

(1989) wykazali, że SO_2 może przez obniżenie ubytku wody z igieł świerka pospolitego (zamykanie szparek), przyczyniać się do utrzymania wyższej zawartości wody i przez to do lepszego przeciwstawiania się krótkotrwałemu działaniu suszy, to ze wzrostem czasu działania gazu zdolność do utrzymywania wody była redukowana.

Jak bardzo skomplikowany jest wpływ, chociażby tylko dwu czynników stresowych na reakcję roślin, wskazują wyniki badań przeprowadzonych przez grupę M. TESCHE (TESCHE i wsp. 1989; MICHAEL i wsp. 1989; FEILER i wsp. 1989). Efekt (synergistyczny, addytywny, antagonistyczny) wpływu SO_2 i suszy na siewki świerka pospolitego zależał od tego czy działały one jednocześnie, a jeżeli oddzielnie, to w jakiej kolejności po sobie. Miało to swoje odbicie w zmianach zawartości wolnej proliny w igłach i eksudatach korzeniowych.

Zanieczyszczenia przemysłowe powodują zwiększenie wrażliwości drzew także na działanie innych czynników stresowych. Na przykład KELLER (1981, 1982) oraz MICHAEL i współpracownicy (1982) wykazali, że SO_2 powoduje wzrost wrażliwości siewek świerka pospolitego na mróz. Stwierdzono, że działanie tego gazu potęguje obniżenie uwod-

nienia tkanek igieł i ich pojemności fotosyntetycznej następujące na skutek mrozu (LALK i wsp. 1992a) oraz suszy (CORNIC 1987). Według FEILER (1985) główną przyczyną zwiększenia wrażliwości świerka na mróz jest powodowanie przez SO_2 wzrostu przepuszczalności błon komórkowych i przez to wypływu elektrolitu na zewnątrz. Także w doświadczeniach z wpływem nadmiernego zakwaszenia wykazano, że niskie pH (pH 3, $\text{H}_2\text{SO}_4 + \text{HNO}_3$) powoduje większe uszkodzenia igieł świerka pospolitego spowodowane przez niskie temperatury (BALSBERG-PÄHLSSON 1989). Zwiększenie uszkodzeń mrozowych igieł świerka pospolitego obserwuje się również na skutek wpływu gazów o charakterze utleniającym, takich jak ozon (DAVISON i wsp. 1988).

Powyższe przykłady wskazują jak trudno jest przewidzieć faktyczną reakcję nasadzeń świerka pospolitego w terenach objętych emisją zanieczyszczeń przemysłowych lub nawet po jej ustaniu, ale na powierzchniach uprzednio zdegradowanych. Zakumulowane w glebie toksyczne substancje mogą jeszcze przez długi okres same lub interferując z innymi, abiotycznymi czynnikami stresowymi, niekorzystnie oddziaływać na drzewa.

13.2. Zaburzenia procesów fizjologicznych i metabolizmu pod wpływem zanieczyszczeń przemysłowych

(Piotr Karolewski)

Duża wrażliwość świerka pospolitego na zanieczyszczenia przemysłowe (rozdz. 13.1) stała się powodem częstego wykorzystywania tego gatunku w fizjologiczno-biochemicznych badaniach mechanizmów reakcji drzew na te czynniki. Stosowanie świerka w zadrzewieniach, w tym i na obszarach objętych emisjami przemysłowymi oraz w aglomeracjach miejskich, pozwala

również na konfrontację wyników badań laboratoryjnych z uzyskanymi w doświadczeniach terenowych. Ponadto, gatunek tak rozpowszechniony w naszej strefie klimatycznej jak świerk pospolity może być wykorzystywany w biomonitoringu. Dotyczy to zarówno oceny stopnia skażenia środowiska jak i diagnozowania uszkodzeń drzew na wczesnym etapie, tak zwanych uszkodzeń

utajonych (fizjologiczno-biochemicznych). Od wielu lat sugerowano możliwość stosowania w tym celu w tego gatunku pomiarów: pojemności buforowej soku komórkowego (KELLER 1976a, 1982; SCHOLZ i KNABE 1976; PASUTHOVÁ 1977), natężenia asymilacji CO₂ (KELLER 1976a, 1977a,b; LÜTZ i wsp. 1992), zawartości kwasu askorbinowego (KELLER i SCHWAGER 1977; CASTILLO i wsp. 1988), aktywności takich enzymów jak peroksydaza (KELLER i SCHWAGER 1971; KELLER 1974; CASTILLO i wsp. 1988) i dysmutaza nadtlenkowa (CASTILLO i wsp. 1988), a także poziomu metabolitów wtórnych, na przykład fenoli (KELLER 1976b; YEE-MEILER 1977; RICHTER i WILD 1992). Ostatnio WILD i SCHMITT (1995) zaproponowali do tego celu stosowanie pomiarów zawartości w igłach świerka pospolitego putrescyny

W literaturze zebrano już sporo informacji dotyczących wpływu zanieczyszczeń przemysłowych na zaburzenia w przebiegu procesów fizjologicznych i metabolizmu u świerka pospolitego (KELLER 1989a, b; LANGE i wsp. 1989a; TESCHE 1989). Jednakże w ramach badań na poziomie fizjologiczno-biochemicznym istnieje wiele kontrowersji i sprzecznych wniosków. Przyczyną tego jest zróżnicowanie w reakcji świerka zależne w dużym stopniu, zarówno od czynników wewnętrznych (wiek i stadium rozwojowe roślin oraz poszczególnych organów), jak i zewnętrznych (temperatura i wilgotność powietrza oraz gleby, natężenie oświetlenia, żywienie mineralne itp.). Ich wpływ jest uwzględniony przy omawianiu oddziaływania zanieczyszczeń na poszczególne procesy lub metabolity. Toksyczne zanieczyszczenia wpływają na zmiany progów tolerancji roślin na działanie innych czynników stresowych. W tym kontekście na uwagę zasługuje przeglądowa publikacja (CHAPPELKA i FREER-SMITH 1995), w której autorzy omawiają wiele prac dotyczących mechanizmów i stopnia wpływu toksycznych zanieczyszczeń na zmiany wrażliwości świerka pospolitego na mróz i suszę. Szczególnie trudną jest interpretacja wyników badań terenowych. Związane jest to

z występowaniem na ogół kilku różnych zanieczyszczeń o zmiennym składzie i proporcjach oraz interakcji z innymi czynnikami środowiska (HODSON i WILKINS 1991).

13.2.1. Ruchy szparek, transpiracja i uwodnienie

Gazowe zanieczyszczenia powietrza wnikają do wnętrza roślin głównie przez aparaty szparkowe, a w pewnym stopniu także przez kutykulę i komórki epidermy, co jeszcze bardziej wzmacnia wrażliwość roślin (LENDZIAN 1984). Próby określenia zależności pomiędzy wrażliwością roślin a wielkością, intensywnością występowania oraz oporem dyfuzyjnym szparek, były przedmiotem licznych doświadczeń przeprowadzonych u różnych gatunków roślin. Jednakże nie doprowadziły one do uzyskania jednoznacznych wniosków. Powodem tego może być fakt iż reakcja szparek jest w dużym stopniu zależna od wpływu takich czynników zewnętrznych jak wilgotność powietrza, natężenie oświetlenia i poziom CO₂ w atmosferze (TIBBITTS i KOBRIGER 1983; MAIER-MAERCKER i KOCH 1992; WIESER i HAVRANEK 1993). Jednak, w ramach powyższych zagadnień, świerk pospolity był rzadko przedmiotem badań. HAVRANEK i współpracownicy (1990) uważają, że cechą decydującą o zróżnicowaniu we wrażliwości różnych populacji świerka pospolitego na wpływ ozonu jest intensywność pochłaniania tego gazu przez szparki. Jednakże reakcja aparatów szparkowych jest bardzo zróżnicowana i jak wskazują poniższe przykłady, zależy przede wszystkim od stężenia i czasu działania gazu. BRENNINGER i TRANQUILLINI (1983) stwierdzili, że 6-godzinne działanie SO₂ w stężeniach 0,3+3 ppm powoduje wzrost oporu szparkowego u świerka pospolitego i powrót do poziomu kontroli po jednej dobie. Obniżenie przewodnictwa szparkowego u tego gatunku pod wpływem ozonu w niewielkim stężeniu obserwowali WALLIN i współpracownicy (1990), MIKKELSEN i RO-PAULSEN (1994) oraz

THIEC LE i współpracownicy (1994). Natomiast FREER-SMITH i DOBSON (1989) wykazały, że krótkotrwałe działanie O_3 powoduje wzrost przewodnictwa szparkowego i jednocześnie obniżenie efektywności wykorzystywania wody u świerka. Większość wyników tych badań została potwierdzona przez HASEMANNA i współpracowników (1990). Autorzy ci w konkluzji stwierdzają, że działanie takich gazów jak: SO_2 , O_3 i NO_x , powoduje czasowe zamykanie aparatów szparkowych, przy bardziej drastycznym ich wpływie całkowite otwarcie szparek, a następnie w wyniku destrukcji, zatykanie.

MAIER-MAERCKER i KOCH (1992a) zwracają uwagę na zmniejszenie tolerancji na stres wywołany działaniem SO_2 lub O_3 w warunkach suszy. Według nich przyczyną zaburzeń w przewodnictwie szparkowym są w tym przypadku strukturalne zmiany w ścianach komórkowych aparatów szparkowych. Ostatecznie należy stwierdzić, że toksyczne gazy powodują zaburzenia w funkcjonowaniu szparek, ale charakter tych zaburzeń jest różny i zależy zarówno od rodzaju gazu, jego dawki jak i wpływu innych czynników stresowych.

W przypadku imisji pyłowych obserwowano zatykanie szparek przez cząsteczki pyłu (MINARCIC i wsp. 1993). Powoduje to ograniczenie wymiany gazowej, a dodatkowo wiązanie takich pierwiastków jak Al i S, które mogą następnie, po rozpuszczeniu, wnikać do wnętrza igieł.

Jednym z efektów niekorzystnego wpływu zanieczyszczeń przemysłowych na funkcjonowanie aparatów szparkowych są zaburzenia procesu transpiracji. Obniżenie natężenia transpiracji u świerka pospolitego stwierdzono w przypadku wpływu SO_2 (BÖRTITZ i VOGL 1972; BRENNINGER i TRANQUILLINI 1983; LALK i wsp. 1992a), O_3 (SAXE i MURALI 1989c; LALK i wsp. 1992a; MIKKELSEN i ROPAUlsen 1994) oraz NO_2 (SAXE i MURALI 1989b; LALK i wsp. 1992a) i mieszaniny SO_2+NO_2 (SAXE 1989; LALK i wsp. 1992a). Wielkość depresji transpiracji i szybkość powrotu do normalnego poziomu zależą od stężenia i czasu działania gazu (BRENNINGER

i TRANQUILLINI (1983). Zanieczyszczenia w stosunkowo wysokich stężeniach powodują wzrost natężenia transpiracji, co prowadzi do szybkiej utraty wody (MENGEL i wsp. 1989). Przyczyną tego zjawiska mogą być nie tylko zaburzenia w prawidłowym funkcjonowaniu szparek, ale i wzmożona transpiracja na skutek zmian na powierzchni kutykuli. BERMADINGER i współpracownicy (1988) stwierdzili u świerka pospolitego daleko posuniętą degradację kutykuli igieł oraz struktury wosku na ich powierzchni pod wpływem SO_2 i pyłów zawierających MgO, a MENGEL i współpracownicy (1989) kwaśnej mgły (pH 3, $H_2SO_4+HNO_3$).

Zaburzenia w gospodarce wodnej roślin, wyrażające się obniżeniem potencjału wodnego, a przez to niedostatecznym uwodnieniem tkanek, mogą być wywołane również przez uszkodzenie korzeni (GODBOLD i HUTTERMANN 1988) lub obniżenie proporcji biomasy korzeni do części nadziemnej (KELLER 1979; JANSON i SZCZYGIEL 1992b). Uważane jest to za główną przyczynę zmniejszonego pobierania wody przez drzewa i potęgowania tak zwanej suszy fizjologicznej.

13.2.2. Fotosynteza

Najwięcej badań wpływu zanieczyszczeń przemysłowych na proces fotosyntezy dotyczy określenia zmian w natężeniu pochłaniania CO_2 (OLEKSYN 1989). Obecnie w znacznym stopniu poznane są również zagadnienia związane z ingerencją szkodliwych substancji w dalsze etapy procesu fotosyntezy: fotofosforylację i karboksylację (KAROLEWSKI 1989). W przypadku pierwszego z nich, niekorzystny wpływ gazów wiąże się z obniżeniem zawartości barwników fotosyntetycznych (chlorofili i karotenoidów), destrukcji ich kompleksów z białkami, dezaktywacji przenośników elektronów (cytochromów i ferredoksyny) oraz rozpręgnięciu i inhibicji aktywności fotosystemów PS I i PS II (LICHTENTHALER i BUSCHMANN 1984). Prowadzi to ostatecznie do deficytu ATP oraz naruszenia równowagi potencjału

redukcyjnego wyrażonego przez stosunek $\text{NAD(P)H} : \text{NAD(P)}$. Natomiast w procesie karboksylacji, u roślin typu C_3 , do których należy świerk pospolity, największe znaczenie przypisuje się obniżeniu aktywności karboksylazy rybulozo-1,5-dwufosforanowej (RuDPC).

13.2.2.1. Asymilacja CO_2

Działanie toksycznych zanieczyszczeń w niewielkim stężeniu, nawet przez długi okres, nie powoduje istotnych zmian w natężeniu asymilacji CO_2 . W przypadku świerka pospolitego wykazali to LALK i współpracownicy (1992a) w badaniach wpływu SO_2 , a KELLER i HASLER (1987), DOBSON i współpracownicy (1990) oraz THIEC LE i współpracownicy (1994), gdy toksycznym gazem był ozon. Ponadto wpływ gazów o niedużej toksyczności, takich jak NO_2 , powoduje nawet zwiększenie natężenia fotosyntezy (FÜHRER i wsp. 1993). Jednakże wyniki większości pomiarów asymilacji CO_2 wskazują na inhibicję tego procesu na skutek wpływu emisji przemysłowych. Wykazano to na podstawie doświadczeń laboratoryjnych jak i terenowych, zarówno u młodych siewek jak i dorosłych drzew świerka pospolitego. Zmniejszenie pochłaniania CO_2 u świerka pospolitego stwierdzono w przypadku wpływu: SO_2 (KELLER 1977a, 1980, 1981, 1984; KELLER i SCHWAGER 1977; BRENNINGER i TRANQUILLINI 1983; FÜHRER i wsp. 1993; PEACE i wsp. 1995), HF (KELLER 1977b), NO_2 (SAXE i MURALI 1989b; LALK i wsp. 1992a), O_3 (LALK i wsp. 1992a; FÜHRER i wsp. 1993; MIKKELSEN i RO-PAULSEN 1994; PEACE i wsp. 1995) oraz ich mieszanin: $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ (HOHENDORFF i VOGELS 1990) oraz $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ (SAXE 1989; LALK i wsp. 1982a; PEACE i wsp. 1995). Obniżenie natężenia asymilacji i czas potrzebny do powrotu do poziomu kontroli, uzależnione są od stężenia i długości okresu ekspozycji roślin na gaz (KELLER 1977a, b; BRENNINGER i TRANQUILLINI 1983). Wpływ gazów na asymilację CO_2 w dużym stopniu uzależniony jest od stadium rozwoju igieł. Najmniejsze zahamowanie natężenia asymilacji igieł

świerka pospolitego przez związki fluoru obserwowano w czerwcu, większe w sierpniu, a największe we wrześniu (KELLER 1977b). Natomiast dwutlenek siarki powodował większe obniżenie poziomu fotosyntezy netto igieł świerka pospolitego w okresie letnim niż na wiosnę (KELLER 1977a). KELLER (1981) wykazał także, że większe obniżenie asymilacji CO_2 u świerka pod wpływem SO_2 następuje w okresie zimowym niż jesiennym, co świadczy o interakcji pomiędzy wpływem mrozu i gazu. W ramach tych samych pór roku istnieje także duże zróżnicowanie we wpływie toksycznego gazu na fotosyntezę. Latem w czasie upałów, kiedy szparki są zamknięte, obniżenie natężenia asymilacji CO_2 jest mniejsze niż w chłodne dni (BÖRTITZ 1964). Porównując wrażliwość igieł różnych roczników, WALLIN i współpracownicy (1990) stwierdzili, że zahamowanie asymilacji CO_2 igieł świerka pospolitego na skutek O_3 , wzrastało wraz z wiekiem igieł.

Charakter zmian natężenia pochłaniania dwutlenku węgla w znacznym zakresie uzależniony jest od stopnia tolerancji roślin. Dotyczy to zarówno wcześniejszego i bardziej intensywnego hamowania tego procesu u roślin wrażliwszych, jak i szybszego osiągnięcia przez nie punktu krytycznego, w którym ta inhibicja staje się nieodwracalną. Obserwowano to u świerka pospolitego będącego pod wpływem działania SO_2 (KELLER 1977a, 1980; KELLER i SCHWAGER 1977) oraz HF (KELLER 1977b). Wykazano także, że uszkodzenia roślin są tym większe, im wyższa jest ich wyjściowa (u kontroli) intensywność pochłaniania dwutlenku węgla. Na taką zależność u świerka pospolitego wskazują między innymi wyniki badań wpływu SO_2 , które uzyskali BÖRTITZ i VOGL (1972).

Obniżenie natężenia fotosyntezy, spowodowane przez działanie toksycznych gazów, może być pogłębiane przez jednoczesny wpływ innych czynników. Wykazano to w badaniach z siewkami świerka pospolitego poddanymi jednoczesnemu wpływowi dwutlenku siarki i suszy (CORNIC 1987) lub SO_2 i mrozu (MICHAEL 1984).

13.2.2.2. Barwniki fotosyntetyczne

Jedną z przyczyn niekorzystnych zmian w natężeniu procesu fotosyntezy u roślin w skażonym środowisku jest destrukcyjny wpływ zanieczyszczeń przemysłowych na barwniki fotosyntetyczne czynne (ELSTNER i OSSWALD 1984; MIKKELSEN i RO-PAULSEN 1994; MIKKELSEN i wsp. 1995). Szczegółowy opis i odniesienia do literatury akceptowanych powszechnie dwu mechanizmów, wyjaśniających obniżenie poziomu chlorofilu na skutek działania toksycznych gazów, przedstawiono w pracy KAROLEWSKI i LORENC-PLUCIŃSKA (1993). Jeden z nich polega na wypieraniu kationów magnezowych z cząsteczki chlorofilu z wytworzeniem feofityny i dotyczy przede wszystkim wpływu gazów o charakterze kwasowym. Drugi wiąże się z destrukcyjnym działaniem rodników nadtlenkowych, powstających w tkankach roślinnych na skutek działania SO_2 i innych zanieczyszczeń o charakterze utleniającym.

Zanieczyszczenia przemysłowe w niewielkich dawkach nie powodują zmian w poziomie barwników fotosyntetycznych. Między innymi WEDLER i współpracownicy (1995) nie stwierdzili istotnego efektu działania SO_2 i O_3 oraz mieszaniny tych gazów o niedużym stężeniu, przez okres kilku miesięcy w ciągu kilku kolejnych lat, na poziom chlorofilu a i b w igłach 2-letnich siewek świerka pospolitego. Wykazali jednakże interakcję pomiędzy wpływem SO_2 , a deficytem N i wody u tych siewek. Działanie gazu w połączeniu z niedoborem azotu powodowało w okresie suszy inhibicję syntezy chlorofilu. Natomiast wpływ $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ na zmianę stosunku chlorofilu a i b w igłach siewek świerka pospolitego miał miejsce tylko przy jednoczesnym niedoborze Mg i K (RANTANEN i wsp. 1994a).

Imisje toksycznych zanieczyszczeń o wyższym natężeniu powodują obniżenie poziomu barwników. WILD i SCHMITT (1995) stwierdzili, że uszkodzone igły świerka pospolitego na skutek wpływu wielu niekorzystnych czynników środowiska, w tym toksycznych zanieczyszczeń przemysłowych

o zmiennym i złożonym składzie, charakteryzowały się mniejszą zawartością chlorofilu a i b, niż nieuszkodzone igły. Zmniejszenie zawartości obydwu chlorofilu (a i b) w igłach sadzonek świerka pospolitego rosnących w terenie skażonym przez SO_2 stwierdziła RYŠKOVÁ (1978). Jednocześnie wyniki badań autorki wskazują na większą wrażliwość chlorofilu b niż a. Obniżenie poziomu chlorofilu w igłach drzew tego gatunku obserwowano również w warunkach skażenia atmosfery fluorowodorem (KELLER 1976b), ozonem (HOHENDORFF i VOGELS 1990; THIEC LE i wsp. 1994) oraz jednocześnie SO_2 i O_3 (HOHENDORFF i VOGELS 1990). Także MIKKELSEN i współpracownicy (1995) stwierdzili, że działanie O_3 powodowało obniżenie zawartości chlorofilu a i b oraz β -karotenu w igłach świerka pospolitego, ale nie wpływało na zmianę stosunku chlorofilu a/b.

Szkodliwy wpływ gazów nie ogranicza się jedynie do obniżenia poziomu barwników fotosyntetycznych. Jak sugerują BRECHT i SCHULZ (1989) w przypadku dwutlenku siarki, a także SCHULZ (1989), gdy działającymi gazami są tlenki azotu i ozon, niekorzystny wpływ uwidacznia się już na znacznie wcześniejszym etapie destrukcji kompleksów chlorofilowo-białkowych.

13.2.2.3. Fotofosforylacja

Zmiany w poziomie i strukturze barwników fotosyntetycznych nie są jedyną przyczyną zaburzeń procesu fotofosforylacji (WILD i SCHMITT 1995). Autorzy wykazali, że igły świerka pospolitego uszkodzone na skutek wpływu toksycznych zanieczyszczeń przemysłowych, charakteryzowały się mniejszą zawartością cytochromu f i większym obniżeniem stosunku udziału fotosystemów PSII/PSI, niż nieuszkodzone.

Na udział procesu fotofosforylacji w mechanizmach przeciwstawiania się niekorzystnemu wpływowi toksycznych gazów $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ i $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ u kilkuletnich siewek i kilkudziesięcioletnich drzew świerka pospolitego, o różnym stopniu uszkodzenia

przez emisje przemysłowe, wskazują prace SCHMITZA i współpracowników (1993). GODE i BUCHOLD (1992) oraz LÜTZ i współpracownicy (1992) wykazali w badaniach z wpływem SO_2 , O_3 , NO_2 oraz mieszaninami tych gazów na siewki świerka pospolitego, że ich działanie na komponenty centrum reakcyjnego fotosystemu II syntezę lub degradację, zależy w dużym stopniu od stężenia gazów oraz interferencji z innymi czynnikami środowiska. Istnieje więcej informacji na ten temat (KAROLEWSKI 1989), ale uzyskano je na podstawie badań z innymi gatunkami niż świerk pospolity.

13.2.2.4. Karboksylacja

Toksyczne zanieczyszczenia ingerują również w proces fotosyntetycznej redukcji węgla – karboksylacji. WEDLER i współpracownicy (1995) uważają, że głównym powodem obniżenia natężenia fotosyntezy netto, na skutek długotrwałej ekspozycji siewek świerka pospolitego na SO_2 , jest zahamowanie procesu karboksylacji. Mimo to WEIDNER i KRAUS (1987) stwierdzili, że u świerka pospolitego – przedstawiciela roślin typu C_3 , ujemne zmiany metaboliczne, następujące pod wpływem szkodliwych substancji, nie są związane ze zmianami aktywności karboksylazy RuDP. Natomiast WILD i SCHMITT (1995) stwierdzili, że uszkodzone igły świerka pospolitego, na skutek wpływu wielu niekorzystnych czynników środowiska, w tym i toksycznych zanieczyszczeń przemysłowych, charakteryzowały się wzrostem aktywności karboksylazy fosfoenolopirongonianowej (PEPC) charakterystycznej dla roślin typu C_4 . Już wcześniej TIETZ i WILD (1991a,b) sugerowali, że wzrost aktywności PEPC jest związany z uzupełnieniem deficytu ATP, występującego w warunkach redukcji natężenia fotosyntezy. Według tych autorów u świerka pospolitego odbywa się to na drodze uaktywnienia cyklu kwasów trójkarboksylowych (KREBSA), poprzez wzmożenie syntezy szczawiooctanu.

Wyniki badań wpływu toksycznych zanieczyszczeń na proces fotosyntezy u świerka

pospolitego są jednoznaczne tylko w przypadku określenia zmian natężenia pochłaniania CO_2 . Natomiast odnośnie dalszych etapów procesu fotosyntezy wymagają jeszcze kontynuacji.

13.2.3. Fotooddychanie

Wpływ emisji przemysłowych na fotooddychanie nie jest w pełni wyjaśniony, a stwierdzane efekty działania różnych zanieczyszczeń, nawet u tego samego gatunku roślin, nie są jednakowe (KAROLEWSKI 1989; KAROLEWSKI i LORENC-PLUCIŃSKA 1993).

W procesie fotooddychania frakcja białkowa chloroplastów, która w procesie fotosyntezy wykazuje aktywność karboksylazy rybulozo-1,5-dwufosforanowej (RuDPC), przejmując rolę oksygenazy (RuDPO), katalizującej rozpad rybulozodwufosforanu. Obydwie formy współzawodniczą o wspólny substrat, przy czym oksydacyjny rozpad tego 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 poziomu kwasu glikolowego (MISZALSKI 1981). Z drugiej strony, powstały glikolan ulega redukcji do gliksylanu. Reakcję tę katalizuje oksydaza glikolanowa współdziałająca z katalazą. Stwierdzono, że aktywność pierwszego z tych enzymów wzrasta u roślin poddanych działaniu dwutlenku siarki (SOLDATINI i ZIEGLER 1979).

Wpływ toksycznych zanieczyszczeń na poszczególne etapy procesu fotooddychania znajduje swoje odbicie w zaburzeniach wydzielania CO_2 na świetle. Jednakże wyniki dotychczasowych badań opisane w przeglądowej pracy (KAROLEWSKI i LORENC-PLUCIŃSKA 1993), uzyskano w doświadczeniach z innymi gatunkami niż świerk pospolity – głównie z sosną zwyczajną. Ponadto, nawet w przypadku tego gatunku, trudno wyciągnąć jednolite wnioski, gdyż brak zmian, obniżenie lub podwyższenie natężenia fotooddychania zależało od rodzaju toksyczne-

go czynnika, jego dawki i innych warunków przeprowadzonych doświadczeń.

13.2.4. Oddychanie ciemniowe

Zanieczyszczenia przemysłowe mogą powodować zarówno wzrost jak i obniżenie natężenia oddychania ciemniowego (MCLAUGHLIN i BARNES 1975). Wzrost intensywności tego procesu wynikać może ze zwiększonego zapotrzebowania roślin na energię, potrzebną do przeciwstawiania się procesom zaburzającym metabolizm oraz do regeneracji uszkodzeń. U świerka pospolitego zwiększone natężenie oddychania ciemniowego obserwowano pod wpływem SO_2 (KELLER 1958; HOHENDORFF i VOGELS 1990), O_3 (BARNES i wsp. 1990; HOHENDORFF i VOGELS 1990; WALLIN i wsp. 1990) i NO_2 (SAXE i MURALI 1989b) oraz mieszanin gazów SO_2+O_3 (HOHENDORFF i VOGELS 1990) i SO_2+NO_2 (SAXE 1989). TIETZ i WILD (1991a, b) wskazują, że jednym z mechanizmów prowadzących do wzrostu natężenia oddychania jest uaktywnienie cyklu KREBSA, co ma miejsce także w warunkach działania toksycznych zanieczyszczeń. Wzrost poziomu komponentów tego cyklu następuje w tym przypadku dzięki zwiększeniu intensywności syntezy szczawiooctanu z fosfoenolopirogronianu (PEP), na skutek wzrostu aktywności karboksylazy fosfoenolopirogronianowej (PEPC). Wzrost aktywności PEPC, także u świerka pospolitego, jako efekt działania SO_2 , NO_2 i O_3 , obserwowali również HOHLFELD i współpracownicy (1991). Stwierdzono również brak zmian w natężeniu oddychania ciemniowego siewek świerka pospolitego, poddanych wpływowi toksycznych metali (Zn, Cd i Hg) w niskich stężeniach (SCHLEGEL i wsp. 1987) oraz SO_2 , mimo stosunkowo dużej dawki gazu (2 ppm), ale po krótkim okresie działania (24 h) (OKU i wsp. 1980).

Stosując bardzo wysokie dawki toksycznych zanieczyszczeń lub długie okresy ekspozycji roślin, obserwuje się brak wzrostu lub wręcz obniżenie natężenia procesów

oddechowych. Takie rezultaty uzyskano w badaniach ze świerkiem pospolitym, w doświadczeniach z siewkami eksponowanymi na działanie jonów toksycznych metali (Cd, Hg, Zn) (GODBOLD i wsp. 1985; SCHLEGEL i wsp. 1987) i SO_2 w kontrolowanych warunkach (SAXE i MURALI 1989a) oraz drzewami świerka rosnącymi w terenie silnie skażonym przez ten gaz (KELLER 1958).

Jedną z przyczyn spadku natężenia oddychania ciemniowego u roślin rosnących w warunkach skażonego środowiska może być wpływ tych substancji na obniżenie aktywności enzymów cyklu kwasów trójkarboksylowych (KREBSA) (PIERRE i QUEIROZ (1981). U świerka pospolitego obniżenie pojemności enzymatycznej dehydrogenazy izocytrynianowej (ICDH), na skutek wpływu SO_2 , stwierdzili PIERRE i QUEIROZ (1988). Działanie toksycznych zanieczyszczeń na procesy oddechowe roślin może następować także poprzez ich wpływ na glikolizę i dekarboksylację oksydacyjną pirogronianu oraz cykl pentozofosforanowy. Wzrost, a następnie obniżenie aktywności dehydrogenazy glukozo-6-fosforanowej (G6PDH), jednego z głównych enzymów cyklu pentozofosforanowego, pod wpływem działania SO_2 , stwierdzili RABE i KREB (1980). Na zmiany w pojemności enzymatycznej G6PDH w igłach świerka pospolitego, następujące pod wpływem tego gazu, wskazują także wyniki badań PIERRE i QUEIROZA (1988).

Jednym z efektów działania toksycznych zanieczyszczeń na rośliny jest zmiana poziomu adenozynotrójfosforanu (ATP) – podstawowego związku, który przechowuje i rozprawdza energię w obrębie komórki. Działanie SO_2 , O_3 i mieszaniny SO_2+O_3 (WEIDMANN i wsp. 1990) oraz O_3 i kwaśnej mgły (MAGEL i ZIEGLER 1986b), powoduje w igłach świerka wzrost zawartości poszczególnych nukleotydów oraz stosunku ATP/ADP (adenozynodwufosforanu). WEIDMANN i współpracownicy (1990) twierdzą, że zarówno wzrost ATP, a zwłaszcza stosunku ATP/ADP może być fizjologiczną reakcją, podobną do obserwowanej podczas naturalnego dojrzewania i starzenia.

13.2.5. Węglowodany

Większość wyników badań wpływu zanieczyszczeń przemysłowych na poziom mono- i polisacharydów u świerka pospolitego jest zgodna z uzyskanymi dla innych gatunków i wskazuje na wzrost zawartości pierwszych z wymienionych cukrów, a obniżenie drugich (KAROLEWSKI 1989; KAROLEWSKI i LORENC-PLUCIŃSKA 1993). Na takie zależności u świerka pospolitego zwrócił uwagę BÖRTITZ (1964, 1969). Stwierdził on, że działanie SO_2 w stężeniu 0,7–1,4 ppm powoduje w igłach młodych siewek hydrolizowanie skrobi, aż do całkowitego jej zaniku, a jednocześnie wzrost poziomu cukrów prostych. Natomiast w dni, w których powietrze było praktycznie pozbawione SO_2 , zachodziło ponowne syntetyzowanie skrobi. Wzrost poziomu rozpuszczalnych cukrów w igłach drzew świerka pospolitego, rosnących w terenie skażonym przez SO_2 , stwierdzili również VILLANUEVA i współpracownicy (1987), przez związki fluoru KELLER (1976b), a różnego typu zanieczyszczenia o szerokim spektrum BODE i współpracownicy (1985). HAMPP i współpracownicy (1990) sugerują, że działanie SO_2 , O_3 i mieszaniny tych gazów w stężeniach spotykanych w atmosferze, powodują zmiany w poziomie skrobi, cukrów i fosforanów cukrów w igłach siewek świerka pospolitego, które wskazują na zmniejszenie intensywności przebiegu reakcji anabolicznych, a zwiększenie przemian katabolicznych. Te zmiany w metabolizmie miały odzwierciedlenie we wzroście poziomu energetycznego i potencjału redukcjno-oksydacyjnego (red-oks). Stanowi to przykład uruchomienia jednej z form mechanizmu przeciwstawiania się roślin skutkom wpływu toksycznych substancji. BALSBERG-PÅHLSSON (1989) stwierdziła, że w terenach silnie skażonych przez SO_2 oraz toksyczne metale (miedź, cynk, ołów, kadm) następuje w igłach świerka pospolitego wzrost zawartości zarówno cukrów rozpuszczalnych jak i skrobi. Ponieważ autorka obserwowała wzrost zawartości sacharozy, a obniżenie poziomu glu-

kozy i fruktozy, sugeruje ona jednocześnie, że przyczyną tego jest zarówno zahamowanie procesu hydrolizy skrobi i sacharozy jak i transportu sacharozy. Natomiast zwiększenie zawartości skrobi pod wpływem ozonu, w chloroplastach świerka pospolitego, spowodowane jest według OSSWALDA i ELSTNERA (1985) oraz ELSTNERA (1988) fotoinhibicją, a według LUETHY-KRAUSE i LANDOLTA (1990) także częściową inhibicją odtransportowania skrobi nocą.

Nadmierne nagromadzanie się cukrów rozpuszczalnych jest zjawiskiem niekorzystnym. Z badań przeprowadzonych z różnymi gatunkami roślin wynika, że może ono prowadzić do dezaktywacji RuDPC i w konsekwencji do obniżenia natężenia procesu fotosyntezy (RUBIN i GAVRILENKO 1977; SAWADA i wsp. 1986), wskutek wzrostu zawartości triofofosforanów, obniżenia poziomu nieorganicznego fosforu i stosunku ATP/ADP (ROBINSON i WALKER 1979) oraz redukcji powstawania rybulozo-1,5-dwufosforanu (HELDT i CHON 1978; AZCON-BIETO 1983). Również obniżenie poziomu rybozy i rybulozy, we frakcji cukrów rozpuszczalnych, może być przyczyną inhibicji natężenia fotosyntezy na skutek zaburzeń w procesie regeneracji RuDP akceptora CO_2 (LORENC-PLUCIŃSKA 1982, 1983). Przedstawione powyżej zmiany w poziomie węglowodanów potwierdzają opisywany już wcześniej szkodliwy wpływ gazów na obniżenie natężenia fotosyntezy.

Zaburzenia w metabolizmie węglowodanów na skutek wpływu zanieczyszczeń przemysłowych uzależnione są od okresu w sezonie wegetacyjnym. PEACE i współpracownicy (1990, 1995) wykazali, na podstawie badań terenowych prowadzonych przez cały sezon wegetacyjny, że dwutlenek siarki i ozon powodują u świerka pospolitego 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. Wielkość zmian poziomu lub

aktywności tych substancji dokładnie odzwierciedlała obniżenie natężenia fotosyntezy następujące na skutek wpływu gazów w ciągu sezonu wegetacyjnego.

Dwutlenek siarki powoduje także rozkład, bardziej różnorodnych w budowie i funkcji cukrowców, na przykład glikozydów. Wzrost aktywności niektórych glikozydaz (β -1,3-glukanazy, β -galaktozydazy) w igłach świerka pospolitego na skutek wpływu SO_2 stwierdzili BUCHER-WALIN i współpracownicy (1979). Ponieważ następowało to znacznie wcześniej niż pojawiały się nekrozy, autorzy sugerują, że pomiary aktywności tych enzymów mogą być wykorzystywane w bioindykacji na wczesnym etapie, to znaczy powstawania tak zwanych uszkodzeń utajonych (fizjologicznych).

13.2.6. Kwasy organiczne

Podobnie jak u innych gatunków, także u świerka pospolitego działanie toksycznych zanieczyszczeń może powodować wzrost lub obniżenie zawartości kwasów organicznych. Zwiększenie poziomu tych związków następuje w przypadku działania zanieczyszczeń o stosunkowo niedużym stężeniu i przez krótki okres czasu. Przypisywany jest on mechanizmowi obronnemu roślin, polegającym na uaktywnianiu procesów oddechowych, w tym cyklu przemian kwasów trójkarboksylowych (PIERRE i QUEIROZ 1981). Wyższe dawki toksycznych substancji powodują zahamowanie syntezy kwasów organicznych na skutek dezaktywacji enzymów cyklu Krebsa (SARKAR i MALHOTRA 1979; RABE i KREEB 1980).

Zdolność roślin do akumulacji kwasów organicznych jest jednym z istotnych elementów wpływających na wzrost pojemności buforowej (PK) soku komórkowego, a przez to na stopień wrażliwości roślin. PASUTHOVÁ (1981) stwierdziła, że u świerka pospolitego wartość PK jest dodatnio skorelowana z zawartością kwasów organicznych w igłach.

13.2.7. Aminokwasy i białka

Kolejnym efektem wpływu zanieczyszczeń powietrza na rośliny jest wzrost poziomu większości wolnych aminokwasów oraz ich ogólnej puli. Sugeruje się 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). Mechanizmy prowadzące do tych zmian zostały opisane w kilku przeglądowych pracach (JÄGER 1982; SCHULTE-HOSTEDE i wsp. 1987; KAROLEWSKI 1989). W badaniach ze świerkiem pospolitym oraz innymi gatunkami roślin wykazano, że przyczyną akumulacji aminokwasów może być zarówno uintensywnienie ich syntezy (LORENC-PLUCIŃSKA 1983, 1986, SCHMITZ i wsp. 1993), jak i zahamowanie włączania w białka (TOMLINSON i RICH 1967; MUDD 1979; PIETILA i wsp. 1991), a w skrajnych przypadkach proteoliza (FISCHER 1971; MALHOTRA i SARKAR 1979). Zwiększenie poziomu wolnych aminokwasów u świerka pospolitego wykazano w badaniach wpływu SO_2 (BÖRTITZ 1964; JÄGER i GRILL 1975) oraz związków fluoru (LÜCK i PAVLIK 1966; JÄGER i GRILL 1975; KELLER 1976b). Jednocześnie, także u tego gatunku stwierdza się, że toksyczne zanieczyszczenia, takie jak związki fluoru oraz dwutlenek siarki, powodują obniżenie poziomu aminokwasów związanych z białkami (LÜCK i PAVLIK 1966).

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 (PAHLICH i wsp. 1972; WELLBURN i wsp. 1980, 1981; PIERRE i QUEIROZ 1988). Autorzy wiążą to z aktywowaniem przez gazy dehydrogenazy glutaminianowej (GDH) w kierunku redukcyjnej aminacji, a inaktywowaniem w kierunku oksydatywnej dezaminacji. Zwiększenie dawki gazu powoduje już obniżenie aktywności GDH, a przez to poziomu glutaminianu, z jednoczesnym wzro-

stem zawartości glutaminy (RABE i KREEB 1980; PIERRE i QUEIROZ 1981).

Zwiększenie dawki toksycznego gazu powoduje także wzrost zawartości innych aminokwasów z rodziny kwasu glutaminowego: ornityny, proliny, cytruliny i kwasu γ -aminomasłowego (GODZIK i LINSKENS 1974; JÄGER 1975; MALHOTRA i SARKAR 1979). U świerka pospolitego na szczególną uwagę wydaje się zasługiwać bardzo duży wzrost poziomu wolnej proliny na skutek wpływu SO_2 (TESCHE 1979; KAROLEWSKI i PUKACKI 1983). Stwierdzono, że wielkość uszkodzeń wywołanych działaniem szkodliwych imisji przemysłowych jest dodatnio skorelowana z poziomem wolnej proliny zakumulowanej w organach asymilacyjnych. Takie rezultaty uzyskano na podstawie badań terenowych, określając zmiany poziomu wolnej proliny w igłach świerka pospolitego o różnym stopniu uszkodzenia przez SO_2 i HF (JÄGER i GRILL 1975), HF i toksyczne metale emitowane z huty aluminium (NAUMANN i wsp. 1988), mieszaninę gazów $\text{SO}_2 + \text{NO}_2$ (LALK i wsp. 1992a) oraz różnego typu, bliżej nieokreślone, imisje przemysłowe (BODE i wsp. 1985, LALK i wsp. 1992b). Efekt działania gazu jest potęgowany przez niską temperaturę (TESCHE 1981), suszę (TESCHE i wsp. 1989) oraz jednoczesne działanie obydwu tych czynników (TESCHE 1981).

Opisane powyżej zmiany w poziomie i przemianach aminokwasów rzutują w niekorzystny sposób na poziom i strukturę białek, co jest przyczyną zaburzeń w aktywności enzymów (PIERRE i QUEIROZ 1988) i funkcjonowaniu błon komórkowych (TESCHE 1979). PIERRE i QUEIROZ (1988) wykazali, że SO_2 powoduje obniżenie poziomu rozpuszczalnych białek w igłach siewek świerka pospolitego, a efekt ten jest potęgowany przez niedostateczne uwodnienie gleby.

13.2.8. Enzymy

Zmiany aktywności enzymów, następujące pod wpływem imisji toksycznych zanieczyszczeń mogą, w zależności od wielkości

stresu, wyrażać reakcję obronną roślin lub efekt niekorzystnych przemian metabolicznych.

W początkowym okresie wpływu toksycznych substancji lub po dłuższym okresie ich działania, ale w niedużym natężeniu, następuje uaktywnianie się u roślin procesów oddechowych. Jest to związane, z sygnalizowanym już wcześniej, zwiększonym zapotrzebowaniem energetycznym organizmów roślinnych dla celów regeneracyjnych. Jednym ze wskaźników uaktywniania się procesów oksydacyjnych jest wzrost aktywności peroksydazy (POD). Enzym ten uczestniczy w detoksyfikacji H_2O_2 , szkodliwej w nadmiernej ilości (BURRIS 1960), a akumulującej się u roślin pod wpływem SO_2 (TANAKA i wsp. 1982) i O_3 (MUDD 1982). W przypadku świerka pospolitego stwierdzono, że aktywność POD w igłach wzrasta między innymi pod wpływem SO_2 (KELLER 1976a, 1984), związków fluoru (KELLER i SCHWAGER 1971; KELLER 1974, 1976b) oraz ozonu (CASTILLO i wsp. 1988). Jednocześnie, wszyscy cytowani autorzy obserwowali wzrost aktywności enzymu proporcjonalnie do wielkości stresu. Sugerują oni, że zmiany aktywności POD stanowią czuły biochemiczny wskaźnik stopnia skażenia atmosfery przez toksyczne zanieczyszczenia. Należy jednak wziąć pod uwagę wpływ naturalnego starzenia się tkanek, któremu także towarzyszy wzrost aktywności tego enzymu (KELLER 1974). Stwierdzono też, że w terenie skażonym przez związki fluoru młodsze świerki wykazywały większy wzrost aktywności POD w igłach niż starsze (KELLER i SCHWAGER 1971; KELLER 1976b). Przyczynę tego upatrują autorzy w większej wrażliwości młodszych niż starszych drzew. Ponadto powszechnie wiadomo, że POD jest enzymem mało specyficznym i bardzo czułym na wpływ różnego typu abiotycznych i biotycznych czynników stresowych (ŁOBARZEWSKI 1981). Stąd też pomiar jej aktywności posiada małe zastosowanie w biomonitoringu.

W obronie roślin przed wpływem toksycznych gazów większą rolę niż peroksyda-

zie przypisuje się dysmutazie nadtlencowej (SOD). Enzym ten uczestniczy w katalitycznym rozkładzie różnego typu szkodliwych rodników nadtlencowych (SHIMAZAKI i wsp. 1980; TANAKA i SUGAHARA 1980; TANDY i wsp. 1989). Stwierdzono, że rośliny o wyższej aktywności tego enzymu lub zdolne do szybszego i efektywniejszego indukowania aktywności SOD w warunkach wpływu SO_2 (TANAKA i SUGAHARA 1980), a także traktowane egzogenicznie SOD (SHIMAZAKI i wsp. 1980), są w mniejszym stopniu uszkodzane przez ten gaz. Zwiększenie aktywności SOD w igłach świerka pospolitego wykazano w przypadku wpływu SO_2 (JÄGER i wsp. 1986), O_3 (CASTILLO i wsp. 1988; POLLE i RENNEBERG 1991) oraz mieszanin gazów: O_3+NO_2 , SO_2+NO_2 i $\text{O}_3+\text{SO}_2+\text{NO}_2$ (KLUMPP i wsp. 1989). Udział POD i SOD w reakcjach obronnych roślin ma jednak ograniczony zakres. Wzrost ich aktywności ma miejsce jedynie przy działaniu gazów w niewielkich dawkach, po przekroczeniu których następuje spadek aktywności tych enzymów. Rola POD i SOD w procesach detoksyfikacyjnych u roślin jest powszechnie akceptowana. Jednak uzyskano także wyniki, które wskazują na brak różnic w aktywności SOD i POD pomiędzy zdrowymi i uszkodzonymi igłami 50–70-letnich świerków, rosnących w terenie skażonym przez zanieczyszczenia przemysłowe (OSSWALD i wsp. 1992). Można to wyjaśnić różnicą w kierunku zmian aktywności enzymów – wzrostu lub obniżenia aktywności, a nawet degradacji enzymu w zależności od stanu fizjologicznego uszkodzenia tkanek igieł (PIERRE i QUEIROZ 1981).

W przypadku imisji tlenków azotu, główną rolę spośród enzymów uczestniczących w detoksyfikacji azotanów akumulujących się w nadmiernych ilościach, przypisuje się reduktazie azotanowej (NAR) (ZEEVART 1976; WINGSLE i wsp. 1987). Wyniki potwierdzające tę sugestię, w doświadczeniach ze świerkiem pospolitym, uzyskali NUSSBAUM i współpracownicy (1993).

Toksyczne zanieczyszczenia powodują u roślin nie tylko zmiany ogólnej aktywno-

ści enzymów, ale także zmiany jakościowe (zanikanie lub pojawianie się nowych) oraz ilościowe (aktywności) poszczególnych izoenzymów. Zaburzenia w strukturze różnych enzymów u świerka pospolitego wykazano w przypadku wpływu SO_2 oraz ozonu (SCHOLZ i BERGMANN 1984; MATSCHKE 1985; MATSCHKE i wsp. 1988).

13.2.9. Metabolity wtórne

Imisje toksycznych zanieczyszczeń są również przyczyną zaburzeń przemian metabolitów wtórnych. Między innymi YEE-MEILLER (1974) oraz KELLER (1976b) stwierdzili, że ze wzrostem stężenia związków fluoru w powietrzu wzrastał poziom fenoli w igłach świerka pospolitego. Podobnie działanie ozonu powodowało u świerka pospolitego wzrost poziomu katechiny w igłach, który był tym większy im wyższe było stężenie gazu (LANGEBARTELS i wsp. 1990). RICHTER i WILD (1992) wykazali, że skażenie powietrza przez ozon, tlenki azotu i dwutlenek siarki, powoduje wzrost poziomu takich związków fenolowych, jak katechina, epikatechina i piceatanologlukozyd. Zawartość tych związków była ponad 50% wyższa w igłach drzew świerka pospolitego uszkodzonych przez te gazy niż nieuszkodzonych.

Ozon, kwaśne opady oraz alkaliczne pyły wpływają na zmniejszenie grubości słoja wosków pokrywających igły (BARNES i BROWN 1990). Stwierdzono też wpływ gazów na zmianę struktury wosków, co powodowało zatykanie nimi szparek na powierzchni igieł świerka pospolitego (BARNES i wsp. 1988; BERMANDINGER i wsp. 1988). Przyczynia się to do zaburzeń wymiany gazowej i wysychania tkanek.

13.2.10. Odżywianie mineralne

Działanie toksycznych gazów (SO_2 , O_3) w niskich stężeniach nawet przez długi okres czasu nie wpływa w znaczącym stopniu na

deficyt tak ważnych pierwiastków jak Mg i Ca w igłach świerka pospolitego (JURAT i SCHAUB 1988; WEDLER i wsp. 1995). Także RANTANEN i współpracownicy (1994b) wykazali, że ozon w stężeniu przekraczającym około 1.5 razy jego zawartość w powietrzu atmosferycznym, powodował w 1-letnich igłach 3-letnich siewek świerka pospolitego obniżenie poziomu N, a nie zmieniał istotnie zawartości Ca i Mg. Podobnie ekspozycja 2-letnich siewek świerka na jednoczesne działanie SO_2 i NO_2 w stężeniach 0,03 ppm przez okres ponad 5 miesięcy nie powodowała istotnego wpływu na poziom K, Ca i Mg (RANTANEN i wsp. 1994a). Działanie gazów powodowało wzrost zapotrzebowania na K, a nie obserwowano zmian w zapotrzebowaniu na P i N.

Mimo, że toksyczne gazy w niedużych stężeniach nie powodują istotnego obniżenia poziomu tak ważnych dla roślin pierwiastków jak Ca i Mg, to mogą zostać naruszone proporcje pomiędzy nimi, a innymi pierwiastkami. SHAW i MCLEOD (1995) wykazali, że kilkuletni wpływ SO_2 i O_3 w niskich dawkach powodowały w 1- i 2-letnich igłach sadzonek świerka pospolitego wzrost zawartości azotu i sumarycznie oznaczanych kationów. Jednakże ze wzrostem stężenia gazów stosunek ogólnej zawartości kationów do siarki malał. W przeciwieństwie do tych wyników BALSBERG-PÄHLSSON (1989) stwierdziła, że w terenach skażonych przez SO_2 oraz toksyczne metale (Cu, Zn, Pb i Cd) następuje, w igłach świerka pospolitego, obniżenie zawartości azotu. Według autorki przyczyną tego może być zarówno zmniejszenie ilości dostępnego azotu w glebie jak i zmniejszona zdolność poboru tego pierwiastka wskutek zahamowania wzrostu i rozwoju korzeni oraz grzybów mikoryzowych.

HÜVE i współpracownicy (1995) twierdzą, że szkodliwy wpływ SO_2 na żywienie mineralne u świerka pospolitego polega przede wszystkim na blokowaniu dużych ilości kationów K, Ca i Mg w tkankach, w celu zrównoważenia akumulujących się anionów siarczynowych. Są one przez to niedostępne dla normalnego wzrostu. Z drugiej

strony, w badaniach wykonanych na odciętych pędach i igłach świerka wykazano, że kwaśne opady, zawierające jony siarczano-we i siarczynowe, przyczyniają się do intensywnego wypływu z nich roztworów zawierających kationy Ca, Mg i K (MITTERHUBER i wsp. 1989). Ponadto powodowana przez dwutlenek siarki, ozon i tlenki azotu erozja woskowej struktury kutykuli igieł świerka pospolitego może być także jedną z przyczyn nadmiernego wypływu na powierzchnię i wymywania z niej takich kationów, jak K, Ca i Mg (KLUMPP i GUDERIAN 1990, oraz cytowana przez tych autorów literatura).

Działanie gazów o charakterze kwasowym jest szkodliwe dla roślin nie tylko poprzez bezpośredni wpływ. Jest ono przyczyną uwalniania w glebie szkodliwych dla roślin kationów glinowych (BORKOWSKA 1988). Stwierdzono, że działanie AlCl_3 powoduje, proporcjonalnie do stężenia soli, obniżenie zawartości Ca i Mg, a w niewielkim stopniu K, w korzeniach siewek świerka pospolitego (ASP i wsp. 1988). Dłuższa ekspozycja na działanie soli glinowej powodowała, że na skutek redukcji poziomu ATP, pochłanianie K przez korzenie również znacznie się obniżało. Także AROVAARA i ILVESNIEMI (1990) oraz GODBOLD (1991) wykazali, że jony glinowe powodują w korzeniach siewek świerka pospolitego spadek zawartości Mg i Ca oraz bardzo niekorzystne obniżenie stosunku Ca/Al.

Podejmowane są próby złagodzenia skutków wpływu toksycznych substancji na drzewa poprzez odpowiednie nawożenie. Szkodliwe działanie jonów glinowych można w pewnym stopniu umniejszyć stosując nawożenie wapniowe. HENRIKSEN i współpracownicy (1992) badając wpływ Al na siewki świerka pospolitego stwierdzili, że ze wzrostem stosowanych dawek soli glinu hamowany był wzrost pędów i korzeni. Jednocześnie stosowanie Ca powodowało mniejszą akumulację Al w pędach i korzeniach i umniejszało szkodliwy wpływ glinu na wzrost siewek. Jednakże wysokie dawki Ca obniżały również w nich poziom Mg.

CRONAN i GRIGAL (1995) na podstawie własnych wyników oraz prac innych autorów stwierdzili, że dla większości gatunków drzew leśnych, w tym także świerka pospolitego, występuje 50-cio procentowe ryzyko obniżenia przyrostów biomasy i długości oraz powstania widocznych uszkodzeń korzeni i igieł, gdy wartość molowego stosunku Ca/Al w roztworze glebowym jest mniejsza niż 1,0. W przypadku drobnych korzeni ryzyko to istnieje, gdy wartość stosunku Ca/Al jest mniejsza od 0,2, a igieł poniżej 12,5. Badano także wpływ nawożenia azotowego na zmniejszenie szkodliwego efektu wpływu związków fluoru na drzewa świerka pospolitego (KELLER 1976b). W początkowym okresie autor obserwował obniżenie powstawania nekroz na igłach, ale po 3 latach uszkodzenia fizjologiczne były większe u roślin nawożonych niż nienawożonych.

13.2.11. Wzrost, rozwój i rozmnażanie

Toksyczne zanieczyszczenia wpływają niekorzystnie na wzrost, rozwój i reprodukcję roślin. Wyniki badań KELLERA (1980) wskazują, że obniżenie szerokości pierścieni przyrostów rocznych drewna oraz masy i gęstości drewna późnego sadzonek świerka pospolitego, jest proporcjonalne do stężenia SO_2 . Spadek produkcji drewna następował także u sadzonek nie wykazujących widocznych objawów uszkodzeń. THIEC LE i współpracownicy (1994) w oparciu o badania terenowo-laboratoryjne wykazali, że ozon w stężeniu około 0,05 ppm powoduje redukcję wzrostu pędów świerka. Inhibicja wzrostu siewek świerka pospolitego następuje także pod wpływem jonów Al w stężeniu powyżej 1,85 mM (AROVAARA i ILVESNIEMI 1990). Toksyczne zanieczyszczenia wpływają również na zmianę proporcji biomasy pomiędzy różnymi organami. MORTENSEN (1994a) wykazał, że O_3 wpływa na wzrost stosunku biomasy igieł do łodygi. RANTANEN i współpracownicy (1994b) stwierdzili, że ozon w stężeniu przekraczającym około 1,5 razy jego zawar-

tość w powietrzu atmosferycznym, powodował w 1-rocznych igłach 3-letnich siewek świerka pospolitego obniżenie stosunku masy pędów do masy korzeni. Według autorów świadczy to o alokacji węgla z pędów do korzeni. Jednak zdecydowana większość badaczy uważa, że pod wpływem toksycznych substancji redukcja biomasy korzeni jest silniejsza aniżeli pędów. U siewek świerka pospolitego eksponowanych na działanie O_3 wykazał to MORTENSEN (1994a), a glinu ASP i współpracownicy (1988) oraz GODBOLD (1991). W przypadku obydwu rodzajów zanieczyszczeń obniżenie stosunku masy korzeni do pędów wynikało przede wszystkim z redukcji wzrostu korzeni. Także KODRIK (1994) wykazał, że emisja SO_2 i NO_2 oraz pyłów zawierających sole toksycznych metali (Cd, Pb, Cu, Cr, Mn, Ni) powodowała u 70+80-letnich drzew świerka pospolitego znaczną redukcję zarówno biomasy jak i długości korzeni. Zmiana stosunku biomasy pędów do korzeni zależy od rodzaju zanieczyszczeń oraz pochodzenia populacji. Wykazali to GEBUREK i SCHOLZ (1992) w badaniach wpływu SO_2 , Al i SO_2+Al na siewki różnych proveniencji świerka pospolitego. Według niektórych autorów, większe obniżenie biomasy korzeni niż pędów spowodowane jest redukcją transportu węglowodanów (BALSBERG-PÄHLSSON 1989; LUEPHY-KRAUSE i LANDOLT 1990). Najwięcej asymilatów do korzeni dostarczają starsze igły, które, także u świerka pospolitego, są znacznie wrażliwsze na działanie toksycznych gazów niż młode igły (rozdz. 13.3.3.1). Jednocześnie, natężenie fotosyntezy netto starszych igieł świerka jest istotnie silniej redukowane niż młodszych przez gazowe zanieczyszczenia powietrza (KELLER 1977b; WAL-LIN i wsp. 1990).

Zanieczyszczenia przemysłowe wpływają także na zmiany w budowie morfologicznej poszczególnych organów. BARNES i BROWN (1990) wykazali, że ozon i kwaśne mgły powodują wzrost stosunku powierzchni igieł świerka pospolitego do ich suchej masy. Wykazano również, że 42 dni ciągłej fumigacji ozonem powodowało u 4-letnich

siewek świerka pospolitego zwiększenie liczby aberracji chromosomalnych w komórkach merystematycznych korzeni, które było proporcjonalne do stężenia gazu w zakresie 0.02–0.1 ppm (MÜLLER i wsp. 1994).

Toksyczne zanieczyszczenia wywierają niekorzystny wpływ na zmianę tempa i intensywności procesów związanych z dojrzewaniem i starzeniem się roślin (SZANIAWSKI 1976). Ich działanie powoduje u roślin nadmierne wydzielanie etylenu – metaboliu, którego poziom charakteryzuje starzenie roślin. Wydzielanie tego węglowodoru u świerka pospolitego zachodzi pod wpływem SO_2 (BUCHER 1981; HOHENDORFF i VOGELS 1990) oraz O_3 i mieszaniny $\text{SO}_2 + \text{O}_3$ (HOHENDORFF i VOGELS 1990). Zjawisko to następuje wcześniej niż pojawiają się widoczne objawy uszkodzeń. BUCHER (1981) sugeruje możliwość wykorzystywania pomiarów poziomu etylenu do oceny stopnia reakcji roślin na wpływ toksycznych gazów. Zaznacza jednak, że jest to możliwe tylko w warunkach kontrolowanych, ze względu na dużą czułość, a małą specyficzność reakcji. Również DRIESSCHE i LANGEBARTELS (1994) stwierdzili, że działanie ozonu powoduje wydzielanie etylenu oraz wzrost zawartości prekursorów jego biosyntezy kwasu 1-aminocyklopropano-1-karboksylowego (ACC) i malonylo-ACC (MACC), przez igły 4-letnich drzew świerka pospolitego. Wskazuje to na nienaturalne przyspieszenie procesów dojrzewania tkanek i starzenia roślin, co objawiało się również widocznymi uszkodzeniami igieł. Także inni autorzy zaobserwowali, że uszkodzone igły świerka pospolitego, na skutek wpływu toksycznych zanieczyszczeń przemysłowych, charakteryzowały się wyższym poziomem etylenu (NAUMANN i wsp. 1988) oraz kwasu ACC (WILD i SCHMITT 1995), niż nieuszkodzone.

Innym przykładem niekorzystnego działania zanieczyszczeń przemysłowych na przyspieszone starzenie tkanek, jest wzrost aktywności peroksydazy. U świerka pospolitego obserwowano to w przypadku wpływu SO_2 (KELLER 1976a, 1984) oraz związków fluoru (KELLER 1974, 1976b).

Toksyczne zanieczyszczenia wpływają negatywnie również na procesy związane z owocowaniem i rozmnażaniem generatywnym drzew. Przejawia się to zmniejszeniem obradzenia nasion, degradacją organów generatywnych i obniżeniem jakości pyłku. HOLUB i OSTROLUCKÁ (1983), którzy badali wpływ CdCl_2 (0,5–15mM) i PbCl_2 (5–500mM) na pyłek świerka pospolitego stwierdzili, że małe stężenia Cd i Pb powodują stymulację, a wyższe inhibicję kiełkowania pyłku i wzrostu łagiewek pyłku. Spośród badanych przez nich gatunków (*Quercus cerris*, *Pinus nigra* i *Picea abies*) najbardziej wrażliwym był świerk pospolity. HEALE i ORMROD (1983) zwracają uwagę, że jony toksycznych metali (Cu, Ni) powodują redukcję kiełkowania nasion, a także wzrostu i rozwoju nasion oraz siewek świerka pospolitego.

13.2.12. Mechanizmy obronne

Toksyczne gazy po wnikięciu do tkanek roślinnych rozpuszczają się i po dysocjacji z wytworzeniem kationów wodorowych, 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). Obniżenie pojemności buforowej względem kationów wodorowych w igłach świerka pospolitego, rosnącego w terenach skażonych przez dwutlenek siarki i związki fluoru, stwierdzili KELLER (1976a), SCHOLZ i KNABE (1976) oraz PASUTHOVÁ (1981). Należy podkreślić, że SCHOLZ i KNABE (1976) oraz PASUTHOVÁ (1981) stwierdzili, iż drzewa o większej zdolności tkanek do buforowania protonów były bardziej tolerancjne po posadzeniu ich w terenach zanieczyszczonych przez SO_2 i HF. Mechanizm stabilizowania wewnątrzkomórkowego pH wiąże się ze zdolnością roślin do zwiększenia poziomu zasadowych aminokwasów, zasad organicznych i poliamin, jako reakcji

obronnej przed czynnikami powodującymi nadmierne zakwaszenie (PRIEBE i wsp. 1978; SARKAR i MALHOTRA 1979; PIERRE i QUEIROZ 1981; RICHARDSON i wsp. 1984; KAROLEWSKI i SHEVYAKOVA 1990). Na funkcjonowanie tego typu mechanizmu obronnego u świerka pospolitego wskazują wyniki badań, które przeprowadzili VILLANUEVA i współpracownicy (1986, 1987) oraz WILD i SCHMITT (1995). Natomiast DROLET i współpracownicy (1986) oraz BORS i współpracownicy (1989) sugerują, że wzrost poziomu poliamin wiąże się nie tylko ze zwiększeniem pojemności buforowej, ale również z ochraniającą funkcją tych związków, polegającą na stabilizacji błon cytoplazmatycznych.

W procesach detoksyfikacyjnych u roślin, podobną rolę jak omówioną już w przypadku POD i SOD (rozdz. 13.2.8), spełniają kwas askorbinowy (AA) i zredukowany glutation (GSH) (GRILL i wsp. 1978; STEGMANN i wsp. 1991; WILD i SCHMITT 1995). Wzrost zawartości tych związków u świerka pospolitego rosnącego w terenie skażonym przez SO₂ stwierdzili GRILL i ESTERBAUER (1973a,b) oraz GRILL i współpracownicy (1979). Ponadto KELLER i SCHWAGER (1977) wykazali u tego gatunku dodatnią korelację pomiędzy zawartością AA i tolerancją badanych klonów świerka.

Istotną rolę w odporności drzew na skażenie gleby odgrywają także grzyby mikoryzowe. Dla przykładu, HODSON i WILKINS (1991) wykazali, że obecność *Paxillus involutus* istotnie obniżała skażenie przez Al ścian komórkowych kory pierwotnej korzeni siewek świerka pospolitego.

W ramach zagadnień poruszanych w tym rozdziale na szczególną uwagę zasługuje artykuł, w którym HÜVE i współpracownicy (1995) przedstawili schemat detoksyfikacji SO₂ i jednocześnie, w oparciu o wyniki badań własnych i innych autorów, omówili możliwość udziału poszczególnych dróg tego procesu u świerka pospolitego, w porównaniu do świerka kłującego i sosny zwyczajnej. Usuwanie SO₂ na drodze reemisji w postaci H₂S u obu gatunków świerka jest podobne, a 18 razy niższe niż u sosny,

u której stanowi około 10% pochłoniętego gazu (KINDERMANN i wsp. 1994 za HÜVE i wsp. 1995). Poziom siarki organicznej w igłach, drewnie i korze nie różnicował badanych gatunków (HÜVE i wsp. 1995). Ponadto stopień detoksyfikacji poprzez redukcję S jest niewielki i w przypadku glutationu wynosi około 1% (GRILL i wsp. 1979). Również wyższy poziom utleniania siarki do siarczanów u bardziej wrażliwego świerka pospolitego, w porównaniu do bardziej tolerancyjnych – świerka kłującego i sosny zwyczajnej wskazuje, że nie jest to istotna droga umniejszania szkodliwego wpływu SO₂ (HÜVE i wsp. 1995). Według autorów większa wrażliwość świerka pospolitego niż kłującego i sosny zwyczajnej polega na jego mniejszej zdolności usuwania nadmiaru siarczanów na zewnątrz przez korzenie.

13.2.13. Podsumowanie

Większość wyników badań wpływu różnych substancji skażających środowisko, na zmiany metaboliczne i natężenie procesów fizjologicznych u świerka pospolitego, jest podobna do obserwowanych u innych gatunków drzew. Wydaje się to potwierdzać hipotezę o podobnej reakcji roślin na różnego typu abiotyczne czynniki stresowe (JONES 1978; CHAPIN 1991).

W przypadku słabego stresu uruchamiane są przez rośliny różne mechanizmy obronne. Następuje zamykanie aparatów szparkowych, w miarę możliwości zbuforowany zostaje nadmierny poziom zakwaszenia lub alkalizacji soku komórkowego, uaktywniane są procesy związane z uzyskiwaniem dodatkowych ilości energii. Na tym etapie niektóre enzymy (POD, SOD) i inne związki (askorbinian, zredukowany glutation) mogą uczestniczyć w detoksykacji szkodliwych rodników nadtlenkowych i hydroksylowych, a w reakcjach red-oks pewne zanieczyszczenia są przekształcane w mniej szkodliwe substancje i częściowo usuwane na zewnątrz.

Możliwości obronne roślin są jednak ograniczone. Długotrwałe działanie toksy-

cznych zanieczyszczeń lub w stosunkowo wysokich stężeniach prowadzi do nasilenia się, a w końcu nieodwracalnych zmian natężenia podstawowych procesów fizjologicznych (fotosyntezy, oddychania ciemniowego, transpiracji), nadmiernego nagromadzenia się niektórych metabolitów (amino-

kwasów, cukrów rozpuszczalnych), dezaktywacji enzymów, procesów destrukcyjnych (hydrolitycznych, blokowania lub rozsprzęgania wiązań np. $-SH$ i $-S-S-$), nienaturalnie przyspieszonego dojrzewania i starzenia, trwałych uszkodzeń tkanek, a w końcu śmierci roślin.

13.3. Wpływ skażonego środowiska na budowę anatomiczną igły, łyka i drewna (*Antoni Werner*)

13.3.1. Zmiany struktury i funkcji wosków epikutylarnych

Igły świerka pokrywa warstwa nalotu woskowego. Komórki szparkowe, otoczone przez wybrzuszone o zgrubiałych ścianach komórki przyszparkowe, są usytuowane poniżej epidermy. Powstała w taki sposób komora nadszparkowa jest wyścielona długimi, cienkimi woskami w kształcie pałeczek, szczególnie licznymi na granicy pomiędzy komórkami szparkowymi i przyszparkowymi (JEFFREE i wsp. 1971; GRILL 1973a, b, c; GÜNTHARDT i WANNER 1982a, b). Przeplatające się pałeczki wosku nad szparką tworzą ażurową strukturę pozwalającą na przenikanie gazów i pełniącą rolę filtra chroniącego szparkę przed zaczopowaniem większymi drobinami materiału pylistego. Woski epikutylarne pełnią wielorakie funkcje, wśród których szczególne znaczenie ma zapobieganie nadmiernej utracie wody drogą ewaporacji, udział w kontrolowaniu wymiany gazowej, ograniczanie strat pokarmów mineralnych i substancji organicznych powodowanych ich łągowaniem (JUNIPER i JEFFREE 1983), a w dobie stosowania środków ochrony roślin również w zatrzymywaniu na powierzchni i przemieszczaniu się w obrębie tkanek stosowanych dolistnie substancji chemicznych (BAKER 1982). Woski wypełniające komory nadszparkowe mogą ograniczać transpirację o $2/3$, a przenikanie CO_2 o $1/3$ (JEFFREE i wsp. 1971). Ochroniają nadto komórki epidermy przed mechanicz-

nyimi obrażeniami, promieniowaniem UV oraz uszkodzeniami igieł przez grzyby, bakterie, wirusy i insekty (TURUNEN i HUTTUNEN 1990).

Długowieczność igieł świerka sprawia, że przez wiele lat są one narażane na oddziaływanie środowiska, które wywiera swe piętno na strukturę pokrywających je wosków (GÜNTHARDT i WANNER 1982a i b; BERGMADINGER i wsp. 1988; GRILL i wsp. 1989, 1992). Degradacja nalotu woskowego postępuje z wiekiem i nasila się wraz ze skażeniem środowiska. W środowisku nie skażonym proces ten zachodzi jednak tak powoli, iż nawet 6–7 letnie igły mają dobrze zachowaną krystaliczną strukturę wosków. Uszkodzeniu ulegają zazwyczaj woski starszych igieł. GÜNTHARDT i WANNER (1982a) oraz GRILL (1973a) w okresie letnim nie zaobserwowali różnic w strukturze wosków na jednorocznych igłach świerków z terenów skażonych i ekologicznie czystych. Woski starszych igieł z terenów skażonych wykazywały silniejszy stopień erozji. Im większe skażenie powietrza tym głębsze zmiany zachodziły w strukturze wosków. Woski 2-letnich igieł drzew z terenów skażonych często przypominały swą budową woski 4-letnich igieł drzew z terenów kontrolnych, nie skażonych (GRILL 1973d).

Stopień uszkodzenia powierzchni igieł służy często jako kryterium oceny stopnia skażenia powietrza. Zauważono, że wzrost ilości siarki w 1-rocznych igłach świerka z 0,097% do 0,12%, a w igłach 2-letnich