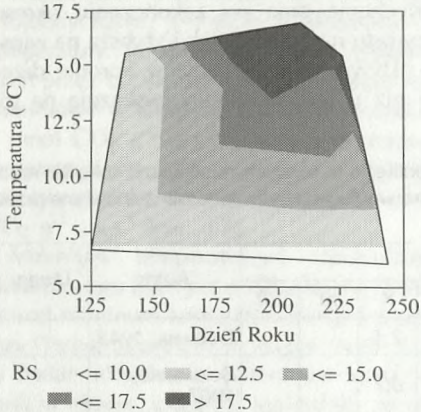


nia badali (KULL i FREY 1984). Stwierdzili oni, że oddychanie (w przeliczeniu na 1 m<sup>2</sup> powierzchni pnia) jest nieco większe na



**Ryc. 5.12.** Zależność natężenia oddychania (RS) pnia świerka pospolitego od temperatury i terminu w okresie wegetacyjnym. Wartości RS podano w mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> (KULL i FREY 1984, zmienione)

wysokości 2,5 m niż na wysokości 11,5 m. Jedynie w okresie wiosennym oddychanie na 11,5 m przewyższało wartości stwierdzone na niższej wysokości. Różnice te były

istotnie skorelowane z dynamiką przyrostów na grubość pnia na różnych wysokościach. Zależność między temperaturą powietrza i natężeniem oddychania w sezonie wegetacyjnym przedstawia rycina 5.12.

Oprócz oddychania ważnym czynnikiem, od którego zależy produktywność jest gospodarka wodna rośliny. Za jeden ze wskaźników tej zależności uważany jest współczynnik transpiracji, który wskazuje ile wody potrzebuje roślina na wytworzenie jednostki masy. Współczynnik ten wykazuje dużą zmienność, zarówno w odniesieniu do czynników klimatycznych, edaficznych jak i gatunku rośliny. Z badań wykonanych przez POLSTERA (1967) wynika, że w przypadku świerka pospolitego współczynnik transpiracji równy jest 231 g H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> s.m.. Uszeregował on poszczególne gatunki drzew w następującej kolejności w miarę spadku współczynnika transpiracji:

dąb > brzoza > sosna > modrzew > ŚWIERK > dagleżja > buk.

Współczynnik transpiracji jest znacznie wyższy u roślin zielnych. Dla większości przedstawicieli tej grupy waha się on, w przypadku gatunków typu C<sub>3</sub> – w granicach 520–840, a C<sub>4</sub> od 240 do 370 g H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> s.m..

## 5.2. Hormonalna regulacja wzrostu i rozwoju (Stanisława Pukacka)

Wzrost i rozwój roślin kontrolowany jest przez niskocząsteczkowe związki, znajdujące się w komórkach w stosunkowo niskich stężeniach, działające w miejscach odległych od miejsca ich syntezy, zwane fitohormonami lub regulatorami wzrostu. Hormony roślinne dzielą się na pięć zasadniczych grup: auksyny, gibbereliny, cytokininy, kwas abscysynowy i etylen. Ostatnio za regulatory wzrostu uznaje się również poliaminy. Badaniom hormonów roślinnych poświęcono wiele prac, na tle których te

dotyczące drzew leśnych, a w szczególności drzew szpilkowych, zajmują niewielki procent. Z kolei spośród drzew szpilkowych najwięcej prac z zakresu hormonalnej regulacji wzrostu i rozwoju wykonano na sośnie zwyczajnej. Opracowanie niniejsze zawiera większość danych, dotyczących roli hormonów roślinnych w regulacji wzrostu i rozwoju świerka pospolitego [*Picea abies* (L.) KARST.], jakie ukazały się w ostatnim dwudziestolecu, co pozwoli na ocenę aktualnego stanu badań w tej dziedzinie.

## 5.2.1. Występowanie fitohormonów i ich rola w procesach wzrostu i rozwoju

### 5.2.1.1. Auksyny

Należą do najlepiej poznanych regulatorów wzrostu. Pod tym terminem kryją się naturalne i syntetyczne substancje, które stymulują wzrost elongacyjny pędów i koleoptyli. Kwas indoliloctowy (IAA) jest najważniejszą, naturalnie występującą auksyną u roślin wyższych. IAA u drzew szpilkowych odpowiada za wiele procesów rozwojowych, takich jak: wzrost elongacyjny pędów, aktywność kambialną, ksylogenezę, reakcje na fotoperiod. Syntetyzowany jest w igłach i pąkach, a następnie transportowany do innych organów. Przemieszczanie się auksyny odbywa się na zasadzie powolnego transportu polarnego i szybkiego, niepolarnego, przez floem. W literaturze brak jest danych na temat transportu auksyny u świerka. WODZICKI i WODZICKI (1981) są zdania, że dla świerka, podobnie jak dla sosny, aktualna jest falowa teoria bazypetalnego, to jest od wierzchołka do podstawy, przemieszczania się auksyny. Kwas indoliloctowy występuje w tkankach roślinnych w stanie wolnym i związanym.

Obecność IAA w pąkach i siewkach *P. abies* wykryła STEEN (1972), posługując się testami biologicznymi. Ostatnio do oznaczeń zawartości IAA w tkankach roślinnych stosuje się bardziej doskonałe techniki, takie jak wysokociśnieniowa chromatografia cieczowa (HPLC), spektrometria masowa i testy immunologiczne.

Testami biologicznymi posługiwali się także IVONIS i współpracownicy (1983), którzy badali roczną dynamikę regulatora wzrostu w igłach jedno- i dwuletich, szczepionych drzew świerka pospolitego. Według nich, okres spoczynku pąków charakteryzuje się wysokim poziomem auksyn. FACKLER i współpracownicy (1986) zastosowali metodę testów immunologicznych do przesłedzenia rozmieszczenia IAA w igłach świerka pospolitego w zależności od ich położenia

w koronie drzewa, wieku i od okresu wegetacyjnego. Badali oni auksynę wolną i związaną. Wykazali, że stężenie wolnej auksyny w igłach jest wyższe po stronie zacienionej korony niż w pełnym świetle. Najwięcej auksyny zawierały młode igły w strefie wierzchołkowej korony, w maju. W następnych miesiącach następował spadek zawartości IAA, który w lipcu osiągał minimum. W październiku obserwowano ponowny jego wzrost. Różnice w zawartości IAA w cyklu rocznym w igłach jedno- i dwuletich oraz w igłach bieżącego rocznika, położonych na niższych okółkach, były o wiele mniej drastyczne. W pąkach 93% całkowitej zawartości IAA stanowił IAA wolny. W igłach natomiast przeważała jego forma związana. W podsumowaniu wyników autorzy stwierdzili, że na podstawie bezwzględnych zawartości wolnej i związanej auksyny w igłach świerka, nie można wnioskować o potencjalnych możliwościach wzrostowych organów drzewa. PSOTA i współpracownicy (1992), badali zawartość IAA w igłach 10- i 240-letnich drzew *Picea abies*, w cyklu rocznym. Stwierdzili oni, że zawartość auksyny spadała od października do grudnia, po czym wzrastała i osiągała maksimum w lipcu. Zawartość IAA w igłach starego drzewa była zdecydowanie niższa niż 10-letniego, a zmiany jego poziomu w cyklu rocznym były również znacznie mniejsze.

DUNBERG (1976) wykazał intensywny wzrost zawartości auksyny w pędach świerka w okresie od maja do lipca. Powyższe obserwacje świadczą o wpływie IAA na wzrost elongacyjny pędów. SANDBERG i ERNSTSEN (1987) badali zawartość wolnego i związanego IAA w nasionach *P. abies* przed i w trakcie kiełkowania, stosując połączone metody HPLC i chromatografii gazowej, sprzężonej ze spektrometrią masową. Zawartość związanej auksyny w nasionach suchych była kilkakrotnie wyższa niż wolnej. W trakcie kiełkowania następował stopniowy spadek jej zawartości, aż do osiągnięcia stałego minimum. Zawartość auksyny wolnej rosła do 5-tego dnia

kielkowania, po czym również spadała do pierwotnego poziomu. Autorzy wysunęli przypuszczenie, że wzrost zawartości wolnego IAA był wynikiem hydrolizy koniugatów w IAA, a nie syntezy *de novo*. Traktowanie wstępne nasion świerka auksyną nie miało wpływu na ich kiełkowanie (SANDBERG 1988).

Auksyny podawane roślinom egzogenicznie powodują lepsze ukorzenianie. POPIVSHCHII i SHAPKIN (1986) wykazali, że moczenie siewek świerka w roztworach IAA i NAA (kwas naftylooctowy) polepszało wszystkie parametry ich wzrostu, jak wysokość, średnica, biomasa igieł, pędów i korzeni, do dwóch lat po traktowaniu. Zwiększenie wzrostu korzeni bocznych u siewek *Picea abies* po traktowaniu auksyną naturalną i NAA stwierdzili MAUER i PALATKOVA (1989) oraz SEABY i SELBY (1990).

Pod wpływem niekorzystnych warunków środowiskowych mogą nastąpić zmiany w poziomie auksyn w roślinach. FACKLER i współpracownicy (1986) poddali działaniu ozonu i kwaśnej mgły 5-letnie świerki i nie stwierdzili zmian w poziomie auksyn w igłach pod wpływem tych czynników. Natomiast WESSLER i WILD (1993) badali zawartość IAA w igłach *Picea abies* rosnących na terenach przemysłowych Niemiec, gdzie następowało zamieranie lasu. Poziom auksyny w igłach uszkodzonych drzew był zdecydowanie niższy niż u zdrowych, przez cały rok. Również w cyklu dziennym wyższą zawartość IAA miały igły drzew nieuszkodzonych.

### 5.2.1.2. Gibereliny

Gibereliny to duża grupa związków (dzisiaj znanych jest ich ok. 80) o charakterystycznej, podstawowej strukturze terpenoidowej. Nie wszystkie są biologicznie aktywne, nie wszystkie też występują u roślin wyższych. Po raz pierwszy u szpilkowych zostały wykryte przez KATO i współpracowników (1962) w szyszkogodach *Juniperus chinensis*. DUNBERG (1973) zaś po raz pierwszy badał substancje giberelinopodobne w

pędach *Picea abies*. W 1974 roku stwierdził ich wpływ, jak również wpływ auksyny na wzrost elongacyjny pędów (DUNBERG 1974). Gibereliny syntetyzowane są w liściach. Występują w komórkach w stanie wolnym, mogą też występować w formie związanej. Ich najważniejsza rola polega na regulacji wzrostu rośliny na wysokość, wzrostu elongacyjnego pędów, przejścia rośliny z fazy wegetatywnej w generatywną, co wiąże się z indukcją kwitnienia, oraz regulacji kiełkowania nasion. W przypadku świerka najwięcej prac poświęcono roli giberelin w procesie kwitnienia (por. rozdz. 6).

### 5.2.1.3. Cytokiny

Występują w młodych, aktywnie dzielących się komórkach merystematycznych pędów i korzeni. Syntetyzowane są w korzeniach i stamtąd transportowane przez ksylem z wodą i solami mineralnymi do innych organów. Najbardziej znane cytokiny to zeatyna i 2-izopentyloadenina. Występują one także u drzew szpilkowych. Cytokiny uczestniczą w regulacji wielu procesów w roślinach, takich jak podziały komórek, morfogeneza pędów i korzeni, starzenie się organów. ROGOZIŃSKA (1967) stwierdziła po raz pierwszy obecność cytokinin u sosny zwyczajnej. SEBANEK i współpracownicy (1991) badali zawartość cytokinin w igłach 10- i 240-letnich osobników świerka pospolitego w cyklu rocznym. Nie stwierdzili różnic w zawartości tych związków w zależności od wieku drzew ale wykazali, że w cyklu rocznym charakterystyczne są dwa minima występujące w listopadzie i marcu. SCHWARTZENBERG i HAHN (1991) wykazali wysoką zawartość wolnych i związanych cytokinin w igłach drzew *Picea abies*, rosnących na terenie skażonym zanieczyszczeniami przemysłowymi, gdzie występuje proces zamierania lasu. Zawartość cytokinin była skorelowana ze stopniem uszkodzenia igieł.

U niektórych szpilkowych, na przykład daglezi, znany jest udział cytokinin w indukcji kwitnienia (IMBAULT i wsp. 1988).

Cytokiny mogą być stosowane egzogenicznie w celu rejuwenizacji organów roślinnych. Na świerku takie badania wykonali BOURIQUET i współpracownicy (1985) oraz MATCHKE i współpracownicy (1991) z pozytywnym rezultatem.

#### 5.2.1.4. Kwas abscysynowy

Kwas abscysynowy (ABA) należy do grupy inhibitorów wzrostu, powszechnie występujących u roślin. Syntetyzowany jest we wszystkich komórkach roślinnych posiadających plastidy. Zawartość jego w tkankach można skutecznie oznaczać metodą chromatografii gazowej, cieczonej i testami immunologicznymi. ABA odgrywa największą rolę w regulowaniu spoczynku pąków i nasion, w regulacji gospodarki wodnej oraz w procesach aklimatyzacji i reakcji roślin na czynniki stresowe.

Istnieje kilka doniesień na temat regulatorowej roli ABA u świerka. HEIDE (1986) aplikowała ABA na szczytowe pąki siewek *Picea abies*, czym spowodowała przejściowe zahamowanie wydłużania pędów. Nie potwierdziła ona decydującej roli ABA w indukcji spoczynku pąków. QAMARUDIN i współpracownicy (1993) badali zawartość ABA w siewkach dwóch populacji *Picea abies*, szwedzkiej i rumuńskiej, w relacji do spoczynku pąków i tolerancji na mróz. Nie stwierdzili oni korelacji pomiędzy zawartością ABA, a przejściem pąków w spoczynek, czy odpornością na mróz tych dwóch populacji świerka. FLACKER i współpracownicy (1986) wykazali zwiększoną zawartość ABA w igłach pięcioletnich świerków, poddanych działaniu ozonu. YANG i współpracownicy (1993), stwierdzili wpływ ABA na syntezę prekursora etylenu, kwasu 1 aminocylopropano-karboksyłowego (ACC) w igłach świerka pospolitego, uszkodzonych przez zanieczyszczenia przemysłowe. Według nich ABA ograniczał syntezę etylenu i przez to pomagał w adaptacji igieł do stresowych warunków środowiska.

W literaturze brak jest doniesień na temat roli kwasu abscysynowego w regulacji go-

spodarki wodnej i związanej z tym odporności na suszę świerka pospolitego. Badania takie prowadzone są w Kanadzie na *Picea mariana*, *P. glauca*, *P. sitchensis* i innych gatunkach świerka. Rola ABA w odporności roślin na suszę polega na regulacji przewodnictwa szparkowego i w związku z tym na utrzymaniu odpowiedniego potencjału osmotycznego w tkankach oraz na indukcji ekspresji genów syntezy specyficznych białek, chroniących komórki przed uszkodzeniami na skutek spadku uwodnienia. Generalnie, rośliny poddane stresowi suszy akumulują ABA w komórkach. Nie zawsze jednak wyższe stężenie kwasu abscysynowego gwarantuje większą tolerancję na suszę. ROBERTS i DUMBROFF (1986) stwierdzili, że w siewkach *P. mariana* i *P. glauca* poddanych stresowi suszy zawartość ABA wzrastała do pewnego momentu, przy czym przy dużym spadku potencjału wodnego, zaczynała maleć. Wzrost zawartości ABA był skorelowany ze spadkiem natężenia transpiracji. Po ponownym nawodnieniu siewek, jego poziom wracał do stanu wyjściowego i natężenie transpiracji wzrastało. SILIM i współpracownicy (1993) używając retardantu-mefluidydu, który powodował zwiększenie tolerancji siewek *P. glauca* na odwodnienie stwierdzili, że wywołuje on wzrost zawartości ABA w igłach, spadek przewodnictwa szparkowego, a co za tym idzie, utrzymanie wysokiego potencjału osmotycznego w pędach. TAN i BLAKE (1993) również wykazali akumulację ABA w siewkach *P. mariana* poddanych stresowi suszy z tym, że nie stwierdzili korelacji między ilością abscysyny, a stopniem odporności na odwodnienie. Bardziej tolerancyjne na suszę siewki rodów szybko rosnących akumulowały mniej ABA, niż siewki rodów rosnących wolno, bardziej wrażliwych. FAN i BLAKE (1994) w dalszych badaniach zaobserwowali, że akumulacji ABA w igłach *P. mariana* pod wpływem suszy towarzyszył wzrost wypływu elektrolitu z komórek, co według nich jest wynikiem interakcji kwasu abscysynowego z lipidami membran, prowadzącej do zmiany przepuszczalności błon. Sam ABA podany

egzogennie wywierał podobny efekt. To samo zjawisko wystąpiło także w igłach *Pinus banksiana* i liściach *Eucalyptus grandis*.

JACKSON i współpracownicy (1995) porównywali tolerancję na stres odwodnienia 3-letnich osobników świerka *P. sitchensis* i sosny *P. sylvestris*. U obydwu gatunków koncentracja ABA w soku wzrosła 11-krotnie w miarę, jak pogłębiał się deficyt wody. Sosna jednak wykazywała większą tolerancję na suszę, niż świerk. U tego ostatniego reakcja aparatów szparkowych na podwyższony poziom kwasu abscysynowego była opóźniona, w związku z tym podczas odwodnienia dochodziło do spadku potencjału osmotycznego.

#### 5.2.1.5. Etylen

Etylen zalicza się również do inhibitorów wzrostu. Jest on jedynym hormonem w postaci gazowej. Jest syntetyzowany przez większość organów roślinnych. Wykrywany i oznaczany jest za pomocą chromatografii gazowej. Etylen reguluje dojrzewanie owoców, starzenie liści i kwiatów, opadanie liści i owoców, wzrost siewek, spoczynek nasion i pąków, bierze udział w indukcji korzeni i kwiatów. Mechanizm jego działania nie jest jeszcze dobrze poznany. Biosynteza etylenu może być stymulowana przez inne hormony, na przykład auksyny, oraz przez warunki środowiskowe.

EKLUND (1993) aplikował etylen do pędów świerka pospolitego w części bazalnej, w środku i do wierzchołka. Aplikowany etylen można było zidentyfikować zawsze powyżej miejsca iniekcji, nigdy poniżej. Po pewnym czasie zawartość etylenu w tkankach spadała do stanu wyjściowego. Autor przypuszcza, że utrzymanie niskiej zawartości etylenu w pędach jest ważne dla procesu formowania drewna. INGEMARSSON (1995) stwierdził, że etylen stymuluje lignifikację i formowanie ścian komórkowych siewek *Picea abies*.

BOLLMARK i ELIASSON (1990) badali udział etylenu w wytwarzaniu korzeni u odciętych 4-tygodniowych siewek świerka. Stwierdzili

stymulujący wpływ tego hormonu na formowanie się korzeni, z równoczesną degradacją cytokinin. Wpływ stresu suszy na produkcję etylenu u świerka badali EKLUND i współpracownicy (1993). Eksperymentom poddali 24-letnie osobniki. Etylen do analiz pobierano z pędów z regionu kambium/ksylem i twardzieli. Nie stwierdzili korelacji między produkcją etylenu, a objawami suszy. Odmiennie wyniki uzyskali DRIESSCHE i współpracownicy (1994) na młodych, 4-letnich świerkach, które poddali stresowi suszy i ozonu. Zaobserwowali oni zwiększoną syntezę etylenu i jego prekursora ACC, w roślinach poddanych obu stresom osobno. Natomiast w przypadku działania obu stresów równocześnie, następował spadek syntezy etylenu oraz ACC i obserwowano mniejsze objawy uszkodzeń. Autorzy sugerują, że u młodych świerków, w obecności ozonu, stres suszy wywołuje mniejsze uszkodzenia tkanek i przez to zmniejszona jest również produkcja etylenu. Wzrost syntezy etylenu i ACC obserwowano także w igłach świerka po traktowaniu roślin kwaśną mgłą (CHEN i WELLBURN 1989). Równoczesna aplikacja innych regulatorów wzrostu, jak IAA, ABA, kinetyna i kwas giberelinowy, nie miały wpływu na produkcję etylenu.

#### 5.2.1.6. Poliaminy

W ostatnich latach znaczna ilość badań dotyczy roli poliamin we wzroście i rozwoju systemów roślinnych (SLOCUM i wsp. 1984; BAGNI i BIONDI 1987; GALSTON i KAUR-SAWHNEY 1987). KONIGSHOFER (1989 i 1990) badała sezonowe zmiany w zawartości poliamin w juwenilnych i dojrzałych drzewach świerka pospolitego. Badania wykonała na igłach, pędach, pąkach i ksylemie. Stwierdziła wyraźne różnice w sezonowej zmienności zawartości poliamin w zależności od wieku badanego materiału. W pędach dojrzałych osobników świerka, wyrosłych z nasion jak i szczepionych, charakterystyczny jest silny wzrost zawartości putrescyny w okresie wzmożonego wzrostu pędu, jak

również w pąkach przed pędzeniem. Cechy tej nie posiadają juwenilne organy. Najwyższą zawartość poliamin w juwenilnych pędach obserwowano w okresie poprzedzającym pędzenie, a w późniejszym czasie zawartość ta zdecydowanie spadała.

Zawartość poliamin w igłach podlegała rocznym fluktuacjom od najwyższych wartości stężeń w nowo uformowanych igłach do niskich stężeń w okresie pędzenia (maj – lipiec). Podobne zmiany obserwowano tak u młodych, jak i dojrzałych osobników świerka. Świadczy to o udziale poliamin w regulacji wzrostu elongacyjnego pędów. Występowanie dużych ilości putrescyny w pędach w regionie kambium podczas wzmożonej jego aktywności pozwala sądzić, że u świerka pospolitego poliaminy mogą uczestniczyć również w procesie przyrostu drzewa na grubość.

TENTER i WILD (1991) wykazali, że zawartość putrescyny w igłach uszkodzonych drzew świerka była kilkakrotnie wyższa, w porównaniu ze zdrowymi, na terenie gdzie występuje zamieranie lasu. Różnice są tak ewidentne, że zawartość putrescyny, a jeszcze lepiej stosunek putrescyny do spermidyny, może być wskaźnikiem ogólnej kondycji drzew na terenie zagrożonym zanieczyszczeniami przemysłowymi. Również SANDERMAN i współpracownicy (1990) i DOHMEN i współpracownicy (1989) wykazali akumulację putrescyny w igłach świerka w reakcji na ozon. W wymienionych pracach autorzy dopatrują się roli poliamin jako czynników stabilizujących błony cytoplazmatyczne w warunkach stresu oksydacyjnego. LANCHERT i WILD (1995) stwierdzili ujemną korelację między zawartością jonów potasu w igłach świerka pospolitego, a zawartością putrescyny. Deficyt jonów K<sup>+</sup> sprzyjał akumulacji putrescyny w igłach. W pracy tej próbuje się wyjaśnić przyczynę akumulacji poliamin w tkankach poddanych stresom. Pierwotnym miejscem uszkodzeń komórek, wywołanych przez stres, są błony cytoplazmatyczne. Objawia się to zwiększonym wypływem elektrolitu, a co za tym idzie spadkiem zawartości jonów potasu.

## 5.2.2. Udział hormonów w regulacji kwitnienia

Problem ten zasługuje na osobne omówienie, ponieważ zajmuje on w literaturze dość poważne miejsce.

Kwitnienie jest oznaką przejścia rośliny ze stadium juwenilnego w stadium dojrzałości fizjologicznej. Już PHARIS i jego współpracownicy (za JACKSON i SWEET 1972) zauważyli, że okres młodociany u drzew iglastych obejmuje czas, w którym odpowiednie hormony nie osiągnęły jeszcze wystarczającego stężenia dla indukcji kwitnienia. Dalsze badania wykazały, że najważniejszą rolę w tym procesie odgrywają gibereliny i to nie tylko ich bezwzględny poziom, ale także ich skład jakościowy. Wpływ giberelin na indukcję kwitnienia zależy od ich struktury chemicznej, od ilości i położenia podwójnych wiązań oraz grup hydroksylowych w cząsteczkach. Różne gatunki lub tkanki mają inne wymagania co do struktury giberelin. Wskazuje to na istnienie specyficznej interakcji tych związków z białkami roślinnymi, jak enzymy, białka transportujące, czy receptory. W przypadku świerka pospolitego, ODEN i współpracownicy (1982, 1987) zidentyfikowali następujące gibereliny: GA<sub>1</sub>, GA<sub>3</sub>, GA<sub>4</sub> i GA<sub>9</sub>.

W 1974 roku DUNBERG wyizolował z pędów świerka 6 giberelin i stwierdził, że wysoka zawartość endogennych związków giberelinopodobnych w okresie odpowiadającym inicjacji pąków kwiatowych gwarantuje dobre kwitnienie. Korelację między zawartością giberelin w igłach świerka, a potencjalną możliwością zawiązania kwiatów wykazali również IVONIS i współpracownicy (1981) i IVONIS (1988). CHAŁUPKA i współpracownicy (1982) stwierdzili, że osłonięcie wierzchołków pędów świerka folią polietylenową powoduje zwiększoną produkcję kwiatów męskich z równoczesym wzrostem zawartości mniej polarnych giberelin w pędach. ODEN i współpracownicy (1994) oznaczali zawartość endogennych giberelin GA<sub>1</sub>, GA<sub>3</sub> i GA<sub>4</sub>, GA<sub>9</sub> w pędach świerka pospolitego w okresie różnicowania pąków

kwiatowych w dwóch wariantach traktowania pędów: chłód i wilgoć oraz ciepło i susza. Pierwszy wariant zmniejszał ilość zawiązywanych kwiatów, drugi zaś stymulował kwitnienie. Stwierdzili oni, że zawartość wszystkich giberelin wzrastała w okresie wzrostu elongacyjnego pędów, przy czym dominowała giberelina GA<sub>9</sub>. Poziom giberelin spadał w momencie, gdy wzrost pędu ustał. W pędach poddanych sprzyjającym warunkom do różnicowania pąków, zawartość gibereliny GA<sub>9</sub> była znacznie wyższa, a GA<sub>1</sub> i GA<sub>3</sub> niższa, niż w pędach traktowanych chłodem i wilgocią. Stosunek GA<sub>9</sub> do GA<sub>1</sub> dla pierwszego traktowania wynosił 12,5, a dla drugiego 36,6. Według autorów, stosunek ten może służyć jako wskaźnik reproduktywności, określający możliwości różnicowania pąków.

W wielu pracach wykorzystano egzogenne podawane gibereliny do indukcji kwitnienia. Badania takie miały na celu bliższe poznanie roli giberelin w tym procesie oraz określenie ich przemian w tkance roślinnej w momencie zawiązywania kwiatów. BLEYMÜLLER (1976 i 1978) spryskiwał roztworem GA<sub>3</sub> pędy świerka i uzyskał stymulację zawiązywania kwiatów żeńskich. DUNBERG (1980) zastosował kilka giberelin oraz auksynę NAA do indukcji kwitnienia świerka. Najlepszy rezultat uzyskał przy bezpośredniej iniekcji mieszaniny GA<sub>4/7</sub> do pędów. Dodatkowo zastosowanie GA<sub>9</sub> zwiększyło efekt stymulacji. Ta sama mieszanina giberelin mniej polarnych GA<sub>4/7</sub> okazała się najbardziej skuteczna w indukcji kwitnienia świerka w doświadczeniu SCHACHLERA i MATSCHKE (1991a). JOHNSEN i współpracownicy (1994) podawali mieszaninę GA<sub>4/7</sub> do pędów świerka pospolitego, modyfikując równocześnie temperaturę w okresie wydłużania pędów i uzyskali zróżnicowane wyniki stymulacji kwitnienia i ekspresji płci. Według nich możliwa jest regulacja jednego i drugiego procesu, przy zastosowaniu ściśle kontrolowanych warunków zewnętrznych.

Egzogenne podawana giberelina GA<sub>4/7</sub> stymulowała również kwitnienie innych ga-

tunków świerka, jak *Picea mariana* (HO 1991), *Picea glauca* (MARQUARD i HANOVER 1984; ROSS 1988) i *Picea engelmannii* (ROSS 1990). Różny jednak był jej wpływ na ekspresję płci zawiązywanych kwiatów. Tak więc HO (1991) oraz MARQUARD i HANOVER (1984) uzyskali stymulację kwiatów męskich, natomiast CECICH (1985) i ROSS (1988, 1990) stwierdzili stymulację kwiatów żeńskich i żeńskich. Dla wywołania odpowiedniego efektu ważne było miejsce aplikacji tej gibereliny, czas, w którym została podana oraz warunki wzrostu drzewa. Odpowiednia suma ciepła w okresie elongacyjnego wzrostu pędów u *Picea glauca* wpływała modyfikująco na zawiązywanie kwiatów męskich (ROSS 1991). Ten sam autor (ROSS 1990) uzyskał stymulację zawiązywania kwiatów męskich i żeńskich u *Picea mariana*, stosując mieszaninę GA<sub>4/7</sub> i auksynę NAA. SMITH i GREENWOOD (1995) również uzyskali stymulację zawiązywania kwiatów męskich i żeńskich u *Picea mariana* przez iniekcję mieszaniny GA<sub>4/7</sub> do pędów, ale z równoczesnym zabiegiem przycięcia korzeni. Efekt działania samych giberelin, jak i przycięcia korzeni zmniejszał się po zaaplikowaniu cytokininy. Autorzy doszli do wniosku, że zmniejszenie zawartości cytokinin w rozwijających się pąkach na skutek przycięcia korzeni może zapewniać ciągłą ekspresję genów kwitnienia.

Transport i metabolizm giberelin w trakcie różnicowania pąków u *Picea abies* badali ODEN i współpracownicy (1995). Do tego celu używali znakowanej deuterem i trytem gibereliny GA<sub>4</sub>, którą aplikowali do ksylemu poniżej strefy wydłużania pędów oraz na igły tych pędów. Już po 1 godzinie większość znakowanej gibereliny znajdowała się w igłach. Po 24 godzinach 51% jej była w pędach, a 2% w pąkach bocznych. Znacząco to, że najpierw giberelina transportowana była do igieł, a potem z powrotem do pędów i do pąków bocznych. W innym doświadczeniu mieszanina znakowanej deuterem GA<sub>9</sub> i trytem GA<sub>4</sub> była aplikowana do wydłużających się pędów świerków obficie i słabo kwitnących, rosnących

w warunkach stymulujących (susza, ciepło) i ograniczających (chłód, wilgoć) kwitnienie. We wszystkich wariantach giberelina GA<sub>9</sub> była przetransformowana do GA<sub>51</sub>, GA<sub>4</sub>, GA<sub>34</sub>, i GA<sub>1</sub>. Natomiast GA<sub>4</sub>, do GA<sub>34</sub>, GA<sub>1</sub> i GA<sub>8</sub>. U klonów traktowanych chłodem, głównym metabolitem GA<sub>9</sub> była GA<sub>51</sub>, u klonów traktowanych ciepłem więcej GA<sub>9</sub> transformowało do GA<sub>4</sub>. Głównym metabolitem GA<sub>4</sub> była GA<sub>34</sub>. Autorzy przypuszczają, że gibereliny aktywne dla różnicowania pąków są regulowane w specyficznych przedziałach pędów i na ich metabolizm wpływają różne czynniki, jak aktywność korzeni, potencjał wodny, temperatura. Przedstawione wyniki potwierdziły wcześniej wykonane eksperymenty MORITZA i ODENA (1990) nad metabolizmem znakowanej deuterem i trytem gibereliny GA<sub>9</sub> w pędach świerka pospolitego, w okresie różnicowania pąków.

Jak widać z powyższych danych, badania nad rolą giberelin w procesie kwitnienia świerka są bardzo zaawansowane, dzięki zastosowaniu nowoczesnych metod badawczych, jak wysokociśnieniowa chromatografia cieczowa, chromatografia gazowa w połączeniu z spektrometrią masową, technika izotopowa, jak również dzięki dobraniu odpowiednich warunków wpływających na zdolność różnicowania pąków świerka.

### 5.2.3. Zastosowanie regulatorów wzrostu w somatycznej embriogenezie

W ostatnich latach bardzo wzrosło zainteresowanie nowym sposobem rozmnażania roślin poprzez tak zwane zarodki somatyczne. Metoda ta okazała się szczególnie przydatna dla drzew szpilkowych, gdzie inne sposoby rozmnażania wegetatywnego są niekiedy mniej skuteczne.

Świerk jest gatunkiem dobrze poddającym się hodowli *in vitro* i mamy stosunkowo dużo doniesień dotyczących otrzymywania somatycznych zarodków różnych gatunków świerka, wśród nich również świer-

ka pospolitego. Somatyczne zarodki świerków uzyskuje się przez namnażanie na odpowiednich podłożach tkanki liścieni nasion lub całych zarodków zygocytynnych (por. rozdz. 6). Regulatory wzrostu odgrywają bardzo ważną rolę w generacji zarodków somatycznych. W pierwszej fazie namnażania używa się podłoża zawierającego auksyny i cytokininy. Najczęściej stosowano następujące auksyny: NAA (ARNOLD i HAKMAN 1988; JAIN i wsp. 1988; AFELE i wsp. 1992; CHALUPA 1987), 2.4 D (kwas 2,4-dwu-chlorofenoksyoctowy) (BELLAROSA i wsp. 1992; SUSS i wsp. 1990) oraz IBA (kwas indolilomastowy) (ROBERTS i wsp. 1990; CHALUPA 1987). Benzyloadenina (BA) była najczęściej stosowaną cytokininą, chociaż SUSS i współpracownicy (1990) używali również kinetyny. BELLAROSA i współpracownicy (1992) uzyskali dobre wytwarzanie somatycznych zarodków świerka pospolitego na podłożu z 2.4 D i BA. Brak jednego z tych składników hamował ten proces.

Ważną rolę w procesie tworzenia somatycznych zarodków odgrywa kwas abscysynowy. Stosowany jest w końcowym etapie hodowli. Aby uzyskać pełnowartościowe zarodki ważny jest dobór odpowiedniego jego stężenia i czasu hodowli (ATTREE i wsp. 1990). BOŽKOV i współpracownicy (1992) stwierdzili, że ABA podany równocześnie z BA polepsza jakość somatycznych zarodków świerka pospolitego. Kwas abscysynowy powoduje dojrzewanie zarodków somatycznych, które polega na syntezie pewnych białek zapasowych (HAKMAN i wsp. 1990; ROBERTS i wsp. 1990). Dopiero po odpowiednio długim czasie wzrostu w obecności ABA, somatyczne zarodki są zdolne do odtworzenia całej rośliny na podłożu już bez tego hormonu. Kwas abscysynowy jest czynnikiem sterującym ekspresję genów odpowiedzialnych za syntezę białek zapasowych (ROBERTS i wsp. 1990; HAKMAN 1993; FLINN i wsp. 1993). Poza tym, odpowiednio dobrane stężenie ABA oraz *osmotikum* podłoża, wywołane dodatkiem mannitolu lub glikolu polietylowego (PEG), wpływa na wzrost odporności zarodków na odwodnie-



nie (ROBERTS 1991; ATTREE i wsp. 1991, 1994). Mogą być wtedy odpowiednio spreparowane i przygotowane do kiełkowania, jako tak zwane sztuczne nasiona. Według

LEAL i współpracowników (1995), somatyczne zarodki drzew szpilkowych mogą być użytecznym modelem w badaniach nad ekspresją genów u tych roślin.

## 5.3. Żywienie mineralne (*Henryk Fober*)

### 5.3.1. Metody badań mineralnego żywienia świerka

Metody badania mineralnego żywienia świerka, czy innych gatunków drzew leśnych, są bardzo różnorodne. Materiał doświadczalny stanowią drzewostany wyższych klas wieku, jak też i młode plantacje, a często nawet siewki w szkółkach leśnych oraz uprawy doświadczalne w szklarniach i fitotronach. Bardzo często formą badania mineralnego żywienia siewek są doświadczenia wazonowe, z zastosowaniem różnych mieszanek glebowych i równoczesnym dawkowaniem różnych kombinacji nawozowych. Trudno ustalić, jaki rodzaj podłoża jest najlepszy dla siewek świerka w doświadczeniach wazonowych. Doświadczenia przeprowadzone przez różnych badaczy zakładane są w różnych, nieporównywalnych warunkach. Podłoża stosowane w doświadczeniach wazonowych oraz w szkółkach, to najczęściej piasek (HOFFMANN 1970), torf (BUŠS i wsp. 1970; HOFFMANN 1970; PAAVILAINEN 1970; MÜLLER 1988), perlit, gleba mineralna (MÜLLER 1988). Bardzo często stosowane są też mieszaniny różnych substratów, jak na przykład torfu z perlitem (LANGERUD i SANDWIK 1988), torfu z piaskiem (RIKALA 1979), torfu z piaskiem i gliną (WITT 1987), czy mieszaniny kory i kompostu (MÜLLER 1988). Dobry wzrost siewek uzyskano także po dodaniu do gleby piaszczystej torfu, trocin oraz nawozu zielonego w połączeniu z nawożeniem mineralnym (LYER i wsp. 1989).

Najdokładniejsze badania nad mineralnym żywieniem siewek prowadzone są w formie kultur wodnych (INGESTAD 1967) oraz kultur piaskowych (SWAN 1972), w których

piasek stanowi tylko frakcję mechaniczną, a substancje odżywcze dostarczane są roślinom w postaci płynnej pożywki mineralnej. Doświadczenia tego typu mają tę zaletę, że można je przeprowadzać w ściśle kontrolowanych warunkach nie tylko pod względem żywienia mineralnego, ale również wilgotności powietrza, temperatury, fotoperiodu i natężenia oświetlenia. Dlatego badania takie służą głównie do opracowywania optymalnych poziomów pierwiastków w pożywkach mineralnych.

Ocenę stanu odżywiania się drzew przeprowadza się różnymi metodami. Do najczęściej stosowanych należy zaliczyć chemiczne analizy igieł (n.p. MATERNA 1960; KRAL 1963; FIEDLER i wsp. 1965; LAVRIČENKO 1968; TAMM 1968; ZECH 1968; SWAN 1972; LINDER 1995). Wartość i znaczenie analiz igieł stanowią przedmiot dyskusji wielu prac (HUNGER 1965, 1970; JUNG i RIEHLE 1966; QURESHI i SRIVASTAVA 1966; MADGWICK 1967; ETVERK 1969; LE TACON i wsp. 1970; LE TACON i MILLIER 1970a), które podają zarówno zalety, jak i zastrzeżenia odnośnie do tej metody. Często analizy igieł mają znaczenie dla oszacowania potrzeb nawozowych drzewostanów. I tak na przykład MUSTANOJA (1967) zwraca uwagę na to, że na podstawie analiz liści czy igieł można określić substancje aktualnie brakujące i uniknąć stosowania nawozów standardowych. TOUZET i współpracownicy (1970) pobierając próbki w krótkich odstępach czasu w ciągu całego sezonu wegetacyjnego stwierdzili, że najważniejszy do analiz igieł jest okres od połowy sierpnia do połowy września. JUNG i RIEHLE (1966) stwierdzają konieczność pobierania do analiz próbek z tego samego miejsca na drzewie i o tym samym