

5.6.6. CZAS TRWANIA WPŁYWU NAWOŻENIA

Czas trwania reakcji sosny na stosowanie nawożenia mineralnego zależy od wielu czynników, takich jak wiek drzewostanu, typ siedliska, wilgotność podłoża, rodzaj i skład nawozu mineralnego. Niemniej jednak, na podstawie licznych publikacji, można w przybliżeniu określić czas pozytywnego oddziaływania aplikowanych nawozów na niektóre cechy badanych drzew czy drzewostanów. Efekt jednorazowego nawożenia azotowego trwa tylko kilka lat, a kulminacja występuje w 3-4 roku po nawożeniu (HEINSDORF 1967d; MÖLLER i RYTTERSTEDT 1975; HAPANEN i in. 1979). Bardzo długo, bo 10-15 lat po traktowaniu potasem BRÜNING i KRÓLIKOWSKI (1973a; 1973b) obserwowali zwiększone w porównaniu z kontrolą przyrosty średnicy pnia. Natomiast ewidentny wpływ nawożenia NPK na przyrosty wysokości i masy drzew utrzymuje się przez 6-8 lat (IPATIEV i PAAVILAINEN 1975; VALK i in. 1977). Na podstawie doświadczeń porównawczych, założonych na siedliskach bagiennych, HEIKURAINEN (1983) stwierdził, że reakcja na nawożenie pod względem bieżących przyrostów wysokości utrzymywała się około 15 lat

w południowej i około 5-8 lat w centralnej Finlandii. Z kolei o około 3 lata dłuższy jest czas oddziaływania nawożenia rozsianego od punktowego (HEIKURAINEN i LAINE 1976).

Poprawa stosunków odżywczych w pierwszym sezonie wegetacyjnym po nawożeniu ma u sosny mniejszy wpływ na wzrost wysokości, a większy na przyrost średnicy, a przez to na masę roślin. W roku nawożenia najbardziej znacząco reaguje masa igieł (HEINSDORF 1966b).

Ze względu na stosunkowo krótki czas oddziaływania jednorazowego nawożenia, HEINSDORF (1967d) zaleca na siedliskach piaszczystych, na których skuteczne zwiększenie plonu drewna jest możliwe tylko przez uzupełnianie składników pokarmowych, trzykrotnie powtarzać nawożenie w stadium uprawy, jak również kilkakrotnie powtarzać zabieg w stadium drągowiny i w dojrzałym drzewostanie. Uzyskamy wówczas dobrze rosnące i zdrowe uprawy sosnowe, które możliwie szybko i bez większych wypadów wejdą w stadium zwarcia, stwarzając podstawy dla prawidłowo rosnącego, jakościowo dobrego i wysoko produkcyjnego drzewostanu sosnowego.

5.7. ZABURZENIA W PROCESACH FIZJOLOGICZNYCH I METABOLIZMIE POD WPŁYWEM GAZOWYCH ZANIECZYSZCZEŃ POWIETRZA*

Sosna zwyczajna uznawana jest powszechnie za gatunek bardzo wrażliwy na działanie gazowych zanieczyszczeń powietrza, nawet w ramach samego rodzaju *Pinus*. Opisano to w licznych przeglądowych i oryginalnych pracach dotyczących wpływu dwutlenku siarki (RANFT i DÄSSLER 1970; SUCHARA 1980; BIGGS i DAVIS 1981) i innych

toksycznych gazów o charakterze kwasowym – HF oraz związków fluoru (KLUCZYŃSKI 1976; WEINSTEIN 1977), zasadowym – NH_3 (SUCHARA 1980), a także gazów utleniających, jak ozon i tlenki azotu (TOWNSEND i DOCHINGER 1982; KAROLEWSKI 1992).

Podjęmowanie badań, zmierzających do wyjaśnienia mechanizmów reakcji warunku-

* Opracowali: PIOTR KAROLEWSKI, GABRIELA LORENC-PLUCIŃSKA

jących różnice w stopniu tolerancji sosny zwyczajnej na działanie szkodliwych zanieczyszczeń powietrza jest jednak konieczne. Gatunek ten stanowi ponad 70% drzewostanu w Polsce (BERNADZKI i in. 1983), gdzie intensywność wzrostu skażenia przez SO_2 w ostatnich latach (1980-1987) jest na drugim miejscu spośród wszystkich krajów europejskich (ALM 1989). Celowość przeprowadzania tych badań ma również swoje uzasadnienie w wynikach, wskazujących na wyjątkowo dużą rozpiętość w stopniu tolerancji wewnątrzgatunkowej sosny zwyczajnej na działanie toksycznych gazów. Umożliwia to wyselekcjonowanie osobników, klonów, a nawet całych populacji stosunkowo tolerancyjnych na wpływ różnego typu szkodliwych imisji (BIAŁOBOK i in. 1980; OLEKSYN i in. 1988; OLEKSYN 1991).

Ponadto gatunek tak rozpowszechniony jak sosna zwyczajna może być dodatkowo wykorzystywany w biomonitoringu. Między innymi HAUTOJÄRVI i wsp. (1981), a w naszym kraju MOLSKI (1987), zaproponowali stosowanie pomiaru zawartości siarki w igłach sosny zwyczajnej do oceny stopnia skażenia dwutlenkiem siarki. Podejmowane są również próby zbadania możliwości stosowania do podobnych celów natężenia asymilacji CO_2 (KELLER 1977), zawartości białka D-1 w reakcyjnym centrum fotosystemu II (GODDE i in. 1991; LÜTZ i in. 1992), aktywności niektórych enzymów, np. peroksydazy (KELLER i SCHWAGER 1971; KELLER 1974; MARKKOLA i in. 1990) czy dysmutazy nadtlenkowej (TANDY i in. 1989; KARPIŃSKI i in. 1992) lub poziomu określonych metabolitów wtórnych, np. fenoli (YEE-MEILER 1977), czy cyklotoli (LANDOLT i in. 1989).

W coraz większym stopniu udowodniona zostaje teza, że zróżnicowanie tolerancji sosny zwyczajnej na zanieczyszczenia przemysłowe uwarunkowane jest genetycznie. Stwierdza się to zarówno w sferze strategii adaptacyjnej, jak i zmian degradacyjnych związanych z silną, genetyczną presją środowiska, w tym i imisji przemysłowych (MEJNARTOWICZ 1983; GEBUREK i in. 1987; PRUS-GŁOWACKI i NOWAK-BZOWY 1989). To z kolei jest ściśle

sprzężone ze zmianami przebiegu procesów fizjologicznych i metabolizmu roślin.

W literaturze zebrano już sporo informacji dotyczących wpływu gazowych zanieczyszczeń powietrza na zaburzenia w przebiegu procesów fizjologicznych i metabolizmu roślin (ZIEGLER 1973a; JÄGER 1982; MALHOTRA i KHAN 1984; SCHULTE-HOSTEDE i in. 1987; KAROLEWSKI 1989b). Ze względu na trudności metodyczne występujące w przypadku doświadczeń na drzewach, a iglastych w szczególności, większość z nich dotyczy roślin zielnych. Niemniej jednak uważa się, że kierunek zaburzeń procesów fizjologiczno-biochemicznych w obu grupach roślin jest ten sam (GARSED 1981). Z drugiej strony wpływ określonego, toksycznego gazu, działającego w tym samym stężeniu, może być zróżnicowany lub nawet przeciwny co do kierunku wywoływanych zmian w procesach fizjologicznych lub metabolizmu roślin. Zależne jest to zarówno od wewnętrznych (stadium rozwojowe i wiek rośliny), jak i zewnętrznych (temperatury oraz wilgotności powietrza i gleby, rodzaju i natężenia oświetlenia, żywienia mineralnego) czynników środowiska. Szczególnie trudna jest interpretacja wyników i możliwość porównania ich z innymi, gdy badania przeprowadzane są w warunkach terenowych. Związane jest to najczęściej z występowaniem kilku różnych zanieczyszczeń o zmiennym składzie i proporcjach oraz niekontrolowanym wpływie czynników zewnętrznych. Wzięcie pod uwagę powyższych zależności pozwoli lepiej zrozumieć występujące nierzadko rozbieżności rezultatów badań, przedstawionych w tym rozdziale.

5.7.1. RUCHY SZPAREK, TRANSPIRACJA I UWODNIENIE

Gazowe zanieczyszczenia powietrza, takie jak: SO_2 , NO_x , HF, O_3 wnikają do wnętrza roślin głównie przez aparaty szparkowe, a w mniejszym stopniu przez kutykulę i komórki epidermy. Według LENDZIANA (1984), dwutlenek siarki stosunkowo dobrze roz-

puszcza się i dyfunduje w woskach kutykularnych, co jeszcze bardziej wzmacnia wrażliwość roślin na jego oddziaływanie. Ponadto nasadowa część igieł sosny zwyczajnej, objęta okrywą z łusek krótkopędów, ma kutykulę utworzoną z cienkościennych komórek o charakterze przenośnikowym, które są łatwo zwilżalne. Dwutlenek siarki rozpuszcza się w wodzie i także tą drogą może przenikać w głąb igieł. Kutykula nie stanowi więc u sosny zwyczajnej przegrody w penetracji SO_2 do wnętrza igieł.

Problem, związany z poszukiwaniem zależności pomiędzy wrażliwością roślin a wielkością, intensywnością występowania oraz przewodnictwem dyfuzyjnym szparek był przedmiotem licznych doświadczeń, przeprowadzonych na różnych gatunkach roślin. Wyniki tych badań, opisane między innymi w pracach przeglądowych (KAROLEWSKI 1989a; OLEKSYN 1989a), nie dostarczyły jednoznacznych odpowiedzi. Brak również zbieżności wniosków co do reakcji aparatów szparkowych na wpływ gazowych zanieczyszczeń powietrza. Większość jednak z nich wskazuje, że działanie toksycznych gazów w stosunkowo niskich stężeniach powoduje otwieranie, a w wyższych zamykanie się szparek. Reakcja ta jest dodatkowo w dużym stopniu zależna od wpływu takich czynników zewnętrznych, jak wilgotność powietrza i natężenie oświetlenia (TIBBITTS i KOBRIGER 1983). Badania dotyczące sosny zwyczajnej, a związane z wymienionymi wyżej problemami, są stosunkowo nieliczne. Między innymi BRENNINGER i TRANQUILLINI (1983), obserwując wzrost oporu dyfuzyjnego aparatów szparkowych wraz ze wzrostem stężenia dwutlenku siarki stwierdzili, że zamykanie szparek rozpoczęło się już po 6-godzinnej ekspozycji na działanie SO_2 w stężeniu około 1 mg m^{-3} . Natomiast HÄLLGREN i wsp. (1982), którzy u tego samego gatunku badali także wpływ SO_2 , ale w niższych stężeniach ($0,04\text{--}0,25 \text{ mg m}^{-3}$) twierdzą, że przewodnictwo szparkowe nie jest priorytetową cechą, determinującą wrażliwość roślin na ten gaz. Sugerują oni, że na uzyskiwaną

reakcję większy wpływ ma proces reemisji SO_2 na zewnątrz.

Niekorzystny wpływ toksycznych gazów na prawidłowe funkcjonowanie aparatów szparkowych ma swoje odbicie w zaburzeniach procesu transpiracji. Obniżenie natężenia transpiracji u sosny zwyczajnej stwierdzili m.in. HÄLLGREN i wsp. (1982) w przypadku wpływu SO_2 , a SKÄRBY i wsp. (1987), gdy działającym gazem był ozon. Dotyczyło to doświadczeń wykonywanych na świetle. Ponadto obserwowano, że w ciągu nocy gaz powodował wzrost natężenia transpiracji i odpowiednio obniżenie oporu dyfuzyjnego szparek (SKÄRBY i in. 1987). Gazy działające w stosunkowo wysokich stężeniach powodują wzrost natężenia transpiracji. Prowadzi to do szybkiej utraty wody. JACOBSEN i HILL (1970, wg MALHOTRA i HOCKING 1976) sugerują nawet, że większa część toksycznych właściwości SO_2 związana jest z powodowaniem u roślin tego typu stresu. Utratę wody przez tkanki igieł sosny zwyczajnej obserwowano również pod wpływem mieszaniny gazów (SO_2 , HF, NO_x , NH_3) w warunkach terenowych (HAVAS 1971) i laboratoryjnych (DUECK i in. 1991). Jednakże przyczyną tego zjawiska mogą być nie tylko zaburzenia w prawidłowym funkcjonowaniu szparek. FOWLER i wsp. (1980) stwierdzili daleko posuniętą degradację kutykuli igieł sosny zwyczajnej, narażonych na działanie kwaśnych opadów atmosferycznych. Podobnie HUTTUNEN i LAINE (1983) obserwowali u tego gatunku niekorzystny wpływ skażenia przez NO_2 i SO_2 na strukturę powierzchni wosku. Sądzą oni, że naruszenie epikutykularnej struktury tej ochronnej substancji ułatwia erozję igieł i prowadzi między innymi do nadmiernej utraty wody. Spowodowana przez dwutlenek siarki, ozon i tlenki azotu erozja woskowej struktury kutykuli może być także jedną z przyczyn nadmiernego wypływu jonów, zwłaszcza kationów, jak: K^+ , Ca^{+2} i Mg^{+2} (KLUMPP i GUDERIAN 1990 oraz cytowana przez tych autorów literatura), co prowadzi zarówno do zmian w metabolicznej organizacji roślin, jak i ich wrażliwości na inne czynniki abiotyczne i biotyczne.

Dodatkowo, z badań jakie przeprowadzili KRAUSE i HOUSTON (1983) na sośnie białej wynika, że pomiary ciągłości struktury mikrofibryli wosku, znajdujących się ponad szparkami, mogą służyć przewidywaniu stopnia wrażliwości drzew i tym samym mogą być przydatne do celów selekcji i hodowli odpornościowej. Wymienieni autorzy obserwowali u tolerancyjnych klonów tego gatunku ciągłą sieć mikrofibryli wosku nad szparkami. Natomiast u wrażliwych brak tej ciągłości może być jedną z przyczyn większej wymiany gazowej, a przez to pochłaniania większych ilości toksycznego gazu.

Zaburzenia w gospodarce wodnej roślin, wyrażające się obniżeniem potencjału wodnego, prowadzi do niedostatecznego uwodnienia tkanek, mogą być wywołane również zmianą proporcji biomasy pędu (liści i łodygi) do korzeni, na niekorzyść tych ostatnich (JANSON i SZCZYGIEL 1992). Zachwianie tej, tak ważnej równowagi wydaje się, główną przyczyną zmniejszonego pobierania wody przez drzewa i potęgowania tzw. suszy fizjologicznej.

5.7.2. POJEMNOŚĆ BUFOROWA

Gaz, po wnikięciu do tkanek roślinnych, rozpuszcza się w zawartej w nich wodzie, z wytworzeniem szkodliwych anionów – odpowiednio do jego rodzaju oraz kationów wodorowych. Te ostatnie przyczyniają się do nadmiernego zakwaszenia soku komórkowego. Powoduje to obniżenie pojemności buforowej względem jonów H^+ i OH^- (WIND 1979), a w przypadku gazów kwasotwórczych (SO_2 , HX , NO_x) głównie względem protonów H^+ (SKYE 1968).

Zmiany pojemności buforowej w igłach u różnych gatunków drzew iglastych, w tym i sosny zwyczajnej, rosnących na terenach skażonych przez dwutlenek siarki obserwowali między innymi SCHOLZ (1974) oraz PASUTHOVÁ (1977). Stwierdzili oni, że gaz powoduje obniżenie zdolności do neutralizacji kationów wodorowych. Sugerują też, że pomiar pojemności buforowej może być wykorzystywany jako wczesna cecha diagnostyczna przy

ocenie stopnia uszkodzenia drzewostanów iglastych przez toksyczne gazy. Ponadto, PASUTHOVÁ (1977) wykazała, na przykładzie badań nad licznymi gatunkami z rodzaju *Pinus*, że podwyższona tolerancja tych roślin na gazowe zanieczyszczenia przemysłowe związana jest z większą zdolnością ich tkanek do buforowania protonów.

Mechanizm stabilizowania wewnątrzkomórkowego pH nie jest jeszcze w pełni wyjaśniony (RICHARDSON i in. 1984). Większość badaczy wskazuje jednak, że wiąże się on ze zdolnością roślin do zwiększenia poziomu zasadowych aminokwasów, zasad organicznych i poliamin, jako reakcji obronnej przed czynnikami powodującymi nadmierne zakwaszenie (PRIEBE i in. 1978; SARKAR i MALHOTRA 1979; PIERRE i QUEIROZ 1981; KAROLEWSKI i SHEVYAKOVA 1990). Poliaminy mogą funkcjonować jako poliwalentne kationy. Deficyt kationów może być więc częściowo kompensowany przez wzrost poziomu tych metabolitów (PRIEBE i in. 1978). Poliaminy mogą również stabilizować błony komórkowe (NAIK i SRIVASTAVA 1978), dlatego też można przypuszczać, że będą chroniły integralności błon także w obecności SO_2 . Zdolność do buforowania nadmiaru jonów H^+ i OH^- wydaje się pierwszą z barier obronnych, jakimi dysponuje roślina narażona na wpływ toksycznych, gazowych zanieczyszczeń powietrza.

5.7.3. FOTOSYNTEZA

Stosunkowo dużo prac poświęcono badaniu wpływu gazowych zanieczyszczeń powietrza na proces fotosyntezy. Są to szczególnie eksperymenty zmierzające do określenia działania toksycznych gazów na zmiany natężenia pochłaniania CO_2 , z uwzględnieniem modyfikującego wpływu szeregu czynników zewnętrznych i wewnętrznych (OLEKSYN 1989a). Obecnie w znacznym stopniu poznane są również zagadnienia związane z ingerencją szkodliwych gazów na innych etapach procesu fotosyntezy: fotofosforylacji i karboksylacji. W przypadku pierwszego z nich

niekorzystny wpływ gazów wiąże się z obniżeniem zawartości barwników fotosyntetycznych (chlorofili i karotenoidów), destrukcją ich kompleksów z białkami, dezaktywacją ich kompleksów z białkami, dezaktywacją przenośników elektronów (cytochromów i ferredoksyny) oraz rozprzęganiem i inhibicją aktywności fotosystemów PS I i PS II. Prowadzi to ostatecznie do deficytu ATP oraz naruszenia równowagi potencjału redukcyjnego, wyrażonego przez stosunek $\text{NAD(P)H}_2 : \text{NAD(P)}^+$. Natomiast w procesie karboksylacji największe znaczenie przypisuje się obniżeniu aktywności karboksylaz; odpowiednio u roślin typu C_3 – wiążących CO_2 zgodnie z cyklem Calvina – rybulozo-1,5-dwufosforanowej (RuDPC), a u C_4 – u których proces fotosyntetycznego wiązania CO_2 przebiega poprzez β -karboksylację fosfoenolopirogronianu (PEP) – fosfoenolopirogronianowej (PEPC). Wnioski z tego typu badań, prowadzonych u różnych gatunków roślin, zostały już wcześniej szczegółowo opisane (KAROLEWSKI 1989a). Przedstawione tutaj prace dotyczące wpływu szkodliwych zanieczyszczeń gazowych na proces fotosyntezy zostaną ograniczone do badań nad sosną zwyczajną.

Wyniki większości pomiarów pochłaniania CO_2 wskazują na inhibicję tego procesu na skutek działania toksycznych gazów. Stwierdzono to w doświadczeniach laboratoryjnych i terenowych z młodymi siewkami oraz z dorosłymi osobnikami sosny zwyczajnej i w przypadku różnych gazów: SO_2 (BRENNINGER i TRANQUILLINI 1983; KELLER 1984; OLEKSYN 1984; LORENC-PLUCIŃSKA 1986a), HF (KELLER 1977; LORENC-PLUCIŃSKA 1980; OLEKSYN 1984), NO_2 (OLEKSYN 1984; LORENC-PLUCIŃSKA 1988a), O_3 (LORENC-PLUCIŃSKA 1979) oraz ich mieszanin: SO_2 , HF i NO_x (HAVAS 1971), a także jednoczesnego wpływu SO_2 i NaCl (CORNELIUS 1980). Inhibicja fotosyntezy połączona jest bezpośrednio ze zmianami wzoru alokacji i tym samym z zachwianiem równowagi donor/akceptor asymilatów. Pod wpływem SO_2 i O_3 zmiana ta zachodzi w kierunku uprzywilejowanej produkcji nowych liści w porównaniu z produkcją nowych korzeni (WINNER i in. 1985). Przesunięcia we wzorze alokacji asymilatów

mogą zachodzić wcześniej, aniżeli obniżenie natężenia fotosyntezy (LORENC-PLUCIŃSKA 1984; 1986c; MINCHIN i GOULD 1986).

Stosując jednak SO_2 w niedużych stężeniach lub określając jego wpływ na bardzo wczesnym etapie reakcji roślin stwierdza się, przynajmniej w początkowym okresie, stymulację pochłaniania CO_2 (KATAINEN i in. 1987). Podobne rezultaty uzyskał DOLLEY (1988) u *Pinus elliottii* i *P. caribaea*, gdy działającym gazem był HF, a także VAN DER EERDEN i PEREZ-SOBA (1992) w przypadku działania NH_3 w stężeniu $0\text{--}240 \mu\text{g m}^{-3}$ na 3-letnie siewki sosny zwyczajnej.

Zmiany natężenia pochłaniania dwutlenku węgla są znacznie uzależnione od stopnia tolerancji roślin względem toksycznego gazu. Dotyczy to zarówno wcześniejszego i bardziej intensywnego hamowania tego procesu u roślin wrażliwszych, jak i szybszego osiągnięcia przez nie punktu krytycznego, w którym inhibicja ta staje się nieodwracalna. Obserwowano to u sosny zwyczajnej poddanej działaniu SO_2 w warunkach laboratoryjnych (LORENC-PLUCIŃSKA 1978b; OLEKSYN 1981) oraz terenowych (VOGL i BÖRTITZ 1965; BÖRTITZ i VOGL 1969).

Jak zaznaczono powyżej, zmiany natężenia pochłaniania CO_2 na skutek działania toksycznych gazów zależą od stopnia wrażliwości roślin. Z drugiej jednak strony wykazano, że uszkodzenia roślin są tym większe, im wyższa jest ich wyjściowa (u kontroli) intensywność pochłaniania dwutlenku węgla. Na taką zależność wskazują między innymi wyniki laboratoryjnych (SO_2) oraz terenowych (SO_2 i związki fluoru) badań wpływu tych zanieczyszczeń na siewki sosny zwyczajnej różnych pochodzeń (OLEKSYN i BIAŁOCKI 1986).

Jedną z wielu przyczyn, powodujących niekorzystne zmiany natężenia procesu fotosyntezy u roślin w środowisku skażonym przez toksyczne gazy, jest destrukcyjny wpływ tych substancji na barwniki fotosyntetycznie czynne (ELSTNER i OSSWALD 1984). Zmniejszenie zawartości obydwu chlorofili (a i b) w igłach sadzonek sosny zwyczajnej, rosnących w terenie skażonym przez SO_2

stwierdziła RYŠKOVÁ (1978). Wyniki badań tej autorki wskazują także na większą wrażliwość chlorofilu b niż a. Obniżenie poziomu chlorofilu w igłach drzew sosny zwyczajnej obserwował również HAVAS (1971) w warunkach skażenia atmosfery dwutlenkiem siarki, fluorowodorem oraz tlenkami azotu.

Obecnie przyjmuje się dwa mechanizmy wyjaśniające obniżenie poziomu chlorofilu na skutek działania zanieczyszczeń gazowych. Pierwszy z nich polega na wypieraniu kationów magnezowych z cząsteczki chlorofilu, z wytworzeniem feofityny i dotyczy wpływu gazów o charakterze kwasowym (RAO i LE BLANC 1966). Drugi wiąże się z destrukcyjnym działaniem rodników nadtlenkowych, powstających w tkankach roślinnych na skutek działania także innych gazów, głównie utleniających (PEISER i YANG 1977; SHIMAZAKI i in. 1980; SAKAKI i in. 1983). Inną przyczyną obniżenia zawartości chlorofilu może też być zahamowanie ich syntezy. Wskazują na to obserwacje zmniejszenia poziomu glicyny – wyjściowego substratu do syntezy tego barwnika – w igłach sosny zwyczajnej, ekspozowanej na działanie SO_2 (LORENC-PLUCIŃSKA 1982a; 1983a). Szkodliwy wpływ gazów nie ogranicza się jedynie do obniżenia poziomu barwników fotosyntetycznych. Jak sugerują SCHULZ (1986) oraz BRECHT i SCHULZ (1989) w przypadku dwutlenku siarki, a SCHULZ (1989) także, gdy działającymi gazami są tlenki azotu i ozon, niekorzystny wpływ uwiadcza się już na znacznie wcześniejszym etapie – destrukcji kompleksów chlorofilowo-białkowych. Wiąże się to z obniżeniem aktywności fotosystemu PS II, znacznie bardziej wrażliwego od PS I (SCHULZ i in. 1990).

Toksyczne gazy ingerują również w proces fotosyntetycznej redukcji węgla – karboksylacji (WEIDNER i KRAUS 1987). Zasadniczym elementem jest tutaj inhibujący wpływ szkodliwych gazów na aktywność karboksylaz: RuDPC – u roślin typu C_3 i PEPC – u roślin typu C_4 . Istnieje jednak wiele rozbieżności co do mechanizmu tej inhibicji. W przypadku sosny zwyczajnej badania, jakie przeprowadzili GEZELIUS i HÄLIGREN (1980) wskazują, że inhibicja przez SO_2 była niekompetywna

względem jonów HCO_3^- i Mg^{+2} , a więc jony siarczynowe nie interferowały w wiązanie CO_2 i Mg^{+2} w miejscu aktywnym RuDPC.

Jak zaznaczono na wstępie, sosna zwyczajna zaliczana jest do roślin bardzo wrażliwych na wpływ gazów, szczególnie SO_2 . Jest ona typowym gatunkiem, u którego fotosynteza przebiega zgodnie z cyklem CALVINA. Dlatego też jedną z przyczyn jej, a także innych gatunków z rodzaju *Pinus*, małej tolerancji może być stwierdzana przez niektórych autorów (ZIEGLER 1972; 1973b) znacznie większa wrażliwość RuDPC niż PEPC. Ponadto badania podstawowych produktów asymilacji CO_2 , charakterystycznych dla obydwu systemów fotosyntetycznej redukcji węgla (C_3 i C_4) wykazały uaktywnienie się procesu β -karboksylacji u sosny zwyczajnej na skutek działania SO_2 (LORENC-PLUCIŃSKA 1983a; 1983b). Jednocześnie autorka stwierdziła, że nasilenie tego procesu było wprost proporcjonalne do stopnia wrażliwości badanych przez nią drzew sosny zwyczajnej.

Badania wpływu toksycznych gazów na proces fotosyntezy u sosny zwyczajnej – chociaż liczne i jednoznaczne, co do określenia zmian natężenia pochłaniania CO_2 – wymagają kontynuacji ze względu na duże rozbieżności co do pozostałych etapów procesu fotosyntezy.

5.7.4. FOTOODDYCHANIE

W procesie fotooddychania frakcja białka chloroplastów, która w procesie fotosyntezy wykazuje aktywność karboksylazy rybulozo-1,5-dwufosforanowej (RuDPC), przejmuje w tym przypadku rolę oksygenazy (RuDPO), katalizującej rozpad rybulozodwufosforanu. Obydwie formy współzawodniczą o wspólny substrat, przy czym oksydacyjny rozpad tego fosforanu cukru, a więc proces fotooddychania, jest silnie stymulowany przez światło. Stwierdzono, że działanie dwutlenku siarki powoduje u roślin przesunięcie równowagi RuDPC/RuDPO w stronę oksygenazy, co przyczynia się do wzrostu udziału kwasu glikolowego wśród produktów fotosyntezy. Przykłady tych badań podaje w przegląd-

wej pracy MISZALSKI (1981). Z drugiej jednak strony, powstały glikolan ulega redukcyjnym przemianom do glioksyłanu. Reakcję tę katalizuje oksydaza glikolanowa współdziałająca z katalazą, a jak stwierdzono – aktywność pierwszego z tych enzymów wzrasta u roślin poddanych działaniu dwutlenku siarki (SOLDATINI i ZIEGLER 1979). Może to być jedną z przyczyn obserwowanego przez niektórych badaczy obniżenia poziomu glikolanu w igłach sosny zwyczajnej, eksponowanej na działanie SO_2 w warunkach laboratoryjnych (LORENC-PLUCIŃSKA 1982; 1983a; 1986b).

Inhibicja fotooddychania ma miejsce także na dalszych etapach tego procesu, a mianowicie: w przemianie glioksyłanu, poprzez glicynę – w serynę, utlenianiu jej do szczawianu i dekarboksylacji do mrówczanu. W tym jednak przypadku pewne sugestie mogą być wysuwane jedynie pośrednio na podstawie zmian zawartości tych metabolitów. Istotne obniżenie poziomu zarówno glicyny, jak i seryny pod wpływem SO_2 w igłach sosny zwyczajnej obserwowwała LORENC-PLUCIŃSKA (1982b). Ponadto ta sama autorka stwierdziła, że zmiany te są intensywniejsze u drzew bardziej wrażliwych na gaz.

Opisywane powyżej działanie SO_2 na poszczególne etapy procesu fotooddychania jest potwierdzeniem niektórych obserwacji, dotyczących faktycznego obniżania u sosny zwyczajnej wydzielania na świetle CO_2 pod wpływem tego gazu (LORENC-PLUCIŃSKA 1978a; 1978b).

Wpływ toksycznych gazów na fotooddychanie nie jest jeszcze w pełni wyjaśniony, a stwierdzane efekty działania różnych gazów, nawet u tego samego gatunku roślin, nie są jednakowe. Oprócz wspomnianego powyżej, inhibującego wpływu SO_2 na wydzielanie CO_2 na świetle, stwierdzono u sosny zwyczajnej brak istotnych zmian natężenia tego procesu, gdy działającym gazem był ozon (LORENC-PLUCIŃSKA 1979), stymulację pod wpływem HF (LORENC-PLUCIŃSKA 1980; LORENC-PLUCIŃSKA i OLEKSYN 1982) oraz zmienny przebieg na skutek działania NO_2 (LORENC-PLUCIŃSKA 1988a).

5.7.5. ODDYCHANIE CIEMNIOWE

Działanie gazowych zanieczyszczeń powietrza na rośliny powoduje u nich obniżenie poziomu adenozyntójfosforanu (ATP) – podstawowego elementu przechowywania i rozprowadzania energii w obrębie komórki. Obniżenie zawartości ATP w igłach sosny zwyczajnej pod wpływem SO_2 obserwował TOMASZEWSKI (1980). Było ono wprost proporcjonalne do stężenia działającego gazu i stopnia wrażliwości badanych przez tego autora klonów sosny. Istotną korelację pomiędzy obniżeniem poziomu ATP w igłach i wzrostem stężenia SO_2 uzyskali też HARVEY i LEGGE (1979) u *Pinus contorta* x *banksiana*.

Obserwowano także wzrost zawartości poszczególnych nukleotydów, jak i zmianę stosunku ATP/ADP w igłach świerka pod wpływem działania niskich stężeń SO_2 , O_3 i mieszaniny $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ (WEIDMANN i in. 1990).

Zarówno wzrost, jak i obniżenie poziomu ATP, a zwłaszcza stosunku ATP/ADP może być połączone ze wzrostem natężenia oddychania (WELLBURN i in. 1981; WEIDMANN i in. 1990). Stymulacja tego procesu pod wpływem SO_2 i O_3 obserwowana była bardzo często (DIZENGREMEL i CITERNE 1988). Wzrost intensywności procesów oddechowych wynikać może ze zwiększonego zapotrzebowania organizmów roślinnych na energię, potrzebną do przeciwstawiania się procesom toksyfikacyjnym oraz do regeneracji uszkodzeń, wywołanych przez toksyczne gazy. U sosny zwyczajnej zwiększone natężenie oddychania ciemniowego obserwowano pod wpływem SO_2 (LORENC-PLUCIŃSKA 1978a; 1978b; 1986a; KATAINEN i in. 1987), HF (LORENC-PLUCIŃSKA 1980; LORENC-PLUCIŃSKA i OLEKSYN 1982) i O_3 (LORENC-PLUCIŃSKA 1979; SKÄRBY i in. 1987). Działanie NO_2 , prawdopodobnie ze względu na stosunkowo niedużą toksyczność, nie powodowało istotnych zmian w natężeniu tego procesu (OLEKSYN 1984; LORENC-PLUCIŃSKA 1988a). Jednocześnie niektórzy z badaczy stwierdzili, że stymulacja procesu wydzielania CO_2 w ciemności była tym większa, im wyższe były stężenie i czas działania gazu (KATAINEN i in. 1987; SKÄRBY i in. 1987). Ana-

liza wyników badań szeregu cytowanych powyżej autorów nie pozwala jednak na wyciągnięcie jednoznacznych wniosków, określających zależność pomiędzy stopniem wrażliwości roślin a wielkością zmian natężenia oddychania ciemniowego.

Stosowanie bardzo wysokich dawek toksycznych gazów lub długiego okresu ekspozycji roślin powodować może obniżenie natężenia procesów oddechowych. Taką sugestię wysuwają między innymi PIERRE i QUEIROZ (1981), na podstawie kinetycznych badań zmian aktywności dehydrogenazy izocytrynianowej (ICDH) – jednego z kluczowych enzymów cyklu kwasów trójkarboksylowych (KREBSA). Zmiany aktywności ICDH były zgodne z obserwowanym równoległym wzrostem, a następnie obniżeniem poziomu kwasów organicznych, wraz z wydłużeniem okresu ekspozycji roślin na działanie SO_2 . Podobny wpływ SO_2 na zmiany aktywności dehydrogenazy izocytrynianowej, ale u innych gatunków roślin, poddanych działaniu tego gazu w różnych stężeniach, stwierdzili RABE i KREEB (1980). Na wzmocnienie syntezy kwasu jabłkowego pod wpływem SO_2 w igłach sosny zwyczajnej wskazują wyniki badań LORENC-PLUCIŃSKIEJ (1983a; 1986b). Działanie toksycznych gazów na procesy oddechowe roślin może następować także poprzez ich wpływ na glikolizę i dekarboksylację oksydacyjną pirogronianu oraz cykl pentozofosforanowy. O podobnym, jak w przypadku ICDH, charakterze zmian aktywności dehydrogenazy glukozy-6-fosforanowej (C6PDH) – jednego z głównych enzymów przemian cyklu pentozofosforanowego – pod wpływem działania SO_2 , donoszą RABE i KREEB (1980). W badaniach tego typu nie uwzględniono jednak sosny zwyczajnej.

5.7.6. WĘGLOWODANY

Badania wpływu toksycznych gazów na poziom monosacharydów i polisacharydów u sosny zwyczajnej są stosunkowo liczne, a ich wyniki dość jednoznaczne. Wskazują

one na wzrost zawartości pierwszych z wymienionych, a obniżenie poziomu drugich.

Na występowanie opisanych powyżej zależności u kilku gatunków roślin iglastych, w tym także sosny zwyczajnej, zwrócił uwagę BÖRITZ (1967; 1968; 1969). Stwierdził on na podstawie badań terenowych, że działanie SO_2 w stężeniu 0,7-1,4 ppm powoduje w igłach młodych siewek stopniowe hydrolizowanie skrobi, aż do całkowitego jej zaniku. Jednocześnie obniżeniu zawartości polisacharydu towarzyszy wzrost poziomu cukrów prostych. Natomiast w niektóre dni, gdy powietrze było praktycznie pozbawione SO_2 , zachodzi ponowne syntetyzowanie skrobi. Podobne wyniki uzyskała LORENC-PLUCIŃSKA (1982a; 1983a), prowadząc badania u dorosłych osobników drzew sosny zwyczajnej w warunkach kontrolowanego wpływu SO_2 w stężeniu 2 ppm, przez okres 18 godzin (3 dni po 6 h/d). Autorka wykazała, że zmniejszaniu włączania ^{14}C do skrobi odpowiadało zwiększenie poziomu radioaktywności cukrów rozpuszczalnych. Ponadto, na hydrolityczny rozkład skrobi wskazywało włączanie ^{14}C do maltozy w igłach pędów eksponowanych na działanie gazu, co nie następowało w kontroli. Z drugiej jednak strony, obserwowano wpływ dwutlenku siarki na nagromadzenie się w igłach sacharozy i rafinozy, z równoczesnym obniżeniem poziomu glukozy, fruktozy, stachiozy oraz rybozy + rybulozy. Taki kierunek przemian świadczy, że obniżenie zawartości skrobi jest wynikiem nie tylko jej hydrolizy, ale i zahamowania syntezy polisacharydu. Wskazuje to pośrednio, że dwutlenek siarki zarówno wzmacnia aktywność amylazy, jak i ogranicza aktywność syntetazy skrobiowej.

Nagromadzenie się pod wpływem SO_2 cukrów rozpuszczalnych jest zjawiskiem niekorzystnym. Może ono prowadzić do dezaktywacji RuDPC i w konsekwencji do obniżenia natężenia procesu fotosyntezy (RUBIN i GAVRILENKO 1977; SAWADA i in. 1986) wskutek wzrostu zawartości triozyfosforanów, obniżenia poziomu nieorganicznego fosforu i zawartości ATP/ADP (ROBINSON i WALKER 1979), redukcji powstawania rybulozo-1,5-

dwufosforanu (HELDT i CHON 1978; AZCON-BIETO 1983). Inhibycyjny wpływ SO_2 na natężenie fotosyntezy może być również wynikiem zaburzeń w procesie regeneracji akceptora CO_2 (RuDP) na skutek obniżenia we frakcji cukrów rozpuszczalnych poziomu rybozy i rybulozy (LORENC-PLUCIŃSKA 1982a; 1983a). Potwierdza to już wcześniej sygnalizowany w tym artykule szkodliwy wpływ SO_2 , przejawiający się w spadku natężenia fotosyntezy.

Z kolei, działanie SO_2 i O_3 o różnych stężeniach powodowało zmienne w swym kierunku zaburzenia w poziomie takich metabolitów, jak: glukoza, sacharoza, fruktoza, fosforan sacharozy, fruktozo-2,6-dwufosforan i skrobia oraz zmiany w aktywności syntetazy fosforanu sacharozy, fosfatazy sacharozy, syntazy sacharozy i fruktozo-2,6-dwufosfatazy, podczas sezonu wegetacyjnego (PEACE i in. 1990).

Zmiany poziomu cukrów w igłach sosny zwyczajnej określano również w warunkach jednoczesnego wpływu SO_2 oraz związków fluoru — głównie w postaci fluorków (MEJNARTOWICZ i ŁUKASIAK 1985). Autorzy stwierdzili, że tego typu zanieczyszczenia, emitowane z Zakładu Nawozów Fosforowych w Luboniu pod Poznaniem, powodowały zmiany poziomu cukrów rozpuszczalnych zależnie od stopnia wrażliwości badanych drzew. Obniżenie poziomu cukrów redukujących (glukozy, fruktozy) było większe u drzew bardziej tolerancyjnych. Autorzy tłumaczą to między innymi większą zdolnością tych drzew wbudowywania cukrów redukujących w polisacharydy. Natomiast stwierdzany przez nich wzrost poziomu sacharozy u drzew bardziej wrażliwych, a obniżenie u tolerancyjnych, wyjaśniają sugerując większą intensywność przebiegu procesu hydrolitycznego rozkładu skrobi u pierwszych, a mniejszą u drugich.

Szkodliwe działanie toksycznych gazów na rośliny przejawia się nie tylko ich wpływem na zaburzenia w syntezie i przemianach mono- i polisacharydów, ale także np. zmianą poziomów fosforanów cukrów. Na obniżenie zawartości tego typu związków w igłach pędów sosny zwyczajnej, ekspozycji

wanych na działanie SO_2 w stężeniu 2 ppm przez okres 18 godzin (3 dni po 6h/d), wskazują wyniki cytowanych już powyżej badań LORENC-PLUCIŃSKIEJ (1982a; 1983a). Ta sama autorka (LORENC-PLUCIŃSKA 1984; 1986c), badając wpływ SO_2 na dwuletnie siewki sosny zwyczajnej wskazuje, że gaz ten powodował retencję węglowodanów w igłach i tym samym zahamowanie przepływu wolnych cukrów z igieł do korzeni. Następowo to bez zmiany składu jakościowego transportowanych metabolitów, a opisane zaburzenia były tym silniejsze, im większy był stopień wrażliwości siewek. Według autorki tych badań, SO_2 hamuje transport cukrów w sposób bezpośredni, bowiem obniżenie ilości asymilatów, przemieszczanych z igieł do korzeni zachodziło zarówno przy braku zmian w natężeniu fotosyntezy, jak i przy jej stymulacji czy inhibicji.

Także działanie ozonu powoduje wzrost poziomu cukrów rozpuszczalnych i redukujących w igłach siewek różnych gatunków sosen. Stwierdzono to u *Pinus ponderosa* (MILLER i in. 1969) oraz *P. strobus*, *P. echinata*, *P. elliotii*, *P. serotina* i *P. taeda* (BARNES 1972). Pod wpływem O_3 obserwowano również wzrost zawartości skrobi w chloroplastach świerka, co z jednej strony, według OSSWALDA i ELSTNERA (1985) oraz ELSTNERA (1988), spowodowane jest fotoinhibicją i powstaniem zależnych od światła reakcji rozjaśniania, a z drugiej, według LUETHY-KRAUSE i LANDOLTA (1990), jest spowodowane częściową inhibicją odtransportowania skrobi podczas nocy. Można sądzić, że również w przypadku sosny zwyczajnej O_3 będzie wywierał podobny wpływ na zmiany zawartości tych metabolitów.

Dwutlenek siarki powoduje także rozkład bardziej różnorodnych w budowie i funkcji cukrowców, np. glikozydów. Wzrost aktywności szeregu glikozydaz pod wpływem SO_2 , obserwowany przez BUCHER-WALIN i wsp. (1979) w igłach sosny zwyczajnej może być stosowany, jak twierdzą autorzy, jako bioindykator tzw. uszkodzeń utajonych (fizjologicznych).

5.7.7. KWASY ORGANICZNE

Badania wpływu toksycznych gazów na zmiany zawartości kwasów organicznych u sosny zwyczajnej są nieliczne. O wzroście poziomu kwasu jabłkowego w igłach pędów sosny zwyczajnej, eksponowanych na działanie SO_2 w stężeniu 1 i 2 ppm przez okres 18 godzin (3 dni po 6h/d), donosi między innymi LORENC-PLUCIŃSKA (1982a; 1983b; 1986b). Prawdopodobnie, tak jak to stwierdzono u szeregu innych gatunków roślin, gazowe zanieczyszczenia powietrza powodują początkowo zwiększenie, a następnie obniżenie poziomu tych związków (ZIEGLER 1973b; ISHIZAKI i HASEGAWA 1976; PIERRE i QUEIROZ 1981). Wzrost zawartości kwasów organicznych podczas działania gazu w stosunkowo niedużym stężeniu i/lub przez krótki okres przypisywany jest mechanizmom obronnym roślin, polegającym na uaktywnianiu procesów oddechowych, a w tym i cyklu przemian kwasów trójkarboksylowych. Natomiast wyższe dawki gazu powodują już zahamowanie syntezy kwasów organicznych na skutek dezaktywacji enzymów cyklu Krebsa (SARKAR i MALHOTRA 1979; RABE i KREEB 1980).

5.7.8. AMINOKWASY I BIAŁKA

Działanie gazowych zanieczyszczeń powietrza na rośliny powoduje u nich wzrost poziomu ogólnej puli wolnych aminokwasów. Mechanizmy, prowadzące do tych zmian, zostały już niejednokrotnie opisane w przeglądowych pracach na ten temat (JÄGER 1982; SCHULTE-HOSTEDE i in. 1987; KAROLEWSKI 1989a). Wielu autorów sugeruje nawet, że wzrost zawartości wolnych aminokwasów może być wykorzystywany jako biochemiczny wskaźnik wrażliwości roślin (GODZIK i LINSKENS 1974; JÄGER i GRILL 1975; MALHOTRA i SARKAR 1979). Rozbieżności dotyczą natomiast przyczyny nagromadzenia się tych metabolitów. Niektórzy badacze twierdzą, że akumulacja wolnych aminokwasów następuje głównie drogą proteolizy (FI-

SCHER 1971; MALHOTRA i SARKAR 1979), inni natomiast, że na skutek ograniczenia syntezy białek (MUDD 1979, PIETILÄ i in. 1991). Na zwiększone wbudowywanie się ^{14}C pod wpływem dwutlenku siarki w aminokwasy u sosny zwyczajnej, a głównie w glutaminian, asparaginian i alaninę, wskazują wyniki badań LORENC-PLUCIŃSKIEJ (1982a; 1983a; 1986b). Jednakże autorka zauważa, że zmiany te nie zależą od stopnia wrażliwości badanych przez nią osobników drzew.

Większość badaczy stwierdza, że w początkowym okresie toksyczne gazy powodują przede wszystkim wzrost poziomu kwasu glutaminowego. Wykazano to w przypadku działania SO_2 i NO_2 , ich mieszaniny oraz NH_3 i wiąże z aktywowaniem przez gazy dehydrogenazy glutaminianowej (GDH) w kierunku aminacji redukcyjnej, a inaktywowaniem w kierunku dezaminacji oksydacyjnej (PAHLICH i in. 1972; WELLBURN i in. 1980; 1981). Natomiast zwiększenie dawki gazu powoduje już obniżenie aktywności GDH, a co za tym idzie – poziomu glutaminianu, z jednoczesnym wzrostem zawartości glutaminy (RABE i KREEB 1980; PIERRE i QUEIROZ 1981). Zaburzenia w syntezie kwasu glutaminowego i glutaminy mogą być spowodowane także zmianami aktywności transaminaz: glutaminiano-pirogronianowej (GPT) i glutaminiano-szczawiooctanowej (GOT) (HORSMAN i WELLBURN 1975; 1977) lub syntetaz: glutaminianowej (GOGAT) i glutaminowej (GS) (LEA i MIFLIN 1974).

Proporcjonalnie do wydłużania czasu działania lub zwiększania stężenia gazu, obserwuje się wzrost zawartości także innych, oprócz już wymienionych, aminokwasów z rodziny kwasu glutaminowego: ornityny, proliny, cytruliny i kwasu γ -aminomasłowego (GODZIK i LINSKENS 1974; JÄGER 1975; MALHOTRA i SARKAR 1979). Na szczególną uwagę wydaje się zasługiwać wzrost poziomu wolnej proliny. Stwierdzono między innymi, że u sosny zwyczajnej wzrost poziomu wolnej proliny w igłach może być wykorzystywany jako wskaźnik

stopnia uszkodzenia drzew przez różne toksyczne gazy: SO_2 , $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ i HF (KAROLEWSKI 1989c). Ten sam autor stwierdził również, że wzrostowi zawartości wolnej proliny w igłach siewek sosny zwyczajnej, poddanych działaniu dwutlenku siarki, towarzyszył początkowo wzrost, a następnie obniżenie w białkach poziomu tego iminokwasu w formie związanej (KAROLEWSKI 1990). Jednocześnie obserwowano zwiększenie zawartości związanej hydroksyproliny. Dalsze działanie gazu przyczyniało się do obniżenia poziomu obydwu tych iminokwasów związanych z białkami. Ponadto opisywane zaburzenia były zróżnicowane w zależności od typu uszkodzenia tkanek. Gdy w częściach jeszcze wizualnie nie uszkodzonych przez SO_2 następowało zwiększenie zawartości wolnej proliny, to w tkankach nekrotycznych poziom aminokwasu ulegał obniżeniu. Podobnie kształtowały się w tych tkankach zmiany zawartości obydwu iminokwasów związanych z białkami.

Są także doniesienia, że działanie zanieczyszczeń przemysłowych powietrza prowadzi do obniżenia zawartości aminokwasów. WINGSLE i wsp. (1987) obserwowali u siewek sosny zwyczajnej, poddanej przez 10 dni działaniu NO_x , obniżenie zawartości aminokwasów w igłach, zwłaszcza argininy i glutaminy, co według nich spowodowane mogło być wzmożonym tempem odkładania rezerw albo wzrostem transportu do innych organów siewek. Zaburzenia w transporcie wolnych aminokwasów stwierdzono również pod wpływem SO_2 (LORENC-PLUĆNICKA 1988b). Obserwowane w tym przypadku zahamowanie przemieszczania aminokwasów z igieł sosny zwyczajnej do korzeni zachodziło zarówno w grupie siewek wrażliwych, jak i tolerancyjnych.

Opisane powyżej zmiany w poziomie, transporcie i przemianach aminokwasów rzutują w niekorzystny sposób na poziom i strukturę białek, a co za tym następuje, przyczyniają się do zaburzeń w aktywności enzymów i funkcjonowaniu błon komórkowych. Należy przy tym stwierdzić, że większość znanych z literatury badań nad tymi

zależnościami dotyczy innych niż sosna zwyczajna gatunków roślin.

5.7.9. ENZYMY

U podłoża zaburzeń w prawidłowym przebiegu procesów fizjologicznych oraz anabolicznych i katabolicznych przemian u roślin powstałych na skutek działania gazowych zanieczyszczeń powietrza leży wpływ tych substancji na zmiany w syntezie i czynnościach enzymów. Zagadnienia te opisano już we wcześniejszej pracy, dotyczącej wpływu toksycznych gazów na enzymy u różnych gatunków roślin – głównie drzewiastych (KAROLEWSKI 1989a) oraz częściowo w tym rozdziale, w kontekście omawianych zaburzeń w fotosyntezie, oddychaniu i metabolizmie aminokwasów.

Jedną z możliwych form obrony roślin przed wpływem toksycznych gazów jest uaktywnianie się procesów oddechowych, związanych ze zwiększonym zapotrzebowaniem energetycznym organizmów roślinnych dla celów regeneracyjnych i reperacyjnych. Wskaźnikiem ogólnego uaktywniania się procesów oksydacyjnych może być wzrost aktywności peroksydazy (POD). Enzym ten stanowi istotny, detoksyfikujący czynnik, ograniczający szkodliwe działanie H_2O_2 (BURRIS 1960), akumulującej się u roślin pod wpływem takich gazów jak SO_2 (TANAKA i in. 1982) i O_3 (MUDD 1982). Stwierdzono, że aktywność POD w igłach sosny zwyczajnej wzrasta między innymi w wyniku działania SO_2 (KIELISZEWSKA-ROKICKA 1979; SCHULTZ 1986) oraz związków fluoru (KELLER i SCHWAGER 1971; KELLER 1974). Jednocześnie, wszyscy cytowani autorzy obserwowali tym większy wzrost aktywności enzymu, im badane przez nich rośliny doznały większego stresu. Sugerują oni, że zmiany aktywności POD stanowią czuły biochemiczny wskaźnik stopnia skażenia atmosfery przez toksyczne gazy. Ponadto, wyniki doświadczeń przeprowadzonych przez KIELISZEWSKĄ-ROKICKĄ (1979) wskazują, że stopień tolerancji testowanych przez nią na działanie SO_2 klonów sosny

zwyczajnej jest wprost proporcjonalny do wyjściowego (kontrola) poziomu aktywności peroksydazy. Z drugiej jednak strony, dwutlenek siarki działający w stosunkowo małym stężeniu (do $0,5 \text{ mg m}^{-3}$) nawet przez okres 24 dni, nie powoduje istotnych zmian aktywności POD (KATAINEN i in. 1984). Ponadto powszechnie wiadomo, że POD jest enzymem mało specyficznym i bardzo czułym na wpływ różnych, abiotycznych i biotycznych, czynników stresowych. Stąd też znajduje małe zastosowanie w biomonitoringu.

Dużo większe znaczenie niż peroksydazie w obronie roślin przed wpływem SO_2 przypisuje się dysmutazie nadtlenkowej (SOD). Ochroniająca funkcja tego enzymu przypisywana jest jej katalitycznemu działaniu na rozkład szkodliwych rodników nadtlenkowych różnego typu (SHIMAZAKI i in. 1980; TANAKA i SUGAHARA 1980; TANDY i in. 1989). Stwierdzono, że rośliny, które miały wyższą wyjściową aktywność tego enzymu lub były zdolne do indukowania wyższej jego aktywności na skutek działania SO_2 (TANAKA i SUGAHARA 1980), a także traktowane egzogenie SOD (SHIMAZAKI i in. 1980), były w mniejszym stopniu uszkodzane przez ten gaz. Zwiększenie aktywności SOD w igłach sosny zwyczajnej następuje również pod wpływem działania O_3 , NO_2 lub $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ (POLLE i RENNENBERG 1991; KARPIŃSKI i in. 1992). Opisywane powyżej, ochroniające możliwości reakcji roślin z udziałem obydwu wymienionych enzymów: peroksydazy i dysmutazy nadtlenkowej mają jednak ograniczony zakres. Wzrost aktywności tych enzymów ma miejsce jedynie przy działaniu gazu w stosunkowo niewielkich dawkach, przekroczeniu których towarzyszy już spadek ich aktywności. Na istnienie takich właśnie warunkowań wskazują wyniki doświadczeń, które z sosną zwyczajną przeprowadził SCHULZ (1986). W literaturze można jednak znaleźć również doniesienia o tym, że zarówno niskie, jak i wysokie stężenie, np. O_3 nie przyczyniają się do zmiany aktywności SOD (WINGSLE i in. 1992). Podobny brak różnic w aktywności, zarówno SOD, jak i POD igieł zdrowych i uszkodzonych przez zanieczysz-

czenia przemysłowe notowali u 50-70-letnich świerków OSSWALD i in. (1992).

Na podobną rolę w mechanizmach detoksyfikacyjnych u roślin narażonych na wpływ SO_2 jaką spełniają POD i SOD, wskazują WINGSLE i wsp. (1987) w przypadku reduktazy azotanowej (NAR) u roślin eksponowanych na działanie NO . W badaniach tych autorów początkowy wzrost, a następnie obniżenie aktywności NAR w igłach sosny zwyczajnej następowało adekwatnie do wydłużania okresów ekspozycji roślin na gaz. Potwierdza to wcześniej już wykrytą funkcję NAR w redukcji nadmiaru jonów azotanowych, stwierdzoną u innych gatunków roślin poddanych działaniu NO_2 (ZEEVAART 1976).

Działanie toksycznych gazów na rośliny nie ogranicza się wyłącznie do powodowania zaburzeń w ogólnej aktywności enzymów. Gazowe zanieczyszczenia powietrza często wywołują u roślin zmiany jakościowe (znikanie lub pojawianie się nowych) i ilościowe (aktywności) poszczególnych izoenzymów. Na występowanie tego typu zaburzeń w strukturze szeregu różnych enzymów u sosny zwyczajnej, rosnącej w terenie zanieczyszczonym przez SO_2 , wskazują między innymi wyniki badań, które przeprowadzili GEBUREK i wsp. (1987); zanieczyszczonym przez SO_2 i związki fluoru – MEJNARTOWICZ (1983), a przez SO_2 i metale ciężkie – PRUS-GŁOWACKI i NOWAK-BZOWY (1989). Bardziej obszerną i szczegółową analizę tych zjawisk u różnych gatunków roślin przedstawił w swoich pracach MEJNARTOWICZ (1984; 1989).

5.7.10. ROZWÓJ I STARZENIE

Ilość zaabsorbowanego, toksycznego gazu zależy w dużym stopniu od wieku rośliny i stadium rozwojowego organów asymilacyjnych (MUDD 1975), to z kolei rzutuje na rozmiary uszkodzeń, spowodowanych działaniem gazowych zanieczyszczeń powietrza. Ma to swoje potwierdzenie eksperymentalne także w badaniach z szeregiem klonów i populacji sosny zwyczajnej, różniących się natężeniem wymiany gazowej i/lub tempem

procesów wzrostowych. OLEKSYN (1981), przeprowadzając u sosny zwyczajnej doświadczenia laboratoryjne nad wpływem SO_2 , a OLEKSYN i BIAŁOBOK (1986) oraz OLEKSYN (1989b) – badania w terenie skażonym przez SO_2 i związki fluoru, stwierdzili, że rośliny o wyższym natężeniu fotosyntezy i szybciej rosnące były w większym stopniu uszkodzane przez te zanieczyszczenia. Wykazano również, że młodsze roczniki igieł charakteryzowały się mniejszą wrażliwością na działanie SO_2 i HF niż starsze (OLEKSYN 1984). Potwierdza to sugestie, jakie wysunęli między innymi MALHOTRA i KHAN (1980) w przypadku wpływu SO_2 . Stwierdzili oni, że młodsze, a tym samym bardziej aktywne metabolicznie tkanki roślin, zdolne są do wykorzystywania większej ilości siarki niż starsze, o mniejszej aktywności metabolicznej. Inną przyczyną, którą z kolei sugerują SEKIYA i wsp. (1982) może być większa zdolność przekształcania pochłoniętego SO_2 i wydalania go na zewnątrz przez młodsze niż starsze liście. Jednak mimo podejmowania tak licznych badań w tym kierunku, istnieją do dzisiaj rozbieżności nie pozwalające jednoznacznie odpowiedzieć na pytanie: czy młodsze lub czy starsze igły/liście i rośliny są bardziej wrażliwe na tego typu czynniki stresowe (GLUCH 1988).

Gazowe zanieczyszczenia powietrza wpływają na wzrost, rozwój i reprodukcję roślin, ponieważ powodują zaburzenia płynnego rozdziału substancji odżywczych i mineralnych do różnych organów, co wpływa na przebiegające w nich funkcje metaboliczne. Przyjmuje się, że pod wpływem SO_2 , O_3 , NO_2 oraz mieszanin tych gazów, redukcja biomasy korzeni jest silniejsza aniżeli pędu, co np. u sosny obserwowali FARRAR i wsp. (1977), KRESS i SKELLY (1982) oraz GARSED i RUTTER (1984).

Według wielu autorów obniżenie biomasy korzeni w stosunku do pędu spowodowane jest redukcją translokacji węglowodanów. Najwięcej asymilatów dostarczają do korzeni liście starsze. Jak stwierdził OLEKSYN (1984), są one znacznie wrażliwsze na działanie gazów niż liście młode. U roślin traktowa-

nych SO_2 , O_3 i NO_x w wysokich stężeniach (a także niskich, lecz przez dłuższy czas) liści jest zwykle mniej i są mniejsze, aniżeli liście roślin nie poddanych działaniu tych gazów. Natężenie fotosyntezy netto liści starszych jest istotnie silniej zredukowane przez gazowe zanieczyszczenia powietrza niż natężenie liści młodszych (OLEKSYN 1989a). Ta większa redukcja fotosyntezy powoduje, że ilość asymilatów dostępnych dla korzeni jest znacznie zmniejszona. Obniżenie stosunku masy korzeni względem pędu skłania do przypuszczeń, że zdobywanie nie tylko związków pokarmowych i energii, lecz także wody i soli mineralnych jest utrudnione przez toksyczne gazy, co wzmacnia szkodliwy efekt ich działania. Traktowane gazami rośliny mogą być np. bardziej podatne na suszę, ponieważ proporcjonalnie mniej jest korzeni dostarczających wodę do transpirujących liści. Zredukowany wzrost korzeni przyczynia się także do uboższego zaopatrzenia rośliny w sole mineralne. Według HUGHESA i LAURENCE'A (1984) konsekwencją zachwiania równowagi w biomacie korzeni i pędu może być też większa podatność na szkodniki i patogeny.

Niektórzy autorzy wskazują na to, że dysproporcje w biomacie korzeni i pędów, powstałe pod wpływem gazowych zanieczyszczeń powietrza, wynikają przede wszystkim ze zmian w biomacie liści. Stwierdzono, że biomasa liści, traktowanych dwutlenkiem siarki czy ozonem, często wzrasta w porównaniu z łodygą. Wykazano to zarówno w przypadku roślin zielnych, drzew liściastych, jak i iglastych (np. sosny – FARRAR i in. 1977; GARSED i in. 1981). Ta zmiana organizacji wzrostu nie jest korzystna dla prawidłowego rozwoju całej rośliny, gdyż nadmierny rozwój liści prowadzić może do samozacieniania. Konsekwencją tego może być strata wydajności fotosyntetycznej. Rośliny o większych niż normalnie igłach/liściach, lecz mniejszej specyficznej fotosyntezie mają także mniejsze możliwości wykorzystania wody wskutek obniżonej przez redukcję korzeni jej dostępności i mogą być bardziej narażone na suszę.

Nadmierny wzrost biomasy liści (donora) względem pozostałych organów roślin (akceptorów) może być następstwem retencji asymilatów w donorze, celem naprawy szkód i/lub zachwiania równowagi pomiędzy donorem i akceptorem wskutek redukcji natężenia fotosyntezy i zwiększonych wymagań donora co do poziomu asymilatów lub jako wynik bezpośredniego wpływu gazowych zanieczyszczeń powietrza na poszczególne etapy transportu asymilatów i substancji mineralnych (WINNER i in. 1985; MINCHIN i GOULD 1986; LORENC-PLUCIŃSKA 1988c).

Działanie toksycznych gazów wywiera określony wpływ na zmianę tempa i rozmiarów procesów związanych z dojrzewaniem i starzeniem się roślin (SZANIAWSKI 1976; GARSEED i in. 1981; MOHR 1984; ZIEGLER 1986). Jak wiadomo, działanie SO_2 na rośliny powoduje wydzielanie przez nie etylenu – hormonalnego inhibitora, którego podwyższony poziom charakteryzuje starzenie się roślin. Wydzielanie tego węglowodoru pod wpływem SO_2 wykazano u kilku gatunków roślin iglastych, w tym także u sosny zwyczajnej (BUCHER 1981). Jeszcze innym przykładem niekorzystnego działania dwutlenku siarki, związanego z przyspieszeniem procesów starzenia się roślin, może być wpływ tego gazu na hydroksylację białkowo związanej proliny. Wzrost zawartości tego iminokwasu w formie związanej z białkami obserwowano również u sosny zwyczajnej eksponowanej na działanie SO_2 (KAROLEWSKI 1990). Z kolei wiadomo, że białka szczególnie bogate w ten iminokwas spotyka się w dojrzałych i starzejących się tkankach (CLELAND i KARLSNES 1967).

Kolejnym, niekorzystnym działaniem emisji przemysłowych jest zakłócanie sprawności systemu polarności fizjologicznej w pniach drzew, co objawia się m.in. zmianami w przebiegu transportu auksyny na poziomie komórkowym (WODZICKI i in. 1989, wg KURCZYŃSKIEJ i in. 1992). Jednocześnie wiadomo, że polarny transport auksyny jest jednym z podstawowych mechanizmów regulacji wzrostu i rozwoju drzew.

Gazowe zanieczyszczenia powietrza wpływają negatywnie również na procesy

związane z owocowaniem i rozmnażaniem generatywnym drzew, co ważne jest zarówno ze względów ekonomicznych, jak i perspektyw ewolucyjnych. Większość szkodników czy patogenów atakuje najczęściej tkanki reprodukcyjne i depresja zdolności reprodukcyjnych może być ważnym wskaźnikiem zaburzeń poszczególnych procesów fizjologicznych i metabolizmu roślin. Na zmniejszenie poziomu obradzenia nasion, degradację organów generatywnych i obniżenie jakości pyłku u sosny zwyczajnej, będących skutkiem działania mieszaniny toksycznych gazów, emitowanych przez konglomerację różnych zakładów przemysłowych, wskazują MAMAEV i SHKARLET (1972). Zmniejszenie zdolności kiełkowania pyłku u tego samego gatunku pod wpływem SO_2 stwierdzili KELLER i BEDA (1984), a pod wpływem jednoczesnego działania dwutlenku siarki i związków fluoru – MEJNARTOWICZ i LEWANDOWSKI (1985).

5.7.11. PODSUMOWANIE

Reakcja roślin na toksyczne gazy uzależniona jest przede wszystkim od ich dawki – stężenia i czasu działania. W przypadku wywoływania stosunkowo słabego stresu roślinina ma możliwość przeciwstawienia się działaniu tych czynników, uruchamiając szereg różnych mechanizmów obronnych. Dotyczy to omawianych w tym rozdziale: reakcji zamykania aparatów szparkowych, buforowania nadmiernego poziomu zakwaszenia wewnątrzkomórkowego, aktywacji procesów związanych z uzyskiwaniem dodatkowych ilości energii i detoksyfikacją szkodliwych rodników, a nawet usuwania na zewnątrz toksycznych gazów, w mniej lub bardziej zmienionej postaci. O istotnym znaczeniu możliwości wydalania SO_2 (po zredukowaniu go do H_2S) pisze STASZEWSKI (1985). Na zdolność przeprowadzania tego procesu przez tkanki asymilacyjne sosny zwyczajnej wskazują także wyniki pomiarów, wykonanych przez HÄLLGRENA i FREDRIKSSONA (1982). Oprócz wspomnianej już roli niektórych enzymów (POD, SOD, NAR) w zmniejszaniu skutków

szkodliwego wpływu SO_2 , O_3 , NO_x na uwagę zasługuje także kwas askorbinowy (AA). Na jego znaczenie w detoksyfikacji u sosny zwyczajnej rosnącej w warunkach skażenia środowiska przez SO_2 wskazują KELLER i SCHWAGER (1977).

Działanie toksycznych gazów przez dłuższy czas lub w stosunkowo wysokich stężeniach prowadzi jednak do przełamania bariery obronnych możliwości roślin i do nasilenia się procesów destrukcyjnych i trwałych uszkodzeń. Jednym z przykładów szkodliwych zjawisk tego typu jest nadmierne nagromadzenie się związków fenolowych. Proces ten przebiega w igłach sosny zwyczajnej pod wpływem związków fluoru (YEE-MEILER 1977), SO_2 (KAROLEWSKI 1990) oraz jednoczesnego działania tych zanieczyszczeń (KAROLEWSKI i GIERTYCH 1992). Akumulacja fenoli i ich dalsze przemiany do chinonów oraz

polimeryzacja z aminokwasami i białkami są niekorzystnymi procesami, związanymi z powstawaniem nekroz (HOWELL i KREMER 1973). Badania reakcji roślin, poprzez określanie zmian: tempa i natężenia przebiegu procesów fizjologicznych oraz aktywności lub poziomu określonych enzymów i metabolitów są skomplikowane. W szczególności dotyczy to przypadku jednoczesnego występowania tkanek w różnym stopniu uszkodzonych przez gaz: wizualnie nieuszkodzonych, uszkodzonych w widoczny sposób (nekrozy) oraz pojawiającego się niejednokrotnie pomiędzy nimi przejściowego, ciemno zabarwionego pasma (KAROLEWSKI 1990). Ponadto w praktyce drzewa narażone są na ogół na jednoczesne działanie kilku toksycznych gazów, metali ciężkich oraz innych, abiotycznych, a także biotycznych czynników stresowych.

The first part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then proceeds to describe the methodology used, including the sample and data collection methods. The results of the study are presented in the following section, followed by a discussion of the findings and their implications. The paper concludes with a summary of the main points and a list of references.

The second part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then proceeds to describe the methodology used, including the sample and data collection methods. The results of the study are presented in the following section, followed by a discussion of the findings and their implications. The paper concludes with a summary of the main points and a list of references.

The third part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then proceeds to describe the methodology used, including the sample and data collection methods. The results of the study are presented in the following section, followed by a discussion of the findings and their implications. The paper concludes with a summary of the main points and a list of references.

The first part of the paper discusses the importance of the research and the objectives of the study. It then proceeds to describe the methodology used, including the sample and data collection methods. The results of the study are presented in the following section, followed by a discussion of the findings and their implications. The paper concludes with a summary of the main points and a list of references.

REFERENCES

- 1. Author, Title, Journal, Year.
- 2. Author, Title, Journal, Year.
- 3. Author, Title, Journal, Year.
- 4. Author, Title, Journal, Year.
- 5. Author, Title, Journal, Year.
- 6. Author, Title, Journal, Year.
- 7. Author, Title, Journal, Year.
- 8. Author, Title, Journal, Year.
- 9. Author, Title, Journal, Year.
- 10. Author, Title, Journal, Year.