego prowadzono głównie na roślinach okrytozalążkowych, a na temat transportu we floemie roślin iglastych spekuluje się prawie wyłącznie na podstawie wyników badań ultrastruktury.

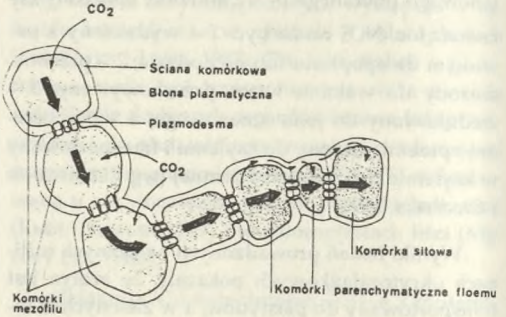
Przemieszczanie cząsteczki triozyfosforanu z chloroplastu do cytoplazmy komórki miękiszowej jest powiązane z jednoczesnym transportem nieorganicznego fosforanu z cytoplazmy do chloroplastu. Ta wymiana u roślin okrytozalążkowych następuje przy udziale nośnika białkowego (ryc. 5.22). Mechanizm tego transportu u sosny nie jest dotąd poznany.

Sacharoza syntetyzowana w cytoplazmie komórek miękiszowych może być przemieszczana do tkanek przewodzących, w zależności od gatunku, drogą symplastyczną lub drogą apoplastyczną.



Ryc. 5.22. Uproszczony schemat syntezы sacharozy (wg PREISS 1982).  $P_i$  – nieorganiczny fosforan

Symplast, jest to cytoplazma wszystkich żywych komórek połączonych plazmodesmami. Ściany komórkowe i przestrzenie międzykomórkowe wypełnione wodą i gazem tworzą ciągłość zwaną apoplastem, która otacza symplast. W transporcie symplastycznym sacharoza przemieszcza się poprzez plazmodesmy, a w transporcie apoplastycznym wypływa z komórek mezofilowych do apoplastu (ryc. 5.23).

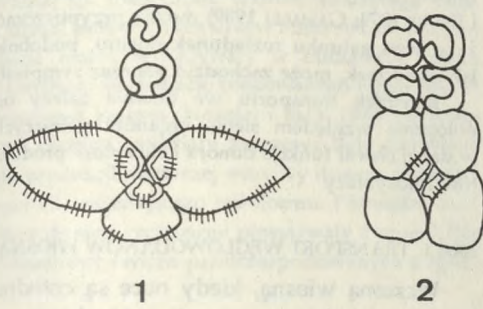


Ryc. 5.23. Schemat przedstawiający możliwe drogi ladowania floemu w liściach: 1 – droga poprzez symplast (duże strzałki) – cukry przemieszczają się od komórek mezofilu do elementów sitowych w plazmodesmach; 2 – droga częściowo poprzez apoplast (cienkie strzałki) – cukry przedostają się do apoplastu w pobliżu kompleksu: komórka towarzysząca – komórka sitowa i z apoplastu są transportowane do cytoplazmy tych komórek (wg TAIZ i ZEIGER 1991)

Badania ultrastruktury pokazały, że komórki parenchymatyczne, które w tkankach przewodzących przylegają do elementów sitowych, w zależności od gatunku bardzo różnią się pod względem liczby i rozmieszczenia plazmodesm w ścianach komórkowych (ryc. 5.24). Komórki, które mają liczne i rozgałęzione plazmodesmy, zgrupowane w pola plazmodesmowe zarówno na ścianach sąsiadujących z komórkami chlorenchymy, parenchymy, jak i na ścianach przylegających do elementów sitowych nazywane są komórkami typu otwartego. Komórki, które mają plazmodesmy tylko na ścianach sąsiadujących z elementami sitowymi, są nazywane komórkami typu zamkniętego (GAMALEI 1989; 1991).

Komórki STRASBURGERA u drzew iglastych posiadają pola plazmodesmowe i zalicza się je do typu otwartego (PARAMESWARAN 1971; NEUBERGER i EVERT 1974; SAUTER 1980). GAMALEI (1989; 1991) sugeruje, że u roślin, które mają we floemie komórki parenchymatyczne typu otwartego, załadunek asymilatów do elementów sitowych floemu może zachodzić dwiema drogami: symplastyczną i apo-

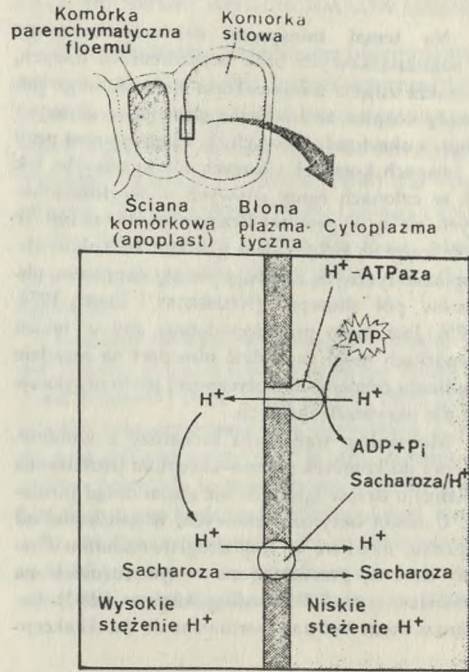




Ryc. 5.24. Schemat dwóch głównych rodzajów drobnych żyłek w liściach: 1 – żyłki zawierające komórki parenchymatyczne typu otwartego, tzn. z licznymi plazmodesmami w ścianach komórkowych, zarówno od strony elementów sitowych, jak i od strony parenchymy; komórki STRASBURGERA sosny są komórkami typu otwartego; 2 – żyłki zawierające komórki parenchymatyczne typu zamkniętego, tzn. z plazmodesmami tylko na ścianach sąsiadujących z elementami sitowymi (wg GAMALEI 1989)

plastyczną. Transport drogą symplastyczną wymaga mniej energii i jest bardziej ekonomiczny niż transport apoplastyczny. Jednakże w niekorzystnych warunkach, szczególnie w niskiej temperaturze, główną lub jedyną drogą transportu sacharozy do tkanek przewodzących staje się droga apoplastyczna. U roślin okrytozalążkowych stwierdzono hamowanie translokacji poprzez symplast przy 10°C i jej zatrzymanie w temperaturze 2-4°C (GEIGER i SOVONICK 1975).

Załadunek sacharozy do floemu zachodzi aktywnie wbrew gradientowi jej stężenia z udziałem ATP i  $H^+$ -ATP-azy. W soku floemu wierzby stwierdzono wysoki poziom ATP (GARDNER i PEEL 1969), a enzym hydrolizujący ATP –  $H^+$ -ATP-aza jest obecny w membranach plazmatycznych floemu liści i korzeni rącznika pospolitego (BROWNING i in. 1980). Transport sacharozy następuje jednocześnie z transportem jonów wodorowych z obszaru ściany komórkowej (apoplast) do cytoplazmy (symplast) komórki sitowej (ryc. 5.25). Jon wodorowy jest wypompowywany z cytoplazmy komórki sitowej do ściany komórkowej przez „pompe protonową”  $H^+$ -ATP-azę (HUMPHREYS 1978), a jednocześnie następuje hydroliza ATP. Inhibitory ATP-azy, np. DPN (dwunitrofenol), DES (dwyhydroksydwuetylostilben) hamują transport sacharozy (LORENC-PLUCIŃSKA i ZIEGLER 1988), a czynniki



Ryc. 5.25. Schemat przedstawiający prawdopodobny mechanizm transportu sacharozy z apoplastu do cytoplazmy komórek sitowych. Wbudowana w błonę plazmatyczną pompa protonowa ( $H^+$ -ATPaza) wypompowuje protony z cytoplazmy komórki sitowej do obszaru ściany komórkowej, czego wynikiem jest różnica stężeń protonów. Spontaniczna tendencja do wyrównania stężeń protonów i potencjału elektrycznego sprawia, że protony dyfundują ze ściany komórkowej do cytoplazmy, a z każdym protonem jednocześnie transportowana jest cząsteczka sacharozy (wg TAIZ i ZEIGER 1991)

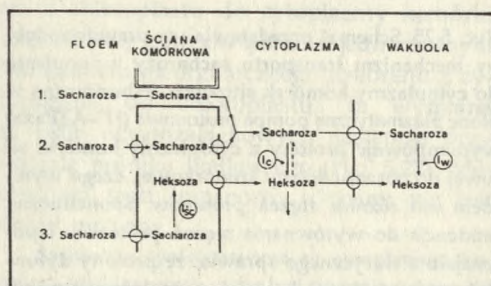
stymulujące aktywność ATP-azy wzmagają aktywny transport cukru (LORENC-PLUCIŃSKA 1988c).

Transport na daleki dystans we floemie roślin okrytozalążkowych tłumaczy kilka hipotez, z których najpopularniejsza jest hipoteza MÜNCHA. Zakłada ona, że między donorem i akceptorem związków pokarmowych powstaje różnica ciśnienia osmotycznego. Sok floemu przepływa przez otwory sitowe z miejsca o wysokim ciśnieniu, do komórek o niższym ciśnieniu osmotycznym. Hipoteza ta nosi też nazwę hipotezy transportu masowego, ponieważ według niej cząsteczki rozpuszczone i cząsteczki wody przemieszczają się z jednakową prędkością, którą określa się w jednostkach specyficznego transportu. Dla *Pinus sylvestris* ten specyficzny transport ma wartości około  $1 \text{ g} \times \text{godz}^{-1} \times \text{cm}^{-2}$  floemu (HO i in. 1989).



Na temat transportu dalekodystansowego u nagozalążkowych brak bezpośrednich danych, jednakże zdjęcia z mikroskopu elektronowego pokazały różnice w budowie elementów sitowych nago- i okrytozalążkowych. U *Pinus resinosa* pory w ścianach komórek sitowych nie są otwarte, tak jak w członach rurek sitowych u okrytozalążkowych, ale są wypełnione licznymi membranami. Te membrany są połączone z gładkim retikulum endoplazmatycznym znajdującym się naprzeciw obszarów pól sitowych (NEUBERGER i EVERT 1974; 1975). Jest mało prawdopodobne, aby w takich komórkach mógł zachodzić transport na zasadzie gradientu ciśnienia osmotycznego, jak to przyjmuje się dla okrytozalążkowych.

Mechanizm transportu sacharozy z komórek floemu do komórek organu-akceptora (rozładunek floemu) u drzew iglastych nie został dotąd poznany. U roślin okrytozalążkowych, w zależności od gatunku, możliwe są trzy drogi rozładunku floemu, które są przedstawione w tym rozdziale na schemacie (ryc. 5.26) według MORRISA (1983). Sacharoza może być transportowana do tkanki akcep-



Ryc. 5.26. Schemat przedstawiający możliwe drogi transportu sacharozy z komórek sitowych do komórek organu-akceptora (rozładunek floemu): 1 – transport cząsteczek sacharozy w symplacie poprzez plazmodesmy; 2 – transport cząsteczek sacharozy przez ściany komórkowe; 3 – hydroliza cząsteczek sacharozy w ścianie komórkowej przez inwertazę i transport uwolnionych heksoz do cytoplazmy.  $I_{sc}$ ,  $I_c$ ,  $I_w$  – inwertazy ściany komórkowej, cytoplazmy, wakuoli (kolejno) (wg MORRIS 1983)

tora drogą symplastyczną lub apoplastyczną: 1) całe cząsteczki sacharozy mogą być przemieszczane drogą symplastyczną poprzez plazmodesmy; 2) całe cząsteczki sacharozy są przemieszczane przez ściany komórkowe; 3) całe cząsteczki sacharozy są przemieszczane do wnętrza ściany komórkowej, gdzie pod wpływem kwaśnej inwertazy ulegają hydrolizie, a uwolnione w tej reakcji heksozy są przemieszczane poprzez membranę plazmatyczną

do cytoplazmy. Na podstawie badań ultrastruktury floemu sosny (PARAMESWARAN 1971; NEUBERGER i EVERT 1974; GAMALEI 1989) można przypuszczać, że u tego gatunku rozładunek floemu, podobnie jak załadunek, może zachodzić poprzez symplast.

Kierunek transportu we floemie zależy od położenia względem siebie organów pełniących w danej chwili funkcje donora i akceptora produktów fotosyntezy.

#### 5.4.4.1. TRANSPORT WĘGLOWODANÓW WIOSNĄ

Wczesną wiosną, kiedy noce są chłodne i straty cukrów w procesie oddychania są niewielkie, a wzrost wydłużeniowy i radialny rośliny nie został jeszcze podjęty, część zasymilowanego węgla jest przechowywana w igłach, a część przemieszczana do pędu poniżej miejsca asymilacji i do korzeni (GORDON i LARSON 1968). Cukry przetransportowane do pnia są tam zmagazynowane w postaci skrobi w drewnie w warstwie bielu. Ten silny wiosenny wzrost zawartości skrobi obserwowano od marca do czerwca w dziesięciu najmłodszych słojach drewna przy niewielkim spadku zawartości cukrów rozpuszczalnych i niezmienionym poziomie tłuszczów (FISCHER i HÖLL 1992). Transport do pnia i korzeni zostaje zahamowany wówczas, gdy zaczyna się wzrost nowych pędów i jest podejmowany na nowo po zakończeniu wzrostu tych pędów (SHIROYA i in. 1966; GORDON i LARSON 1968; ZIEMER 1971).

W momencie rozpoczęcia wzrostu nowych pędów i igieł związki pokarmowe zmagazynowane w igłach, pniu i korzeniach zostają skierowane do rosnących tkanek. Obserwacje przemieszczania izotopu  $^{14}C$  udowodniły, że do młodych, rosnących igieł przemieszczają się głównie związki węgla zmagazynowane w jednorocznych igłach (GORDON i LARSON 1968; SCHIER 1970; URSINO i in. 1968; URSINO i PAUL 1973; SMITH i PAUL 1988). Materiały zapasowe zmagazynowane w pniu i korzeniach są tylko w bardzo nikłych ilościach przekazywane do gałęzi i igieł. Doświadczenia HANSENA i BECKA (1990) prowadzone na 8-letnich sosnach pokazały, że z puli węglowodanów (znakowanych izotopem węgla  $^{14}C$ ) zasymilowanych w październiku, po upływie 5 miesięcy 49% znajdowało się w pniach, 48% w korzeniach, a tylko 3% w igłach i gałęziach. Po 8 miesiącach od momentu asymilacji w pniu było 53%, w korzeniach 42%, a w igłach i gałęziach 5%  $^{14}C$ .



Związki węglowe syntetyzowane jesienią i magazynowane w pniu w ciągu zimy są zużywane wiosną do rozpoczęcia wzrostu radialnego pnia. Odcinki pnia 9-letnich drzew *Pinus sylvestris* w połowie marca wykazywały w obszarach floemu i kambium akumulację znakowanego węgla asymilowanego jesienią (HANSEN i BECK 1990). W połowie czerwca materiały zapasowe były zużywane do produkcji pierwszej warstwy drewna wczesnego i odpowiadającego mu floemu. Późniejsze warstwy drewna wczesnego powstawały z produktów fotosyntezy świeżo przetransportowanych z igieł.

#### 5.4.4.2. TRANSPORT WĘGLOWODANÓW LATEM

Do połowy lipca igły jednoroczne są głównym źródłem węglowodanów dla młodych, rosnących pędów (KOZŁOWSKI i WINGET 1964; DICKMANN i KOZŁOWSKI 1968; 1970; GORDON i LARSON 1968). Asymilaty z 2-letnich igieł są w tym czasie przemieszczane prawdopodobnie głównie do gałęzi, pnia i korzeni. Jedynie w przypadku usunięcia jednorocznych igieł produkty asymilacji z 2-letnich igieł są transportowane do rosnących pędów (ERICSSON 1978).

Nowe igły zaczynają transportować produkty fotosyntezy mniej więcej w połowie lipca, gdy ich zdolność do asymilacji jest podobna do zdolności starszych igieł. Wówczas związki węglowe z jednorocznych igieł i nadmiar asymilatów z igieł bieżącego przyrostu są przemieszczane w dół do pnia i do korzeni (URSINO i in. 1968; GORDON i LARSON 1968; ZIEMER 1971).

Badania prowadzone na 20-letnich drzewach sosny (ERICSSON 1978) pokazały, że przemieszczanie się produktów asymilacji z igieł jednorocznych i dwuletnich zachodzi najszybciej w okresie letnim (czerwiec – sierpień). Po 24 godzinach od asymilacji  $^{14}\text{C}$  w igłach pozostawało około 50% znakowanych asymilatów, a po 5 dniach 20-25%. Obserwowano także szybką utratę węgla  $^{14}\text{C}$  przez siewki sosny (GÓRAL 1973). Po 48 godzinach od momentu asymilacji siewki zawierały 60%, początkowej ilości  $^{14}\text{C}$ .

Pewne niewielkie ilości produktów asymilacji znakowanych  $^{14}\text{C}$  były wydzielane przez mikoryzowe korzenie siewek sosny zwyczajnej do podłoża, pobierane przez korzenie sąsiednich siewek i transportowane do ich pędów (BROWNLIE i in. 1983; CARLETON i READ 1991).

#### 5.4.4.3. TRANSPORT WĘGLOWODANÓW JESIENIĄ

Późnym latem i jesienią, po uformowaniu pąków i po osiągnięciu dojrzałości przez igły, produkty asymilacji przemieszczają się prawie wyłącznie w dół do pnia i do korzeni, co wykazali GORDON i LARSON (1968) dla *Pinus resinosa*, URSINO i wsp. (1968), URSINO i PAUL (1973), SMITH i PAUL (1988) dla *Pinus ponderosa* oraz HANSEN i BECK (1990) dla *Pinus sylvestris*.

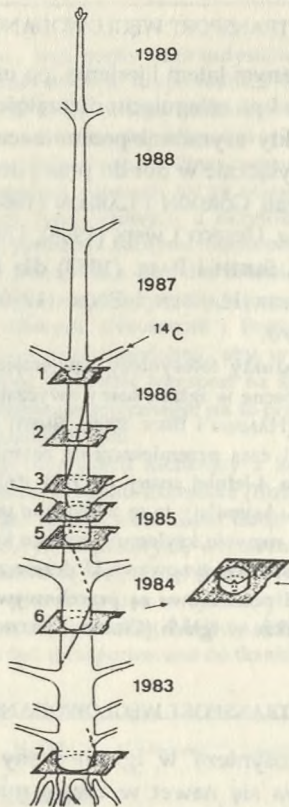
Produkty fotosyntezy zawierające węgiel  $^{14}\text{C}$  były obecne w igłach sosny zwyczajnej dłużej niż 5 dni (HANSEN i BECK 1990). SMITH i PAUL (1988) określili czas przemieszczenia asymilatów z igieł do pnia 4-letniej sosny na 7-14 dni, zależnie od sezonu. Asymilaty te są zużywane przede wszystkim do rozwoju ksylemu i wzrostu korzeni, a nadmiar jest magazynowany. U drzew zimozielonych związki pokarmowe są przechowywane w czasie zimy także w igłach (CHAPIN i KEDROWSKI 1983).

#### 5.4.4.4. TRANSPORT WĘGLOWODANÓW ZIMĄ

Fotosynteza w igłach sosny zwyczajnej odbywa się nawet w czasie mroźnych zim (KOZŁOWSKI i KELLER 1966), a produkty asymilacji mogą przemieszczać się do innych organów drzewa. Egzogenna sacharoza znakowana izotopem węgla  $^{14}\text{C}$  była transportowana zimą w pniu sosny z wierzchołka w dół (SAVIDGE i WAREING 1982).

FISCHER i HÖLL (1991) zaobserwowali silny wzrost zawartości tłuszczów i kwasów tłuszczowych w igłach sosny zwyczajnej jesienią i zimą, a obniżenie ilość skrobi. Wzrastała także zawartość cukrów prostych. Ilość glukozy, fruktozy, sacharozy, galaktozy i arabinozy w bielu pni dojrzałych drzew sosny zwyczajnej była nieco wyższa zimą niż w lecie, a zawartość rafinozy i stachylozy była zimą 5-krotnie wyższa niż latem (FISCHER i HÖLL 1992). Nie wiadomo czy wzrost ilości cukrów w pniu był wynikiem transportu z igieł, czy też efektem hydrolizy ścian komórkowych w czasie procesu transformacji bielu w twardziel, co sugerował ZIEGLER (1968). Niektórzy autorzy nie obserwowali w czasie zimy wzrostu zawartości substancji zapasowych, prawdopodobnie z powodu wysokiej aktywności oddechowej drzew (TROENG i LINDER 1982a; UNGERSON i SCHERDIN 1965).





Ryc. 5.27. Schematyczna rekonstrukcja drzewa sosny zwyczajnej, którego gałąź asymilowała w połowie października  $^{14}\text{CO}_2$ . W połowie czerwca następnego roku wykonano autoradiografię wycinków pnia (jak pokazano z prawej strony) od miejsca asymilacji  $^{14}\text{C}$  aż do jego podstawy. Obecność radioaktywnego węgla na kolejnych krążkach drewna pokazała wąską, ślimakowatą drogę produktów asymilacji w obszarze floemu od znakowanej gałęzi do korzenia (wg HANSEN i BECK 1990)

#### 5.4.4.5. DROGA TRANSPORTU ASYMLATÓW

Transport produktów asymilacji we floemie odbywa się podobnie, jak transport wody w ksylemie, po drodze o kształcie spirali. W doświadczeniach HANSENA i BECKÁ (1990) w połowie października wybrane gałęzie 8-letnich drzew sosny zwyczajnej były wystawione na działanie  $^{14}\text{CO}_2$  w stężeniu podobnym do stężenia  $\text{CO}_2$  w otoczeniu, a w połowie czerwca następnego roku wykonano autoradiografię poprzecznych przekrojów każdego pnia od miejsca asymilacji  $^{14}\text{CO}_2$ , aż do jego

podstawy. Radiografia pokazała wąską, ślimakowatą ślad  $^{14}\text{C}$  w obszarze floemu idący od znakowanej gałęzi do korzenia (ryc. 5.27).

#### 5.4.5. RETRANSLOKACJA POKARMÓW ZE STARZEJĄCYCH SIĘ IGIEŁ

Igły sosny zwyczajnej zaczynają starzeć się jesienią w trzecim roku ich życia. Starzenie jest kontrolowane głównie genetycznie, ale wpływ na jego przebieg mają także dostęp światła i stężenie pokarmów, zwłaszcza azotu, w igłach (THOMAS i STODDART 1980). W czasie starzenia następuje dezintegracja struktur komórkowych i duża część uwolnionych związków pokarmowych zostaje wytransportowana z żółknących igieł. Makrocząsteczki są rozkładane na mniejsze, łatwiejsze do transportu, np. aminokwasy, nieorganiczny fosforan (THOMAS i STODDART 1980).

Zdolność drzew do retranslokacji pokarmów pozostaje pod kontrolą genetyczną, a jej skuteczność zależy od dostępu elementów pokarmowych w glebie, szybkości pobierania pokarmów i szybkości przyrostu nowych tkanek (FIFE i NAMBIAR 1982; 1984). Uważa się, że dynamika wzrostu drzewa jest głównym czynnikiem kontrolującym szybkość retranslokacji (FIFE i NAMBIAR 1984; BIRK i VITOUSEK 1986).

#### 5.4.6. TRANSPORT MAKRO- I MIKROELEMENTÓW

Najważniejsze makroelementy, jak np. azot, fosfor i potas są ruchliwe w sośnie. Ich zawartość w igłach zależy nie tylko od pobierania z gleby, ale także od fazy rocznego cyklu fizjologicznego, od pozycji igieł w koronie, od wieku igieł i wieku drzewa. Wapń, magnez i takie mikroelementy jak bor, cynk i żelazo występują w małych ilościach we floemie, ponieważ są bardzo słabo transportowane z ksylemu do floemu (PATE 1975). Wapń jest prawie zupełnie nieruchliwy, co powoduje jego akumulację w igłach w ciągu ich życia (KATAINEN i VALTONEN 1985; HELMISAARI 1992). Z reguły nieruchliwe elementy występują w glebie w wystarczających ilościach



ciach, podczas gdy ruchliwe pierwiastki są często w niedoborze.

W czasie wzrostu młodych pędów i igieł obniża się zawartość ruchliwych elementów w starszych igłach. Znaczące ilości azotu i fosforu (45-81%) mogą przemieścić się ze starszych igieł sosny zwyczajnej do młodszych (MÄLKÖNEN 1974; STACHURSKI i ZIMKA 1975). U sosen w wieku 35 lat zawartość azotu, fosforu i potasu w starszych igłach obniżała się silniej (62-92%) na stanowiskach nienawożonych niż na nawożonych, natomiast u drzew w wieku 100 lat nie stwierdzono różnic w retranslokacji tych elementów między stanowiskami nawożonymi i nienawożonymi (HELMISAARI 1992). Nadmiar substancji pokarmowych, który nie jest wykorzystany przez aktualnie rosnące tkanki, zostaje przesunięty do starszych igieł (KATAINEN i VALTONEN 1985).

#### 5.4.7. TRANSPORT HORMONÓW ROŚLINNYCH

Hormon roślinny jest to chemiczny regulator, syntetyzowany w jednym miejscu i transportowany w sposób aktywny lub bierny do innych miejsc w roślinie, w których działa specyficznym w niskich stężeniach (MATTHYSSE i SCOTT 1984). Stosunkowo najlepiej u sosny poznany został transport auksyny.

##### 5.4.7.1. TRANSPORT AUKSYNY

Kwas indolilo-3-octowy (IAA) – główna auksyna występująca u sosny, jest syntetyzowany nie tylko w rejonach wzrostu (rosnące pędy i młode igły), ale także w dojrzałych igłach (SAVIDGE i WAREING 1982). Przemieszczanie auksyny następuje w dwóch systemach transportu: 1) powolny polarny transport w rejonie kambium, 2) szybki niepolarny transport poprzez floem.

##### 5.4.7.1.1. Transport polarny

Auksyna wytworzona w tkankach wierzchołkowych drzewa (lub podana na wierzchołek egzogennie) jest transportowana

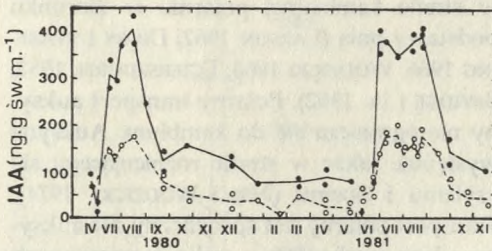
w strefie kambialnej polarnie w kierunku podstawy pnia (LARSON 1962; DIGBY i WAREING 1966; WODZICKI 1968; EGIERSZDORFF 1982; SAVIDGE i in. 1982). Polarny transport auksyny nie ogranicza się do kambium. Auksyna występuje także w strefie różnicującego się ksylemu i floemu (NIX i WODZICKI 1974). Transport polarny jest specyficzny dla auksyny, a jego mechanizm u roślin naczyniowych tłumaczą dwie hipotezy: 1) teoria polarnego wydzielania, 2) teoria chemiosmotyczna polarnej dyfuzji.

Według pierwszej z nich cząsteczki auksyny przemieszczają się w cytoplazmie od górnej do dolnej części komórki i są wydzielane poprzez ścianę komórkową za pomocą nośników wydzielania, a następnie na zasadzie swobodnej dyfuzji wnikają do komórki położonej poniżej. Energia jest potrzebna do utrzymania systemu nośników (GOLDSMITH 1977).

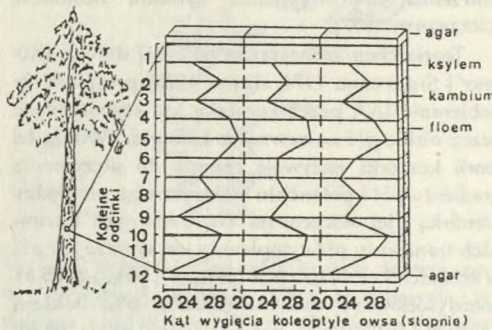
Teoria chemiosmotyczna polarnej dyfuzji (RUBERY i SHELDRAKE 1974; RAVEN 1975) postuluje, że pobieranie IAA przez komórkę jest stymulowane przez niskie pH na zewnątrz komórki. Według tej teorii komórki zużywają energię do utrzymania gradientu pH i potencjału elektrycznego pomiędzy komórką i jej otoczeniem. W normalnych warunkach transportu pH cytoplazmy jest wyższe niż pH w ścianach komórkowych ( $pH_{cyt.}=7$ ,  $pH_{śc.kom.}=5-6$ ). Niezdysocjowana auksyna (IAAH), jako bardziej lipofilna, jest łatwiej przepuszczana przez błony cytoplazmatyczne niż forma zdysocjowana (IAA<sup>-</sup>). W cytoplazmie przy neutralnym pH większa część cząsteczek auksyny (lekki kwas) dysocjuje do anionu (IAA<sup>-</sup>) i aniony gromadzą się w komórkach. Transport polarny odbywa się prawdopodobnie dzięki specyficznym białkom transportującym aniony poprzez błony cytoplazmatyczne na zewnątrz komórki (JACOBS i GILBERT 1983). Białka transportujące ułatwiają pasywny wypływ jonów IAA<sup>-</sup> poprzez błony plazmatyczne zgodnie z gradientem stężenia. Jony IAA<sup>-</sup> wnikają do kwaśnego rejonu ściany komórkowej i przyłączają proton. Powstają cząsteczki IAAH, które dyfundują do komórki położonej niżej.

Prędkość przepływu auksyny w polarnym transporcie jest mała (1-2 cm/godz). Egzogenne regulatory wzrostu (cytokinina, giberelina) zwiększają szybkość bazypetalnego transportu auksyny w izolowanych odcinkach pędów siewek sosny zwyczajnej (HEJNOWICZ i TOMASZEWSKI 1969). Maksymalny poziom auksyny w kambium pędów i pnia sosen rejestrowano pod koniec lata u *Pinus*





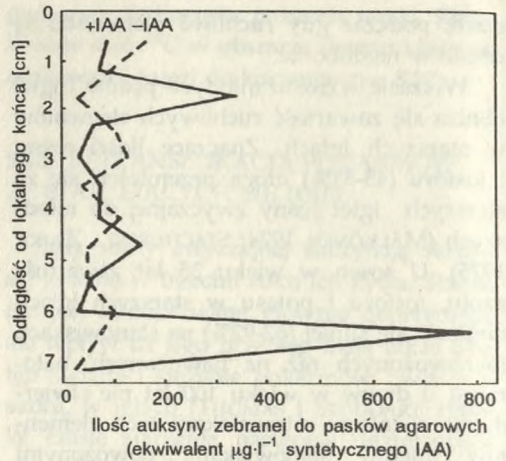
Ryc. 5.28. Zmiany stężenia IAA w pędzie głównym (linia ciągła) i w żywej części kory wtórnej pnia (linia przerywana) sosny zwyczajnej w czasie dwóch lat: 1980 i 1981. Badano najmłodsze, bieżące pędy, a na pniu międzywęzła, kolejno z lat 1978 i 1979. Strzałka wskazuje zmianę pędu i międzywęzła. Wyniki są średnią dwóch oznaczeń prób zebranych z trzech drzew (wg SANDBERG i ERICSSON 1987)



Ryc. 5.29. Bazyfetalny wpływ naturalnej auxyny z sąsiednich segmentów wycinka pnia sosny zwyczajnej. Powierzchnia badanego obszaru kambium stanowiła prostokąt o wymiarach 66 × 72 mm (wg WODZICKIEGO i ZAJĄCZKOWSKIEGO 1983)

*radiata* (JENKINS i SHEPHERD 1972; 1974), u *P. concolor* (SAVIDGE i WAREING 1980), u *P. sylvestris* (EGIERSZDORFF 1982; SANDBERG i ERIKSSON 1987). Zmiany stężenia IAA w pędach i w wewnętrznej części tak zwanej „kory wtórnej” pnia sosny w czasie dwóch sezonów wegetacyjnych przedstawia rycina 5.28. Część auxyny może być zmagazynowana w pniu w formie związanej i uwalniana wiosną (EGIERSZDORFF 1982).

Transport auxyny tłumaczy oscylacyjno-falowa koncepcja zaproponowana przez ZAJĄCZKOWSKIEGO i WODZICKIEGO (ZAJĄCZKOWSKI i WODZICKI 1978; ZAJĄCZKOWSKI i in. 1983). Autorzy tej koncepcji stwierdzili, że ilości auxyny wypływające przy końcu bazalnym z serii nadległych krótkich (6mm) odcinków regionu kambialnego pnia różnych gatunków



Ryc. 5.30. Zmiany naturalnej fali auxynowej przez egzogenną auxynę podaną apikalnie (wg WODZICKIEGO i in. 1988)

drzew, w tym także sosny zwyczajnej, zwiększają się i maleją cyklicznie tworząc obraz fali o długości większej niż długość pojedynczych komórek kambium (ryc. 5.29). Ustalono, że ta fala może przemieszczać się w przestrzeni trójwymiarowej i ma charakter ponadkomórkowy, chociaż jest zapewne wynikiem sprzężeń między komórkami uczestniczącymi w transporcie auxyny. Komórki funkcjonują w tym układzie jako oscylatory, a fala auxyny powstaje w wyniku przesunięcia fazy ich drgań wzdłuż osi polarności pierwotnej organu (ZAJĄCZKOWSKI 1980). Egzogenna auxyna podana apikalnie powoduje zwiększenie maksimów fali auxynowej, przy czym prędkość tej zmiany przewyższa kilkakrotnie prędkość aktywnego molekularnego transportu auxyny (ryc. 5.30) (WODZICKI 1978; WODZICKI i in. 1979; WODZICKI i in. 1988).

#### 5.4.7.1.2. Transport niepolarny

SAVIDGE i WAREING (1982) zaobserwowali, że w czasie zimy dojrzałe igły sosny syntetyzują auxynę, która następnie przemieszcza się do pnia. Badania autoradiograficzne wykazały transport egzogennej znakowanej auxyny w pniu, a badania mikroskopowe sugerowały obecność funkcjonujących komórek sitowych. W niskich temperaturach (poniżej 1°C) polarny transport ulega zahamowaniu, co stwierdził LITTLE (1981) u jodły. Pozwala to sądzić, że zimowy transport auxyny odbywa się w sposób niepolarny poprzez floem.



Niepolarny transport auksyny poprzez floem razem z cukrami, aminokwasami, produktami metabolizmu zachodzi u roślin okrytozalążkowych (GOLDSMITH i in. 1974; MORRIS i KADIR 1972) z prędkością 10-24 cm/godz. W systemie niepolarnym substancje mogą przemieszczać się w górę, w dół lub w obu kierunkach w zależności od stosunków wodnych i umiejscowienia tkanki docelowej.

U sosny transport poziomy auksyny od kambium do strefy dojrzewającego drewna zależy od jej ilości. W miarę wzrostu ogólnego poziomu auksyny zwiększa się jej procent w strefie drewna, natomiast gdy poziom auksyny jest niski, przeważająca jej część znajduje się w kambium i floemie (EGIERSZDORFF 1982).

#### 5.4.7.2. TRANSPORT CYTOKININ I KWASU ABSCYZYNOWEGO

Głównym źródłem cytokinin są korzenie (SKENE 1975), ale biosyntezę cytokinin stwierdzano także w liściach i pędach. Aktywność cytokinin u sosny zwyczajnej była wykrywana w korzeniach, pędach, igłach, pąkach, korce i kambium pnia oraz w jednorocznych szyszkach (ROGOZIŃSKA 1967; ROGOZIŃSKA i LEGOCKI 1969), przy czym najwyższą akty-

wność stwierdzano we wrześniu, a najniższą w maju.

Stwierdzono, że u roślin okrytozalążkowych cytokininy z korzeni są dostarczane w sposób ciągły do pędów z prądem wody w ksylemie (VAN STADEN i DAVEY 1979). Cytokininy u okrytozalążkowych są obecne również w soku floemu (HALL i BAKER 1972; VONK 1979; BAKER i ALLEN 1992), co wskazuje na możliwość recyrkulacji cytokinin w roślinie. Sposób wymiany cytokinin między sokiem ksylemu i sokiem floemu nie jest wyjaśniony, ale bezpośrednia wymiana jest mało prawdopodobna (BAKER i ALLEN 1992). W literaturze nie ma na ten temat doniesień dotyczących sosny.

Obecność kwasu abscyzynowego (ABA) była wykrywana u sosny w pąkach (ALDEN i ELIASSON 1970) i kambium (JENKINS i SHEPHERD 1972; 1974; WODZICKI i WODZICKI 1980; SAVIDGE i WAREING 1984). WODZICKI i WODZICKI (1980) stwierdzili akumulację ABA w rejonie kambium *Pinus sylvestris* jesienią. ABA może być syntetyzowany w liściach i stamtąd transportowany do pnia (WALTON 1980), ale jest też możliwe, że samo kambium syntetyzuje ABA. Wysoki poziom ABA znaleziono w kambium osobników *Pinus contorta* pozbawionych igieł, a także poniżej obrączki na pniu, co wykluczało transport tej substancji z igieł (SAVIDGE i WAREING 1984).

## 5.5. MIKORYZA\*

Mikoryza jest symbiotyczną zależnością powstającą pomiędzy niepatogenicznymi grzybami a żywymi komórkami korzeni. W przyrodzie mikoryza na korzeniach jest regułą, brak mikoryz wyjątkiem. Rodzina sosnowatych (*Pinaceae*) stanowi klasyczny przykład jednostki systematycznej o ważnym znaczeniu ekonomicznym, której przedstawiciele dla prawidłowego rozwoju wymagają obecności na korzeniach grzybów ektomikoryzowych (HACSKAYLO 1972; MARKS i KOZLOWSKI 1973; SCHENCK 1982; HARLEY i SMITH 1983a; 1983b). Wykazano, że sosna zwyczajna w środowisku leśnym odznacza się stałym

współzyciem mikoryzowym, warunkującym prawidłowy rozwój drzew tego gatunku (PACHLEWSKI 1967). Można ją więc zaliczyć do drzew obligatoryjnie mikoryzowych. W warunkach naturalnych, kiedy brak jest grzybów mikoryzowych, sosna wykazuje zahamowanie wzrostu, karłowacieje, a nawet ginie (MEYER 1973).

Pierwsze obserwacje obecności grzybni na korzeniach drzew iglastych wykonał ROBERT HARTIG w połowie XIX wieku (TRAPPE i BERCH 1985). HARTIG zaobserwował siateczkę grzybniową pomiędzy komórkami kory pierwotnej korzenia sosny. W 1885 roku

\*Opracowała MARIA RUDAWSKA