

RYSZARD K. SZANIAWSKI

CHARAKTERYSTYKA NIEKTÓRYCH PROCESÓW FIZJOLOGICZNYCH W TRAKCIE ROZWOJU I STARZENIA APARATU ASYMLACYJNEGO ROŚLIN IGLASTYCH

Starzenie w znaczeniu zmian zachodzących w czasie, można traktować jako nieprzerwany proces rozwojowy od stadiów juvenilnych do dojrzałości, a następnie śmierci. Dotyczy to nie tylko całego organizmu, ale również poszczególnych organów (Leopold, 1964, Listowski, 1970).

Opierając się na wyżej przytoczonej definicji starzenia, w pracy niniejszej przedstawione zostaną wyniki badań niektórych procesów fizjologicznych zmieniających się w trakcie ontogenezy aparatu asymilacyjnego roślin iglastych. Dane na ten temat są w literaturze rozproszone i stosunkowo nieliczne.

Igły roślin zimo-zielonych pozostając na pędzie od kilku do kilkunastu lat, w zależności od gatunku, osiągają dojrzałość i maksymalne rozmiary już w pierwszym sezonie wegetacyjnym (Kienholz, 1941, Kozłowski, 1971). Końcowym etapem życia liści jest ich opadanie. Zanim to jednak nastąpi, w tkankach aparatu asymilacyjnego zachodzą zmiany intensywności procesów wymiany gazowej, zmiany ilościowe i jakościowe składu barwników asymilacyjnych, obniża się aktywność aparatu enzymatycznego, zmniejsza się zawartość białek i kwasów nukleinowych oraz ogólna ilość materii organicznej (Listowski, 1970, Kozłowski, 1971).

Fotosynteza

W bardzo młodych liściach intensywność fotosyntezy jest niska. Jest to rezultatem małej ilości tkanek asymilacyjnych i zawartych w nich barwników fotosyntetycznych. Wraz ze wzrostem liścia rośnie również intensywność asymilacji CO₂, a maksymalna zdolność asymilacyjna osiągnięta zostaje w okresie zakończenia szybkiego wzrostu liści. W miarę starzenia się aparatu asymilacyjnego, intensywność fotosyntezy przeważnie maleje, co trwa aż do momentu opadnięcia liści.

Ta ogólna prawidłowość obserwowana była również wielokrotnie u gatunków iglastych, utrzymujących organy asymilacyjne przez kilka lat. Stwierdzono (Stal-

felt, 1924), iż w pełnym świetle słonecznym intensywność fotosyntezy igieł s osnowych i świerkowych była mniejsza u igieł starszych. Późniejsze badania (Freeland, 1952) dały pełniejszą charakterystykę zmian intensywności fotosyntezy w zależności od wieku igieł. U wszystkich badanych gatunków (*Pinus nigra*, *P. strobus*, *P. silvestris*, *P. ponderosa*, *Picea pungens*, *Abies concolor*) intensywność fotosyntezy i asymilacji CO₂ była najwyższa, gdy igły osiągnęły dojrzałość w trakcie pierwszego sezonu wegetacyjnego. U igieł 2-, 3-letnich lub starszych intensywność fotosyntezy była niższa. Również z danych cytowanych w pracach przeglądowych (Żelawski, 1967, 1976, Szaniański, 1975, 1976) wynika, że intensywność fotosyntezy młodych igieł sosny zwyczajnej, cisa i świerka jest wyższa niż igliwia starszego. Podobne zmiany w intensywności fotosyntezy obserwowane były też u innych gatunków, np. *Pinus strobus* i *P. taeda* (Bormann, 1958, McGregor, 1958), *Pinus ponderosa* (Helms, 1970), *Abies balsamea*, *A. veitchii*, *A. mariessi* (Clark, 1961, Kuroiwa, 1960) oraz daglezi (Sorensen i Ferrell, 1973).

Stopień obniżenia intensywności fotosyntezy najstarszych igieł sosnowych wynosi około 50% (Iwanow, Kossowicz, 1929, Żelawski, 1976). Podobne wartości podawane są również dla igliwia cisa (Szaniański, 1975). Mimo zmniejszenia intensywności fotosyntezy, opadające igły najstarszych przyrostów rocznych, charakteryzują się wciąż jeszcze wysoką zdolnością asymilacyjną (Stalfelt, 1924, Freeland, 1952, Żelawski i Łotocki, 1974).

Równoległe do obniżenia intensywności fotosyntezy, obserwuje się zmiany wymagań świetlnych aparatu asymilacyjnego w różnym wieku. Początkowo sądzono, że w miarę upływu lat, zarówno igły sosnowe jak i świerkowe zmieniają stopniowo charakter zbliżając się do typu cienistego (Stalfelt, 1924). Późniejsze jednak dane (Bormann, 1958, Sokołowa, 1964, ElAouni i Mosseau, 1974) wskazują raczej na zwiększanie się światłolubności wraz z wiekiem igieł sosnowych (*Pinus taeda*, *P. silvestris*, *P. nigra*). Zwiększone wymagania świetlne starszego igliwia mogą być wynikiem rozwoju tkanek okrywających i asymilacyjnych liścia, co utrudnia dotarcie odpowiednich ilości światła do głębiej położonych komórek mezofilu i wzbudzeniu zawartych w nich barwników (Bormann, 1958, Kuroiwa, 1960, ElAouni i Mosseau, 1974).

W związku z próbami wyjaśnienia zmian wymagań świetlnych starszego igliwia zwrócić należy większą uwagę na postępujące wraz z wiekiem samozaciemnienie się igieł wskutek powiększania się ogólnych rozmiarów aparatu asymilacyjnego (Bormann, 1958, Żelawski, 1967, Żelawski i wsp., 1973).

Barwniki asymilacyjne

Zmiany intensywności fotosyntezy nie wydają się być ściśle skorelowane z przemianami w ilościowym i jakościowym składzie barwników asymilacyjnych. Wielokrotnie stwierdzano (Stalfelt, 1924, 1927, Laurs, 1935, Langlet, 1936, Czrelaszewili, 1965, Ollikainen, 1967, 1969, Linder, 1972), że igły starsze (2- i 3-letnie igły sosnowe i świerkowe) charakteryzują się najwyższą ilością chlorofilów ($a + b$). U *Pinus silvestris* (Niestierowicz i Margajlik, 1961), u *P. nigra* (ElAouni

i Mosseau, 1974) oraz u cisa (Popow i Tsonewa, 1966/67, Tsonewa, 1969/70) występował, podobnie jak u innych gatunków, nieznaczny spadek koncentracji zielonych barwników w ostatnim roku życia igieł. Zwraca się też uwagę (Czrelaszwili, 1965, ElAguni i Mosseau, 1974), że podczas gdy stężenie chlorofilu *a* zmniejsza się, koncentracja chlorofilu *b* wzrasta, w wyniku czego stosunek chlorofil *a*:*b* obniża się z wiekiem igieł.

Stężenie barwników twarzyszących (karotenoidów i ksantofili), analogicznie jak i chlorofilu, rośnie z wiekiem igieł, zmniejszając się dopiero w ostatnim roku życia organów asymilacyjnych (Popow i Tsonewa, 1966/67, Ollykamen, 1967, 1969, Linder, 1972). W pracach tych stwierdzono również zmiany w wartości stosunku chlorofil (*a* + *b*):karotenoidy; w 1-roczych igłach sosny był on wyższy w porównaniu z igłami bieżącego sezonu wegetacyjnego.

Wzrost zawartości barwników asymilacyjnych w trakcie ontogenezy igieł roślin zimo-zielonych, aż do ostatniego roku ich życia, jest tłumaczony jako wynik adaptacji igieł do pogarszających się warunków świetlnych, wskutek zwiększania się rozmiarów aparatu asymilacyjnego.

Obok ilościowych, stwierdzono również i jakościowe zmiany barwników związane ze starzeniem się aparatu asymilacyjnego. Ilość chlorofilu pozostającego w kompleksie z białkiem zmniejsza się wraz z rosnącym wiekiem igieł. Zmiany te były bardziej widoczne u gatunków, których igły pozostają na pędzie 6—7 lat, niż w igłach żyjących 2—3 lata (Czrelaszwili, 1965).

Chloroplasty, aktywność enzymów fotosyntetycznych

Obniżenie intensywności fotosyntezy w miarę starzenia się organów asymilacyjnych próbowano też wiązać ze zmianami zachodzącymi w chloroplastach. Stwierdzony został (Dżaparidze, 1953, Barskaja, 1967) proces agregacji (skupiania i sklejania) zielonych plastydów w 3-letnich igłach sosny oraz gromadzenia się wydzieliny („mezofilsekret”), której fizjologiczna rola nie została jednak sprecyzowana.

Badania wykonane na roślinach grochu i sorgo (Clandenning, 1950, Miller, 1960, Downton, 1971) wykazały zmniejszoną zdolność do przeprowadzania reakcji Hill'a przez starzejące się chloroplasty. Inni autorzy (Dickman, 1971, Hernandez-Gil i Schaedle, 1973) wskazują na obniżenie aktywności enzymów cyklu Calvina oraz zmniejszoną syntezę ATP w trakcie fotosyntetycznej fosforylacji cyklicznej po osiągnięciu przez liście *Populus deltoides* pełnych rozmiarów (dojrzałości). Obszerną charakterystykę ontogenetycznych zmian w budowie i funkcjonowaniu plastydów roślin liściastych daje praca Wolińskiej (1975). Brak jest jednakże takich danych w literaturze dotyczącej gatunków zimo-zielonych.

Translokacja asymilatów, oddychanie

Równoległe do spadku intensywności asymilacji CO₂, obserwuje się zmniejszoną translokację asymilatów ze starzejących się liści (Thrower, 1967, Natr, 1969). U roślin jednorocznych translokacja osiąga maksymalną wartość wówczas gdy liść jest już

w pełni dojrzały; później intensywność procesu szybko się obniża. Uważa się (Thrower, 1969), że u długo żyjących liści gatunków zim-zielonych zjawisko to wygląda inaczej — spadek intensywności translokacji jest wolniejszy i stopniowy, lub też poprzedzony okresem, w którym dopływ asymilatów utrzymuje się na względnie stałym poziomie. Niewiele jest jednak danych na ten temat. Wiadomo jedynie, że jednoroczne igły *Pinus resinosa* stanowią główne źródło węglowodanów dla rozwoju pędu głównego i nowego igliwa na początku sezonu wegetacyjnego (Clausen i Kozłowski, 1967, Dickmann i Kozłowski, 1968, Gordon i Larson, 1968, 1970, Ursino i wsp., 1968). W połowie sezonu wegetacyjnego główną rolę przejmuje od igieł 1-rocznych igliwie 2- i 3-letnie (Larson, 1964). Inni autorzy (Munch, 1937, Newirth, 1959, Szaniawski, Żelawski i Wierzbicki, 1976) podają analogiczne dane dotyczące sosny zwyczajnej i świerka.

Obserwacje o przebiegu translokacji asymilatów są zbieżne z danymi o wysokiej intensywności oddychania młodych, rozwijających się igieł. Wraz z rosnącym wiekiem organów asymilacyjnych intensywność oddychania zmniejsza się, zarówno w przeliczeniu na jednostkę masy jak i powierzchni (Parker, 1954, Kramer, 1960, Sorensen i Ferrell, 1973). Częstokroć stwierdzany (Yemm, 1956, Osborne, 1967) na różnym materiale doświadczalnym gwałtowny wzrost oddychania przed opadaniem liści nie był opisany u gatunków zimo-zielonych.

Metabolizm białek i związków mineralnych

W wielu pracach przeglądowych i monograficznych (Simon, 1967, Listowski, 1970, Kozłowski, 1971) stwierdza się spadek ilości białek i kwasów nukleinowych po osiągnięciu dojrzałości przez liście. Jest to prawdopodobnie związane z hydrolizą związków białkowych do aminokwasów i następnie, ich bazypetalnym przemieszczaniem (Thiemann i Tetey, 1974). Jednakże informacje z tego zakresu dotyczą wyłącznie roślin jednorocznych, podobnie jak i dane o zmianie aktywności enzymów w starzejących się liściach (reduktaza azotanowa — McGregor, 1958, peroksydaza — Osborne, 1967).

Skąpe są również wiadomości o zmianach w ilości składników mineralnych w ciągu ontogenezy aparatu asymilacyjnego iglastych. Stwierdzono jedynie, że koncentracja większości soli w igłach sosny zmniejsza się w miarę postępującego starzenia (Leyton, 1955). Jedynie koncentracja związków wapnia stale wzrasta, co wydaje się charakterystyczne dla wszystkich starzejących się tkanek (Listowski, 1970). Podobne obserwacje dotyczą zawartości siarki — jej ilość była o 30% wyższa w 3-letnich igłach świerka, w porównaniu z igłami 1-rocznymi (Stefan, 1968).

Opadanie liści kończy proces starzenia. Wbrew wcześniejszym opiniom, zostało stwierdzone u nagonasiennych (świerk), że w strefie odcięcia igieł zachodzą takie same zmiany, jakie charakterystyczne są dla procesu opadania liści gatunków okrytonasiennych (Sifton, 1966).

Wpływ warunków stressowych

Opisane uprzednio zmiany zachodzące w metabolizmie liści w ciągu ich ontogenezy, wywołane endogennym rytmem rozwoju całej rośliny, względnie jej organów, mogą być istotnie modyfikowane czynnikami środowiska (Wareing i Seth, 1967, Woolhouse, 1967). W warunkach słabego zaopatrzenia w wodę i składniki mineralne, starzenie się liści ulega przyspieszeniu. Skracanie fotoperiodu, zmniejszenie intensywności światła, obniżenie temperatury mogą również istotnie wpływać na szybkość procesów starzenia (Addicott, 1968, Listowski, 1970, Kozłowski, 1971). Najbardziej kompleksowo wydaje się oddziaływać tzw. środowisko antropogenne. Efekty tego oddziaływania — słabszy wzrost, nieprawidłowości w rozwoju organów, zwłaszcza asymilacyjnych — były wielokrotnie stwierdzone. Między innymi opisane zostało (Treshow, 1970) anormalne wydłużanie igieł jodły poddanej działaniu fluorowodoru. Długotrwałe działanie dymów (SO_2) powoduje przedwczesne starzenie się i zrzucanie igieł (Bortitz, 1969). Smog typu „Los Angeles”, którego składnikami są między innymi ozon i tlenki azotu, również powoduje wcześniejsze dojrzewanie i opadanie liści (Brandt, 1962). Także w antropogennych warunkach środowiska śląskiego stwierdzono, że igły sosny były wyraźnie krótsze, a ich liczba na pędach mniejsza (Greszta, Olszowski, 1968, Żelawski i Łotocki, 1974). W tych warunkach aparat asymilacyjny utrzymywał się na roślinie przez dwa lata zamiast trzech. Liście w pełni rozwinięte (dojrzałe) są najbardziej wrażliwe na działanie SO_2 , a stopień inhibicji fotosyntezy przez ten gaz jest u nich największy (Bobrow i wsp., 1962, Menser i wsp., 1963). Jest to prawdopodobnie wynikiem intensywnej wymiany gazowej, co powoduje ułatwioną penetrację SO_2 przez aparaty szparkowe (Vogl i Bortitz, 1965, Mamajew, 1968).

U sosen rosnących w antropogennym środowisku śląskim intensywność fotosyntezy również spada z wiekiem igieł, przy czym wpływ chemicznego działania zanieczyszczeń i atmosfery był nieznaczny (Żelawski i Łotocki, 1974).

Wykazano również (Godzik, 1968, Knabe, 1968), że starsze igły absorbują znacznie mniejsze ilości SO_2 czy HF niż młode igły bieżącego sezonu wegetacyjnego. Wiąże się to niewątpliwie z rozwojem tkanki okrywającej (Ilkun, 1971).

Z przedstawionych w niniejszej pracy materiałów widać, że szereg zagadnień związanych z fizjologicznymi zmianami w trakcie starzenia się igliwia jest opracowanych fragmentarycznie i często w sposób wrywkowy. Brak jest prawie całkowicie w literaturze informacji dotyczących transpiracji i gospodarki wodnej, nieliczne są dane z zakresu oddychania i translokacji asymilatów, jak również niewiele wiadomo o aktywności enzymów fotosyntetycznych. Również wrywkowe i niepełne są wiadomości o przebiegu starzenia się aparatu asymilacyjnego roślin pod stałym działaniem przemysłowych zanieczyszczeń atmosfery. Wydaje się, że niniejszy przegląd rozproszonych w literaturze wyników i próba wykazania istniejących jeszcze luk ułatwi prowadzenie dalszych badań w tej dziedzinie.

- Addicott, F. T., 1968. *Environmental factors in the physiology of abscission*. Plant Physiol., 43, 1471—1479.
- Barskaja E. I., 1967. *Izmienienija chloroplastow i wyzrewanie pobiegow w swiazi s morozoustojcziwostiu drowiesnych rastenij*. Izd. Nauka, Moskwa.
- Bjorkman O., Holmgren, P., 1963. *Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats*. Plant Physiol., 16, 1325—1331.
- Bobrov R., Solberg R. A., Scot F. M., 1962. *A development study of the leaves of Nicotiana glutinosa as related to their smog-sensitivity*. Amer. J. Bot., 49, 9—13.
- Bormann H. F., 1958. *The relationship of ontogenic development and environmental modification to photosynthesis in Pinus taeda seedlings*. w: The physiology of forest trees, Thiman K. V., ed., Ronald Press, New York.
- Bortitz Z., 1969. *Physiologische und biochemische Beiträge zur Rauchschadenforschung*. Arch. f. Forstwiss., 18, 634—647.
- Brandt S., 1962. *Effects of air pollution on plants*. w: Air pollution (Stern A., ed.), London.
- Clark J., 1961. *Photosynthesis and respiration in white spruce and balsam fir*. State Univ. Coll. Forest., Syracuse, N. Y. Tech. Bull., 5. (wg. Kozłowski T. T., *Growth and development of trees*, 1971).
- Clausen J. J., Kozłowski T. T., 1967. *Food source for growth of Pinus resinosa shoots*. Adv. Front. of Pl. Sc., 18.
- Clendenning K. A., Gorham P. R., 1950. *Photochemical activity of isolated chloroplasts in relation to their source and previous history*. Can. J. Res., 28, 114—139.
- Czrelaszewi M. N. W., 1965a. *Izmienienija chlorofila „a” i „b” w procesie rozwitja listiew*. w: Obszcz. Zakonomiern. Rosta i Razwitia Rast., Wilno, „Mintis”.
- Czrelaszewi M. N. W., 1965b. *Swiaz chlorofila s lipoproteidnym kompleksom w listiach wiecznozielonych rastenij*. w: Marknian scenareta Fizjologia, Tbilisi, „Mecnierba”.
- Dickman D. J., 1971. *Chlorophyll, ribulose-1,5-diphosphate carboxylase and Hill reaction activity in developing leaves of Populus deltoides*. Plant Physiol., 48, 1215—1221.
- Dickman D. J., Kozłowski T. T., 1968. *Mobilization by Pinus resinosa cones and shoots of ¹⁴C-photosynthate from needles of different ages*. Am. J. Bot., 55, 57—61.
- Downton W. J. S., 1971. *Pyliotis N. A., Loss of photosystem II during ontogeny of sorghum bundle sheath chloroplasts*. Can. J. Bot., 49/1, 541—545.
- Dzaparidze L. I., 1953. *Praktikum po mikroskopической chimii rastenij*. Sowietskaja Nauka, Moskwa.
- El Aouni M. H., Mosseau M., 1974. *Relation d'échange de CO₂ chez les aiguilles du Pin noir d'Autriche (Pinus nigra Arn.) avec l'age, la teneur en chlorophylle et reasimilation*. Photosynthetica, 8(2), 78—86.
- Freeland R. O., 1952. *Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers*. Plant Physiol. 27, 685—690.
- Godzik S., 1968. *Pobieranie i rozmieszczenie ³⁵SO₂ w organach asymilacyjnych kilku gatunków drzew*. Mat. VI Międz. Konferencji „Wpływ zanieczyszczeń powietrza na lasy”, Katowice.
- Gordon J. C., Larson P. R., 1968. *Seasonal course of photosynthesis, respiration and distribution of ¹⁴C in young Pinus resinosa trees as related to wood formation*. Plant Physiol., 43 [10], 1215—1219.
- Gordon J. C., Larson P. R., 1970. *Redistribution of ¹⁴C-labelled reserve food in young Red pines during shoot elongation*. Forest Sc., 16, 54—60.
- Greszta J., Olszowski J., 1968. *Wpływ zanieczyszczeń powietrza na wzrost sosny pospolitej i sosny czarnej*. Mat. VI Międzynarod. Konferencji „Wpływ zanieczyszczeń powietrza na lasy”. Katowice.
- Helms J. A., 1970. *Summer net photosynthesis of Ponderosa Pine in its natural environment*. Photosynthetica 4 [3], 243—243.
- Hernandez-Gil R., Schaedle M., 1973. *Functional and structural changes in senescing Populus deltoides (Bartr.) chloroplasts*. Plant Physiol., 51, 995—999.
- Ilkun G. M., 1971. *Gazoustoiwost rastenij*. „Naukowa Dumka”, Kijew.
- Iwanow L. A., Kossowicz N.L., 1929. *Über die Arbeit des Assimilationsapparates Verschiedener Baumarten*. I. Die Kiefer (Pinus silvestris). Planta, 8, 427—464.

- Kienholz R., 1941. *Seasonal course of height growth in some hardwoods in Connecticut*. Ecology, 22, 249—258.
- Knabe W., 1968. *Gromadzenie się fluoru w szpilkach i liściach roślin w warunkach doświadczalnych w zależności od wysokości ekspozycji*. Mat. VI Międz. Konferencji „Wpływ zanieczyszczeń powietrza na lasy”, Katowice.
- Kozłowski T. T., 1971. *Growth and development of trees*. Acad. Press, New York, London.
- Kramer P. J., Kozłowski T. T., 1960. *Physiology of forest trees*. New York, Toronto, London.
- Kuroiwa S., 1960. *Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. IV. Some physiological functions concerning matter production in young Abies trees*. Bot. Mag. (Tokyo), 73, 133—141.
- Laurs L., 1935. *Über den periodischen Wechsel des Chlorophyllgehaltes immergrünen Koniferennadeln*. Mitt. Forst. u. Forst., 6, 447—451.
- Langlet O., 1936. *Studies over tallens fysiologiska variabilitetoch dess samband med klimatet*. Meddn. St. Skogsfors. Anst., 29, 31, 37.
- Larson P. R., 1964. *Contribution of different-aged needles to growth and wood formation of young Red pined*. Forest Sc., 10 [2], 27—32.
- Leopold A. C., 1964 *Plant growth and development*, McGraw-Hill Book Comp., N. Y., London.
- Leyton L., Armson K. A., 1955. *Mineral composition of the foliage in relation to the growth of Scots pine*. Forest Sci., 1, 210—218.
- Linders S., 1971. *Photosynthetic action spectra of Scots pine needles of different ages from seedlings grown under different nursery conditions*. Physiol., Plant., 25, 58—63.
- Linder S., 1972. *Seasonal variation of pigments in needles; a study of Scots pine and Norway spruce seedlings grown under different nursery conditions*. Studia Forest. Suecica, 100, 36—42.
- Listowski A., 1970. *O rozwoju roślin*, PWRiL, Warszawa.
- Mamajew S. A., 1968. *Niektóre wyniki z prowadzonych na Uralu badań nad wpływem przemysłowego zanieczyszczenia powietrza na roślinność*. Mat. VI Międz. Konferencji „Wpływ zanieczyszczeń powietrza na lasy”, Katowice.
- Materna J., Kohout R., 1963. *Die Absorption des SO₂ durch die Eiche*. Naturwissenschaften, 59, 11—15.
- Mc Gregor W. H. D., 1958. *Seasonal changes in the rate of photosynthesis and respiration of loblolly pine and white pine*, Ph. D. dissertation Duke Univ., Durham N. C. wg Kramer and Kozłowski, 1960. *Physiology of trees*.
- Mc Kee H. S., 1962. *Nitrogen metabolism in plants*. Oxford Univ. Press.
- Menser H. A., Heggstad H. E., Street O. E., 1963. *Response of plants to air pollution*. Phytopatology 53, 11, 15.
- Miller J. H., 1960. *Effect of growth conditions and the stage of leaf development on the Hill reaction in homogenates in Pisum leaves*. Am. J. Bot., 47, 532—540.
- Münch E., 1937. *Versuche über Wege und Richtung der Stoffbewegungen im Baum*. Forstwiss. Zentralbl., 59, 305—324 i 337—351.
- Natr L., 1969. *Influence of assimilate accumulation on rate of photosynthesis of Barlay leaf segments*. Photosynthetica, 3/2/, 120—126.
- Neuwirth G., 1959. *Der CO₂-Stoffwechsel einiger Konifer während des Knospenaustriebes*. Biol. Zentralbl., 78, 559—584.
- Niesterowicz N. D., Margajlik G. J., 1961. *Sezonowa dynamika nakopiennia chlorofila listiami niektórych drzewiennych rastienij*. Sbornik bot. rabot., III, 213—218, Mińsk.
- Ollykainen A. M., 1967. *Sezonowa i wozrostowna dynamika sodierżania pigmentow plastid w chwoje sosny*. „Ucz. Zap. Petrozawodsk. U-ta”, 16/1/.
- Ollykainen A. M., 1969. *Sodierżanie karotenoidow w chwoje sosny*. Biul. Gł. Bot. Sada, 72, 18—24.
- Osborne D. J., 1967. *Hormonal regulation of leaf senescence*. Symposia of the Society for Experimental Biology. XXI, 305—323.
- Parker J., 1954. *Differences in survival of excised ponderosa pine leaves of various ages*. Plant Physiol., 29, 486—487.
- Popov K., Tsoneva P., 1966/67. *Sezonni i wzrostowi izmienenija w sdrianieto o sostojanieto na pigmentie w listata na Pinus silvestris i Taxus baccata*. God. na Sof. Univ. Biol. Fak., 147—164.
- Sifton H. B., 1966. *On the abscission region in leaves of the blue spruce*. Can. J. Bot., 43, 985—993.

- Simon E. W., 1967. *Types of leaf senescence*. Symposia of the Society for Experimental Biology. XXI, 215—230.
- Sokołowska L. N., 1964. *Sostojanie i fotosintez sosnowego podrasta pod pologom spielych sosniakow*. Les. Choz., 17, 9—11.
- Sorensen F. C., Ferrell W. K., 1973. *Photosynthesis and growth of Douglas-fir seedlings when grown in different environments*. Can. J. Bot., 51, 1689—1698.
- Stalfelt M. G., 1924. *Tallens och granens kolsyreassimilation och dess ekologiska betingelser*. Medd. f. St. Skogsf., 21/5/, 181—258.
- Stalfelt M. G., 1927. *Periodische Schwankungen im Chlorophyllgehalt wintergrünen Pflanzen*. Planta, 4, 201—213.
- Stefan K., 1968. *Über natürlichen Schwefelgehalt von Fichtennadeln und seine Bedeutung für die Rauchschadendiagnose*. Materiały VI międzynarodowej Konferencji „Wpływ zanieczyszczeń powietrza na lasy”, Katowice.
- Szaniawski R. K., 1975. *Zarys fizjologii cisa*. w: Cis pospolity, PWN.
- Szaniawski R. K., Żelawski W., Wierzbicki B., 1976. *Wymiana gazowa i bilans wodny świerka*. w „Świerk”, PWN (w druku).
- Thiemann K. V., Tetey R. R., 1974. *The metabolism of oat leaves during senescence. II. Senescence in leaves attached to the plant*. Plant Physiol., 54, 859—862.
- Thrower S. L., 1967. *The pattern of translocation during leaf aging*. Symposia of the Society for Experimental Biology. XXI, 483—507.
- Treshow T., 1970. *Environment and plant response*. Mc Grow-Hill Book Comp., New York.
- Tsonewa P. N., 1969/70. *Sezonni i wzrastowi izmjenienija w aktivnostata na chlorofilaza w njakom iglolistni rastienija*. God. na Sof. Univ. Biol. Fak., 64, 185—193.
- Ursino D. J., Nelson C. D., Krotkov G., 1968. *Seasonal changes in the distribution of photo-assimilated ¹⁴C in young pine plants*. Plant Physiol., 43, 845—853.
- Vogl M., Bortitz S., 1965. *Bestimmung der Intensität des Gaswechsel mit ³⁶Kr*. Biol. Plant., 7/3/, 22—27.
- Wareing P. F., Seth A. K., 1967. *Ageing and senescence in the whole plant*. Symposia of the Society for Experimental Biol., XXI, 543—558.
- Wolińska D., 1975. *Starzenie się chloroplastów roślin wyższych*. Wiad. Bot., XIX/3, 165—180.
- Woolhouse H. W., 1967. *The nature of senescence in plants*. Symposia of the Society for Experiment. Biol., XXI, 179—214.
- Yemm E. W., 1956. *The metabolism of senescent leaves*. CIBA Found. Colloq. on aging., 2, 207—214. (wg: Plant growth and development, Leopold A. C., 1964. McGraw-Hill Book Comp.)
- Żelawski W., 1967 *Wymiana gazowa i bilans wodny igliwia*, w: Zarys fizjologii sosny zwyczajnej, PWN, Warszawa-Poznań.
- Żelawski W., Szaniawski R. K., Dybczyński W., Piechurowski A., 1973. *Photosynthetic capacity of conifers in diffuse light of high illuminance*. Photosynthetica, 7/4, 351—357.
- Żelawski W., Łotocki A., 1974. *Photosynthetic capacity of Scots pine (Pinus sylvestris L.) needles from a forest subjected to chronic industrial pollution*. Bull. Ac. Pol. Sci., XXII/6, 431—434.
- Żelawski W., 1976. *Photosynthesis, respiration and dry matter production*. w: Modern methods in forest genetics, Springer Verlag (w druku).