

WPLYW STRESU MECHANICZNEGO NA WYMIANĘ GAZOWĄ ORAZ WZROST ROŚLIN RZODKIEWKI ZWYCZAJNEJ I RZEPAKU JAREGO

Zbyszek K. Blamowski, Władysław Michałek, Irena Rukasz

Streszczenie. Badano wpływ stresu mechanicznego (częściowej defoliacji lub defoliacji i dekapitacji pędu) na wymianę gazową oraz wzrost roślin rzodkiewki i rzepaku jarego będących w fazie rozety. Usuwanie starszych liści zwiększało intensywność transpiracji (E), ale nie miało wpływu na intensywność fotosyntezy netto (P_n). Dekapitacja pędu i defoliacja młodych liści nie wpływała na intensywność P_n rzodkiewki, ale bardzo silnie obniżała P_n roślin rzepaku. Stres zmieniał także wzór dystrybucji asymilatów. W roślinach rzodkiewki asymilaty translokowane były przede wszystkim do hypokotyla, natomiast u rzepaku wykorzystywane były na wzrost liści i korzeni.

Uzyskane wyniki świadczą, że stres mechaniczny odgrywa ważną rolę w regulacji stosunku donory/akceptory asymilatów. Wpływa w ten sposób na przebieg wymiany gazowej, dystrybucję asymilatów oraz wzrost roślin. Wszystkie te procesy zależą dodatkowo od rodzaju (donor czy akceptor asymilatów) i wieku uszkodzonych organów oraz od gatunku roślin.

Słowa kluczowe: stres mechaniczny, defoliacja, dekapitacja, wymiana gazowa, wzrost, rzodkiewka, rzepak jary

WSTĘP

W badaniach zależności pomiędzy donorami i akceptorami asymilatów często stosuje się zabiegi usuwania liści, kwiatów, owoców i/lub stożków wzrostu ewentualnie ogranicza wzrost systemu korzeniowego [Neals i Incoll 1968, Evans 1991, Egli i Bruening 2001]. Działania te, podobnie jak wiatr, grad czy żerujące szkodniki, powodują jednak ostre uszkodzenia mechaniczne roślin [Howkins i in. 1987, Muro i in. 1998]. Stres zranienia narusza wówczas drastycznie równowagę hormonalną, co prowadzi do zaburzeń wzrostu i rozwoju [Pinto 1980]. Powoduje także gwałtowne zmiany w zaopatrzeniu organizmu w produkty fotosyntezy [Roitsch 1999], gdyż pojawiający się niedobór lub nadmiar asymilatów może wpływać na intensywność fotosyntezy [Herold 1980, Ovaska i in. 1992, Bruening i Egli 1999] i wielkość oraz kierunek transportu związków orga-

nicznych [Wardlaw 1980, Geiger 1987]. Wymienione reakcje roślin uzależnione są zarówno od genotypu i etapu ich rozwoju, jak i od warunków środowiska [Filek 1990, Wang i in. 1997, Starck 1998].

Celem prezentowanych badań było określenie wpływu stresu spowodowanego częściową defoliacją liści o różnym wieku i dekapitacją pędu na wymianę gazową oraz wzrost będących w fazie rozety roślin rzodkiewki zwyczajnej i rzepaku jarego. Oba gatunki na tym etapie wzrostu różnią się morfologicznie typem, a także aktywnością metaboliczną głównych akceptorów asymilatów (hypocotyl u rzodkiewki, młode liście i korzenie u rzepaku).

MATERIAŁ I METODY

Doświadczenie przeprowadzono w warunkach hali wegetacyjnej. Rośliny rzodkiewki zwyczajnej odmiany 'Krakowianka' (*Raphanus sativus* L. var. *radicula* DC cv *Krakowianka*) i rzepaku jarego odmiany 'Warszawski' (*Brassica napus* L. var. *oleifera* f. *annua* cv. 'Warszawski') rosły pojedynczo w wazonach o pojemności 1 dm³ wypełnionych mieszaniną (1:1 v/v) substratu torfowego i piasku. Wilgotność podłoża utrzymywana była na poziomie 65% ppw. W fazie 6–7-liściowej rozety wykonano mechanicznie częściową defoliację pędów lub defoliację połączoną z dekapitacją pąka szczytowego, wyodrębniając następujące obiekty badawcze (n = 10): K – kontrolny (rośliny nienaruszone); D-o – rośliny pozbawione 3 najstarszych liści (pozostał liść 4. i 5. oraz zawiązek 6. i 7.); D-y – rośliny pozbawiono trzech najmłodszych liści oraz wierzchołka pędu (pozostał liść 3. i 4.). Z wszystkich roślin usunięto także żółknące liście 1. i 2. Tuż przed różnicowaniem obiektów, a także po 2., 4. i 8. dniach wykonano na 4. liściu za pomocą analizatora LCA-4 (ADC Co Ltd, Anglia) pomiary intensywności transpiracji (E), fotosyntezy netto (P_n), przewodności szparkowej (g_s) oraz podszparkowego stężenia CO₂ (c_i). Oznaczenia prowadzono w godzinach 9.00–11.00, kiedy gęstość strumienia fotosyntetycznych fotonów promieniowania słonecznego wynosiła 1000–1200 μmol(photon)·m⁻²·s⁻¹. Rejestrowano 40 wartości mierzonych parametrów na czterech losowo wybranych roślinach z poszczególnych obiektów. Następnie ze stosunku transpiracji i fotosyntezy wyliczono fotosyntetyczny współczynnik efektywności wykorzystania wody (WUE).

W celu oznaczenia zmian w szybkości wzrostu oraz w dystrybucji asymilatów w dniu zabiegów oraz po 14 dniach wegetacji oznaczono planimetrycznie powierzchnię liści oraz suchą masę poszczególnych organów z 10 roślin. Wyniki opracowano statystycznie z wykorzystaniem analizy wariancji i przedziałów ufności Tukeya przy 5% poziomie istotności różnic.

WYNIKI

Reakcja roślin rzodkiewki obserwowana po dwóch dniach od wystąpienia stresu mechanicznego była zależna od wieku usuniętych liści. Dwa dni po odcięciu najstarszych liści (tab. 1) pomiary wymiany gazowej wykazały bardzo wyraźny wzrost, w stosunku

do kontroli, wartości transpiracji (E) i podszparkowego stężenia CO_2 (c_i) oraz niezmienny poziom szybkości fotosyntezy (P_n) i przewodności szparkowej (g_s). U roślin dekapitowanych i pozbawionych najmłodszych liści (obiekt D-y) również wzrastała wartość E , ale zauważalny był także spadek natężenia P_n . Powiązany był on ze zmniejszoną wartością g_s i zwiększoną zawartością CO_2 w przestworach międzykomórkowych (c_i).

Zmiany wartości mierzonych wskaźników z wyjątkiem P_n , związane były dodatkowo z wiekiem całego organizmu. Świadczą o tym wyniki uzyskane z pomiarów wykonanych w odstępnie dwudniowym na roślinach nienaruszonych. Wiek roślin miał dodatni wpływ zarówno na intensywność transpiracji, jak i na przewodność szparkową i podszparkowe stężenie CO_2 . Efektem tych zmian było gwałtowne obniżenie się wartości wyliczonego fotosyntetycznego współczynnika efektywności wykorzystania wody (WUE). Miał on równocześnie niższe wartości w przypadku roślin uszkodzonych niż kontrolnych.

Nieco inna niż rzodkiewki była reakcja rzepaku. U tych roślin, niezależnie od wieku usuniętych liści, mniejszy był wzrost transpiracji, mniejsza obniżka wartości c_i oraz wyraźne obniżenie g_s . Jednak szczególnie widoczny był bardzo duży spadek szybkości fotosyntezy w roślinach pozbawionych wierzchołków pędu. Także wartości WUE były znacznie mniejsze niż wyliczone dla rzodkiewki, a wiek roślin miał mniejszy wpływ na jego wielkość.

W miarę trwania wegetacji rzodkiewki z mierzonych parametrów wymiany gazowej zwiększała się wyraźnie jedynie transpiracja. Szczególnie duży wzrost zarejestrowany został 8. dnia po usunięciu liści. Z kolei szybkość fotosyntezy roślin była prawie taka sama w obiektach D-o i kontrolnym, a równocześnie była najmniejsza w roślinach dekapitowanych. Wartości pozostałych parametrów ulegały wahaniom, przy czym c_i było zawsze największe w liściach roślin dekapitowanych, a najniższe w kontrolnych. Znaczący wzrost szybkości transpiracji w czasie trwania wegetacji przy niezmienionej fotosyntezie (obiekty K i D-o) lub jej spadku (obiekt D-y), a także upływ czasu były przyczyną redukcji wartości WUE (tab. 1).

W tym samym czasie (4–8. dzień po defoliacji) stwierdzono znacznie mniejszy wzrost intensywności transpiracji roślin rzepaku niż rzodkiewki, w porównaniu do okresu przedstresowego. Natomiast tempo tego procesu było największe u roślin wytwarzających nowe liście (obiekt D-o), a najmniejsze u pozbawionych tej możliwości (obiekt D-y). Równocześnie w tych ostatnich asymilacja CO_2 ulegała silnej depresji wraz z upływem czasu. W efekcie była ona niższa o ok. 20% niż w roślinach nienaruszonych i o kilkanaście procent mniejszy niż u rzodkiewki. Mimo znaczących zmian w przebiegu fotosyntezy, średnie podszparkowe stężenie CO_2 w mezofilu liści roślin z porównywanych obiektów było praktycznie jednakowe ($260,6 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ w rzepaku i $263,2$ w rzodkiewce). Także średnia przewodność szparkowa liści roślin obu gatunków dla omawianego przedziału czasowego nie różniła się istotnie. Z kolei wartości WUE, które malały wraz z wiekiem roślin, uzależnione były także od rodzaju ingerencji w organizm roślinny. Wynosiły średnio $2,77$ w obiekcie kontrolnym, $2,51$ w D-o i w D-y $2,44$. Były więc znacznie mniejsze niż dla rzodkiewki, dla której wyliczono odpowiednio: $2,94$, $2,66$ i $2,70$.

Tabela 1. Wpływ częściowej defoliacji i dekapitacji pędu na wymianę gazową roślin rzodkiewki i rzepaku

Table 1 Effect of partial defoliation and shoot decapitation on gas exchange of radish and rapeseed plants

Obiekt Object	Rzodkiewka – Radish					Rzepak – Rapeseed				
	E	P _n	g _s	c _i	WUE	E	P _n	g _s	c _i	WUE
Przed defoliacją – Before defoliation										
K	3,57	17,94	0,65	271,7	5,08	5,12	18,06	0,85	265,4	3,53
2 dni po defoliacji – 2 days after defoliation										
K	5,57 (56,0) [*]	18,21 (1,5)	0,76 (16,9)	215,2 (-20,8)	3,27 (-35,6)	6,66 (30,1)	18,11 (0,3)	0,73 (-14,1)	249,5 (-6,0)	2,72 (-23,0)
D-o	6,52 (82,6)	18,12 (1,0)	0,78 (20,0)	248,4 (-8,6)	2,79 (-45,1)	7,77 (51,8)	18,19 (0,7)	0,80 (-5,9)	248,1 (-6,5)	2,34 (-33,7)
D-y	6,00 (68,1)	17,31 (-3,5)	0,70 (7,7)	258,6 (-4,8)	2,89 (-43,1)	6,03 (17,8)	14,28 (-20,9)	0,77 (-9,4)	260,2 (-2,0)	2,37 (-32,9)
NIR	0,47	0,83	r.n. n.s.	12,4	0,33	0,48	0,85	r.n. n.s.	r.n. n.s.	0,30
LSD										
4 dni po defoliacji – 4 days after defoliation										
K	5,69 (59,4)	18,14 (1,1)	0,75 (15,4)	249,1 (-8,3)	3,19 (-37,2)	6,58 (28,5)	19,09 (5,7)	0,82 (-3,5)	247,6 (-6,7)	2,90 (-17,8)
D-o	6,65 (86,3)	18,23 (1,6)	0,71 (9,2)	251,5 (-7,4)	2,74 (-46,1)	7,59 (48,2)	18,82 (4,2)	0,81 (-4,7)	262,1 (-1,2)	2,48 (-29,8)
D-y	5,70 (59,7)	17,22 (-4,0)	0,74 (13,8)	277,6 (2,2)	3,02 (-40,6)	5,55 (8,4)	14,06 (-22,2)	0,73 (-14,1)	257,1 (-3,1)	2,53 (-28,3)
NIR	0,49	0,74	r.n. n.s.	9,6	0,31	0,75	1,12	r.n. n.s.	r.n. n.s.	0,36
LSD										
8 dni po defoliacji – 8 days after defoliation										
K	7,83 (119,3)	18,44 (2,8)	0,74 (13,8)	210,2 (-22,6)	2,36 (-53,5)	7,00 (36,7)	18,80 (4,1)	0,82 (-3,5)	283,8 (6,9)	2,69 (-23,8)
D-o	7,72 (116,2)	18,84 (5,0)	0,81 (24,6)	237,0 (-12,8)	2,44 (-52,0)	7,31 (42,8)	19,83 (9,8)	0,83 (-2,4)	270,4 (1,9)	2,71 (-23,2)
D-y	7,54 (111,2)	16,49 (-8,1)	0,78 (20,0)	248,8 (-8,4)	2,19 (-56,9)	6,08 (18,8)	14,71 (-18,5)	0,74 (-12,9)	264,1 (-0,5)	2,42 (-31,4)
NIR	r.n. n.s.	0,79	r.n. n.s.	19,9	r.n. n.s.	0,46	0,77	r.n. n.s.	r.n. n.s.	0,26
LSD										

Objaśnienie – Explanations:

E – intensywność transpiracji – transpiration rate, mmol (H₂O)·m⁻²·s⁻¹;

P_n – intensywność fotosyntezy netto – net photosynthesis rate, μmol (CO₂)·m⁻²·s⁻¹;

g_s – przewodność szparkowa – stomatal conductance, mol (H₂O)·m⁻²·s⁻¹;

c_i – podszparkowe stężenie CO₂ – substomatal CO₂ concentration, μmol (CO₂)·mol⁻¹;

WUE – fotosyntetyczny współczynnik efektywności wykorzystania wody – photosynthetic water use efficiency, μmol (CO₂)·mmol (H₂O)⁻¹

K – kontrola; K – control;

D-o – defoliacja starszych liści; D-o defoliation of older leaves;

D-y – defoliacja młodych liści i dekapitacja pędu; D-y defoliation of young leaves and shoot decapitation

*procent zmian (±) w stosunku do wartości uzyskanych przed defoliacją – % change in values in relation to period before defoliation

r.n. – różnice nieistotne przy p = 0.05; n.s. – differences not significant at the p = 0.05

Stres mechaniczny, powodując zmiany w wymianie gazowej, wpłynął w efekcie na szybkość procesów wzrostowych roślin rzodkiewki (tab. 2). Po 14 dniach, które upłynęły od zadziałania stresu, zarówno liczba liści, jak i ich powierzchnia były istotnie mniejsze niż roślin nienaruszonych. Sucha masa roślin kontrolnych w tym czasie podwoiła się, natomiast roślin z obiektu D-o wzrosła o prawie 50%, a roślin pozbawionych najmłodszych liści tylko o ok. 28%. Różnie przebiegał także rozdział asymilatów pomiędzy poszczególnymi organami badanych roślin. Kontrolne w okresie postresowym rozbudowywały głównie blaszki liściowe, a te, którym usunięto najstarsze liście (d-o), przeznaczały związki pokarmowe głównie na rozbudowę hypokotyła. Również rośliny bez pąka szczytowego wytworzone asymilaty gromadziły w hypokotyłach. Dodatkowo do tych organów transferowały z liści wcześniej wytworzone związki organiczne. O zróżnicowanych kierunkach dystrybucji biomasy w roślinach objętych eksperymentem świadczy również stosunek masy organów nadziemnych do podziemnych. W przypadku roślin kontrolnych wzrastał on w ciągu wegetacji, osiągając ostatniego dnia trwania doświadczenia wartość 1. Dla roślin stresowanych stosunek ten był o ponad 50% mniejszy.

W tym czasie rośliny rzepaku rosły szybciej niż rzodkiewka i charakteryzował je inny wzór dystrybucji asymilatów. Wielkość powierzchni liści i produkcja suchej masy były praktycznie takie same u roślin pozbawionych najstarszych liści i kontrolnych. Z kolei liście roślin z obiektu D-y zdecydowanie wolniej powiększały swoją powierzchnię, a końcowa masa ich organizmu była ponad 30% mniejsza niż roślin z pozostałych obiektów. Tak jak wzrost również i rozdział asymilatów w roślinach z obiektów K i D-o był podobny i w zbliżonej proporcji przeznaczane były na rozbudowę liści, łodyg i korzeni. Natomiast w roślinach dekapitowanych największe ilości asymilatów zużyte zostały na rozbudowę korzeni. Także dla tych roślin, inaczej niż dla rzodkiewki, charakterystyczne było zjawisko powiększania się suchej masy liści i niewielka masa łodygi. Właściwym dla rzepaku było również zjawisko zmniejszania się w trakcie wzrostu roślin nienaruszonych stosunku masy pędu do korzeni. Równocześnie w roślinach stresowanych wskaźnik ten był nieznacznie mniejszy. Ponadto we wszystkich obiektach był ponad dwa razy większy niż dla rzodkiewki, a jego wartość oscylowała około 1.

DYSKUSJA

Produkcja biomasy uwarunkowana jest w znacznym stopniu poziomem wymiany gazowej zachodzącej pomiędzy rośliną a środowiskiem. Wymiana ta z kolei może być zakłócona przez różnego rodzaju stresory [Starck 1998, Roitsh 1999]. Już w kilka minut po wystąpieniu czynnika stresującego, np. opadu gradu [Muro i in. 1998, Tartachnyk i Blanke 2002] lub inwazji szkodników [Hawkins i in. 1987, Holman i Oosterhuis 1999], następuje przemykanie aparatów szparkowych, spadek intensywności fotosyntezy, a czasami także wzrost ewaporacji z liści. W naszych badaniach zmiany w intensywności wymiany gazów mierzono dopiero po dwóch dobach od zadziałania stresu. Zarejestrowany wówczas kierunek i wielkość zmian zarówno intensywności transpiracji, jak i fotosyntezy netto zależał od gatunku oraz wieku liści pozostawionych po defoliacji, a także obecności lub braku pąka wierzchołkowego (tab. 1). O podobnej reakcji

Tabela 2. Następczy wpływ częściowej defoliacji i dekapitacji pędu na wzrost roślin rzodkiewki i rzepaku
 Table 2. Effect of partial defoliation and shoot decapitation on growth of radish and rapeseed plants

Obiekt Object	Rzodkiewka – radish						Rzepak – rapeseed						
	Liczba liczy Number of leaves	Powierz- chnia liści Leaf area dm ²	Sucha masa – d.m., g			Stosunek masy pędu /hypokotyła Ratio of shoot weight /hypocotyls	Liczba liczy Number of leaves	Powierz- chnia liści Leaf area dm ²	Sucha masa – d. m., g				Stosunek masy pędu /korzeni Ratio of shoot weight /roots
			Liście Leaves	Hypokotyl Hypocotyl	Całość Total				Liście Leaves	Łodyga Shoot	Korzenie Roots	Całość Total	
Przed defoliacją – before defoliation													
K	7	3,2	1,0	1,1	2,1	0,91	7	4,0	1,9	-	1,6	3,5	1,18
14 dni po defoliacji – 14 days after defoliation													
K	10 (42,9)*	5,6 (75,0)	2,2 (120,0)	2,2 (100,0)	4,4 (109,5)	1,00 (9,9)	13 (85,7)	6,8 (70,0)	3,1 (63,2)	2,8	2,8 (75,0)	8,7 (148,6)	1,11 (-5,9)
D-o	6 (-14,3)	2,8 (-12,5)	1,0 (0,0)	2,1 (90,9)	3,1 (47,6)	0,48 (-47,3)	11 (57,1)	7,0 (75,0)	3,1 (63,2)	2,6	2,9 (81,3)	8,6 (145,7)	1,07 (-9,3)
D-y	2 (-71,4)	2,2 (-31,3)	0,8 (-20,0)	1,9 (72,7)	2,7 (28,6)	0,42 (-57,9)	2 (-71,4)	4,7 (17,5)	2,5 (31,6)	0,6	2,6 (62,5)	5,7 (62,9)	0,96 (-18,6)
NIR _{0,05} LSD _{0,05}	-	0,5	0,3	0,4	0,8	-	-	0,3	0,4	0,3	r.n. n.s.	0,5	-

* patrz tabela 1 – see table 1

innych gatunków roślin, uzależnionej dodatkowo od fazy wzrostu oraz rodzaju i stopnia uszkodzeń informowali także między innymi Evans [1991], Wang i in. [1997], Roitsch [1999]. Konsekwencją zmian w natężeniu obu procesów był spadek efektywności wykorzystania wody w reakcjach związanych z asymilacją CO₂. Z dużym prawdopodobieństwem można stwierdzić, iż zmiany w gospodarce wodnej wywołane stresem mechanicznym są ściśle związane z fazą wzrostu roślin. W badaniach Łobody i in. [1997], przeprowadzonych na kwitnących roślinach rzepaku, wykazano bowiem, iż po dekapitacji kwiatostanów następuje w liściach regulacja powiązań pomiędzy parametrami wymiany gazowej, prowadząca do zapobiegania nadmiernej utracie wody.

Biddington [1984] w pracy przeglądowej dotyczącej wpływu stresu mechanicznego na rośliny wnioskował, iż w przypadku fotosyntezy wpływ ten nie jest jednoznaczny. W świetle przeprowadzonych przez nas badań to stwierdzenie wydaje się być w dalszym ciągu aktualne. W zależności bowiem od wieku uszkodzonych donorów asymilatów, obecności ich aktywnego akceptora, a także genotypu rośliny szybkość fotosyntezy praktycznie nie zmieniała się (u rzodkiewki) lub, jak u rzepaku, gwałtownie malała. Ponieważ równocześnie w przestworach międzykomórkowych liści wzrastało stężenie CO₂, a wartości przewodności szparkowej (g_s) ulegały stosunkowo niewielkim fluktuacjom (tab. 1), świadczy to o pozaszparkowym limitowaniu fotosyntezy. Tak więc zgodzić należy się z hipotezą sformułowaną przez Boussingaulta [cyt. za Neals i Incoll 1968], według której asymilaty nagromadzone w liściach wywołują reakcję o charakterze sprzężenia zwrotnego, prowadzącą do zahamowania fotosyntezy. Można domniemywać, iż z taką sytuacją mieliśmy do czynienia w naszych badaniach, szczególnie w przypadku dekapitowanych, a więc o mniejszym „sink”, roślin rzepaku. U rzodkiewki natomiast w tej fazie wzrostu występuje bardzo aktywny akceptor związków pokarmowych, jakim jest hypokotyl [Starck i Ubysz 1976]. Chłonał on duże ilości dostarczanych z liści związków węgla, co zapobiegało hamowaniu fotosyntezy, jednakże tylko w stosunkowo krótkim czasie. W miarę starzenia się liści i wzrostu organu spichrzowego również i u tych roślin następował spadek intensywności fotosyntezy (tab. 1). Spowodowany on był ograniczoną pojemnością akceptora asymilatów i tym samym zmniejszającym się zapotrzebowaniem na związki organiczne [Herald 1980, Thomas i Strain 1991]. Obniżonej asymilacji CO₂ nie stwierdzono w roślinach, którym usunięto jedynie najstarsze liście, co dodatkowo potwierdza wcześniejsze przypuszczenia, iż w przeprowadzonych badaniach mieliśmy do czynienia z hamowaniem fotosyntezy przez jej końcowe produkty.

Zachwianiu stosunku donory/akceptory asymilatów towarzyszy zmiana wzoru dystrybucji produktów fotosyntezy i podziału ilości eksportowanych z liści związków organicznych [Wardlaw 1980, Geiger 1987]. Brak możliwości szybkiego wytworzenia nowych organów przez dekapitowaną rzodkiewkę kompensowane więc było wzmocnionym gromadzeniem asymilatów w hypokotylu (tab. 2). Przy niedostatecznej aktywności fotosyntetycznej, w celu zapewnienia jego silnego wzrostu, rośliny dodatkowo wycofywały związki organiczne z liści. O redystrybucji asymilatów z łodyg i blaszek liściowych, jak również o priorytetach w zaopatrywaniu poszczególnych organów w związki pokarmowe informowali już wcześniej między innymi Starck [1978] oraz Czyczyłło-Mysza i Dubert [2002]. Rzepak w okresie postresowym wykorzystywał produkty fotosyntezy głównie na powiększanie listowia oraz do rozbudowy systemu korzeniowego. Dzięki temu po 14 dniach od zabiegów masa liści roślin wcześniej defoliowanych była tylko o około 20% mniejsza, a stosunek masy organów nadziemnych do podziemnych

był niewiele mniejszy niż w kontroli. W porównaniu natomiast do rzodkiewki wskaźnik ten był dwa razy większy. Tak więc zróżnicowany „sink” akceptorów oprócz limitowania produkcji asymilatów wpływał także na liczebność i rozmiary organów roślin obu badanych gatunków. Podobne obserwacje poczynili również inni autorzy, jak np. Starck i Ubysz [1976] prowadzące badania na rzodkiewce, Wang i in. [1997] na pszenicy oraz Egli i Bruening [2001] na soi.

Omawiając uzyskane wyniki, pamiętać również należy, iż wszelkie ingerencje w relacje i współdziałanie organów będących źródłem i odbiorcami związków organicznych pociągają za sobą także perturbacje w produkcji i aktywności regulatorów wzrostu. Związki te bowiem mogą regulować wzrost, dystrybucję asymilatów, a także wymianę gazową poprzez między innymi wpływ na biosyntezę i aktywność enzymów lub na dyfuzję gazów [Starck i Ubysz 1976, Pinto 1980, Niemyska 1986]. Być może również wyniki uzyskane w naszych badaniach były w pewnym stopniu efektem zmienionej przez stres różnorodności, koncentracji i aktywności hormonów roślinnych.

WNIOSKI

Stres mechaniczny, uszkadzający część liści w rozecie i pąki wierzchołkowe roślin rzodkiewki i rzepaku jarego, powodował zachwianie równowagi w relacji donory-akceptory asymilatów. Zjawisko to było przyczyną zmian w intensywności wymiany gazowej, przebiegu wzrostu oraz związanej z nim dystrybucji asymilatów. Wielkość i kierunek zmian zależał od genotypu rośliny oraz wieku i rodzaju uszkodzonego organu.

PIŚMIENNICTWO

- Biddington N. L., 1984. The effect of mechanically-induced stress in plant – a review. *Plant Growth Regul.* 4, 108–122.
- Bruening W. P., Egli D. B., 1999. Relationship between Photosynthesis and Seed Number at Phloem Isolated Nodes in Soybean. *Crop Sci.* 39, 1769–1775.
- Czyczyło-Mysza I., Dubert F., 2002. Wpływ ingerencji w równowagę troficzną rośliny bobiku (*Vicia faba L. minor*) na wielkość i strukturę plonów. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.* 481, 289–294.
- Egli D. B., Bruening W. P., 2001. Source-sink Relationships, Seed Sucrose Levels and Seed Growth Rates in Soybean. *Ann. Bot.* 88, 235–242.
- Evans A. S., 1991. Whole-plant responses of *Brassica campestris* (*Cruciferae*) to altered sink-source relations. *Am. J. Bot.* 78, 394–400.
- Filek W., 1990. Udział niektórych ekologiczno-fizjologicznych czynników w kształtowaniu produktywności bobiku (*Vicia faba L. minor*). *Zesz. Nauk. AR Kraków, Rozpr. habil.* nr 141.
- Geiger D. R., 1987. Understanding interactions of source and sink regions of plants. *Plant Phys. Biochem.* 25, 659–666.
- Hawkins C. D. B., Aston M. J., Whitcross M. I., 1987. Short-term effects of aphid feeding on photosynthetic CO₂ exchange and dark respiration in legume leaves. *Physiol. Plant.* 71, 379–389.
- Herold A., 1980. Regulation of photosynthesis by sink activity – the missing link. *New Phytol.* 86, 131–144.
- Holman E. M., Oosterhuis D. M., 1999. Cotton photosynthesis and carbon partitioning in response to floral bud loss due to insect damage. *Crop Sci.* 39, 1347–1351.
- Łoboda T., Pietkiewicz S., Dmoch J., Markus J., Lewandowski M., 1997. Związek parametrów fizjologicznych rzepaku odmiany Leo z uszkodzeniami powodowanymi przez słodyszka rzepakowca. *Rośliny Oleiste, XVIII*, 381–388.

- Muro J., Irigoyen I., Lamsfus C., 1998. Effect of defoliation on onion crop yield. *Sci. Hort.* 77, 1–10.
- Neales T. F., Incoll L. D., 1968. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: a review of the hypothesis. *Bot. Rev.* 34, 107–125.
- Niemyska B., 1986. Transport i akumulacja asymilatów w roślinie. *Wiad. Bot.* 1, 163–176.
- Ovaska J., Walls M., Mutikainen P., 1992. Changes in leaf gas exchange properties of cloned *Betula pendula* saplings after partial defoliation. *J. Exp. Bot.* 43, 1301–1307.
- Pinto M. C., 1980. Regulation de la photosynthese par la demande d'assimilats: mecanismes possibles. *Photosynthetica* 14, 611–637.
- Roitsch T., 1999. Source-sink regulation by sugar and stress. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2, 198–206.
- Starck Z., 1998. Reakcja roślin na multistresowe warunki środowiska w aspekcie produkcji i dystrybucji masy. [w:] Grzesiak S., Skoczowski A., Miszalski Z. (red.): *Ekologiczne aspekty reakcji roślin na działanie abiotycznych czynników stresowych*. s. 21-31, ZFR PAN, Kraków (ISBN 83-86878-14-2).
- Starck Z., 1978. Dystrybucja asymilatów jako jeden z czynników determinujących plon rolniczy. *Post. Nauk Rol.* 1, 17–34.
- Starck Z., Ubysz I., 1976. Source-sink relationships in radish plant. *Acta Soc. Bot. Pol.* 45, 447–493.
- Tartachnyk I., Blanke M. M., 2002. Effect of mechanically-simulated hail on photosynthesis, dark respiration and transpiration of apple leaves. *Env. Exp. Bot.* 48, 169–175.
- Thomas R. B., Strain B. R., 1991. Root Restriction as a Factor in Photosynthetic Acclimation of Cotton Seedlings Grown in Elevated Carbon Dioxide. *Plant Physiol.* 96, 627–634.
- Wang Z., Fu J., He M., Tian Q., Cao H., 1997. Effects of source/sink manipulation on net photosynthetic rate and photosynthate partitioning during grain filling in winter wheat. *Biol. Plant.* 39, 379–385.
- Wardlaw J. F., 1980. Translocation and source-sink relationships. [In:] Carlson P. S. (ed.): *The Biology of Crop Productivity*. Pp. 297–339, Academic Press, New York-London.

EFFECT OF MECHANICAL STRESS ON GAS EXCHANGE AND GROWTH RADISH AND RAPESEED PLANTS

Abstract: The effect of mechanical stress (partial defoliation and/or shoot decapitation) were studied on gas exchanges and growth of radish and rapeseed plants. Removal of older leaves increased transpiration rate (E) but it didn't have any influence on net photosynthesis rate (P_n). Shoot decapitation and defoliation of young leaves didn't influence the P_n of radish but it greatly decreased photosynthesis rate of rapeseed plants. The stress also changed pattern of assimilates distribution and the organs' growth. In radish plants photoassimilates were translocated to hypocotyls whereas in rapeseed they were mostly used for the growth of leaves and roots.

It is concluded that mechanical stress plays important role in sink/source regulation. In this way it has an influence on gas exchange, biomass distribution and the growth of plants. That processes also depend on the types (donor or acceptor) and age of defoliated organs and plants cultivars.

Key words: mechanical stress, defoliation, decapitation, gas exchange, growth, radish, rapeseed

Zbyszek K. Blamowski, Władysław Michałek, Irena Rukasz, Katedra Fizjologii Roślin Akademia Rolnicza, ul. Akademicka 15, 20-934 Lublin; e-mail: zkb44fr@agros.ar.lublin.pl