

BOLESŁAW GOMÓŁKA

ODKRYCIE FOTOSYNTEZY

W 200 rocznicę ogłoszenia dzieła Jana Ingen-Housza (1779)

CZĘŚĆ III: SCHYLEK XVIII I POCZĄTEK XIX STULECIA

Udział wody i substancji mineralnych

Lata osiemdziesiąte XVIII wieku przyniosły w chemii odkrycia, które ostatecznie zdecydowały o upadku teorii flogistonowej, mimo iż były one dokonane przez jej zwolenników, przyczyniając się tym samym do zwycięstwa teorii utleniania A. L. Lavoisiera. Szczególnie interesującym zagadnieniem były wyniki eksperymentów z mieszaninami gazów tzw. „powietrza palnego” (wodoru) uważanego za flogiston, odkrytego przez H. Cavendisha jeszcze w 1766 r. oraz „powietrza odfflogistonowanego” (tlen), które otrzymał w 1774 r. J. Priestley. Obaj wymienieni badacze kontynuowali badania nad własnościami mieszaniny obu tych gazów, uzyskując identyczne wyniki, trudne jednak do wytłumaczenia w ramach teorii flogistonowej. Wodór spalany w tlenie lub powietrzu atmosferycznym eksplodował dając zjawisko rosy na ściankach naczynia. Eksperymenty te wykonane w 1781 r. zarówno przez J. Priestley'a, jak i wielokrotnie powtarzane przez H. Cavendisha, zgodnie z teorią flogistonową winny dać w efekcie powietrze zwykłe, bowiem mieszano flogiston i powietrze pozbawione flogistonu, tymczasem otrzymywano wodę. Wobec trudności w interpretacji uzyskanych wyników zwlekano więc z publikacją ich aż do 1783—84 r. A. L. Lavoisier sądził, że w wyniku powtórzonych przez niego w 1783 r. eksperymentów, powstaje jakiś nowy kwas, zgodnie z przypuszczeniami, że tlen wchodzi w skład kwasów. Dalsze badania wykazały ponad wszelką wątpliwość, że produktem spalania, czyli według nowoczesnej nomenklatury utleniania wodoru jest woda, złożona z wodoru i tlenu. Jeszcze w 1783 r. A. L. Lavoisier drogą analizy zbadał skład chemiczny wody, przepuszczając rozgrzaną parę wodną przez rozżarzoną rurę żelazną i otrzymał oba jej składniki w formie gazowej. W tymże samym 1783 r. A. L. Lavoisier opublikował dzieło „Reflexions sur le Phlogis-

tique” zawierające krytykę teorii flogistonowej G. E. Stahla. W następnym roku (1784) opublikował swe wyniki badań nad składem wody H. Cavendish, a wkrótce potem J. Watt (1736—1819). [2,8]. Omówione wyniki prac chemików nad jedną z najważniejszych dla żywych organizmów substancji wywarły także wpływ na badania w dziedzinie biologii, a w szczególności w zakresie odżywiania się roślin, dla którego to procesu wpływ wody był oczywisty, lecz nie w pełni wyjaśniony.

W 1804 r. Th. de Saussure (1767—1845) wydał pracę „Recherches chimiques sur la vegetation...” zawierającą wyniki jego eksperymentów nad odżywianiem się roślin zielonych. Badania te potwierdziły dotychczasowe osiągnięcia w tej dziedzinie, lecz także wprowadzały nowy element, a mianowicie ściśle ilościowe (wagowe) pomiary uczestniczących w tym procesie substancji. Th. de Saussure wykazał, iż ważąc powietrze i rośliny przed i po przebiegu asymilacji można stwierdzić, że przyrost suchej masy rośliny jest zawsze większy, niż wynikało by to z ilości pobranego z powietrza dwutlenku węgla. Ponieważ badane rośliny były hodowane w kulturach wodnych, a zatem oprócz powietrza miały możliwość pobierania tylko wody i ona to była przyczyną zwiększonego ciężaru rośliny. W eksperymentach tych rozważano suchą masę ciała roślinnego, co wykazywało, że owa woda była związana w roślinie w sposób nie dający się usunąć z niej poprzez wysuszenie próbki. Wynik ten prowadził do wniosku, że mogła to być tylko woda wchodząca w skład substancji organicznych budujących organizm rośliny, a ponieważ była ona pobierana i użytkowana podczas procesu asymilacji, zwiększając masę badanej rośliny, a zatem uczestniczyła ona w tym procesie jako drugi (obok CO_2) z niezbędnych jego czynników. Niezbędność dwutlenku węgla dla procesu asymilacji wykazały pomiary suchej masy rośliny, bowiem w przypadku nieobecności w atmosferze, przyrost suchej masy był w granicach błędu pomiaru. Natomiast takie pomiary, wykonane dla roślin przebywających w atmosferze zawierającej ten gaz, wykazały istotny wzrost masy. Th. de Saussure uważał, podobnie jak i inni badacze, że roślina pobiera tylko węgiel, a wiedząc ile go zawiera określona objętość pobranego gazu, różnicę w ciężarze przypisał pobranej wodzie. Oto co mówił na ten temat: „Rośliny przyswajają tlen i wodór z wody powodując, że traci ona swój stan ciekły. Ta asymilacja nie zachodzi bez jednoczesnego wiązania węgla. Woda związana czy zestalona przez rośliny, prawdopodobnie nie może tracić swego tlenu w formie gazu inaczej, jak po obumarciu rośliny lub jej części. Rośliny w żadnym wypadku nie rozkładają bezpośrednio wody, asymilują jej wodór i wydalając jej tlen w stanie gazu, nie wydzielają one gazowego tlenu, poza bezpośrednim rozkładem kwasu węglowego”. [45]. Jest to obraz chemicznych przemian w roślinie podczas zachodzenia procesu asymilacji dwutlenku węgla na świetle, zgodny z ówczesnymi pojęciami i stanem badań eksperymentalnych w tej dziedzinie. Th. de Saussure w swoich badaniach wykazał również niezbędną dla wzrostu roślin substancji mineralnych, których znaczenie w coraz większym stopniu doceniano, zwłaszcza w praktyce rolniczej. Ponadto przeprowadził on badania nad niezbędną zielonego barwnika dla asymilacji dwutlenku węgla, dochodząc jednak do fałszywych wniosków wskutek zastosowania roślin zawierających barwnik czerwony, który zamaskował obecność zielonego. [4,19,51].

Rola Słońca i roślin w przyrodzie

Powszechne uznanie w drugiej połowie XVIII wieku teorii heliocentrycznej spowodowało, że spory naukowe związane ze Słońcem i jego rolą w przyrodzie przeniosły się z zagadnień mechaniki nieba w dziedzinę astrofizyki. Zainteresowanie astronomów koncentrowało się wokół zagadnienia budowy Słońca i źródła energii promienistej, której emisję w postaci ciepła i światła zaczęto badać w sposób naukowy już od czasów Galileusza. Pewien porządek w nowszych poglądach na naturę powierzchni Słońca oraz plam słonecznych wprowadził W. Herschel (1738—1822), który przedstawił tzw. teorię „dziurową”. W myśl niej zewnętrzna świecąca powłoka zwana obecnie fotosferą, miałaby składać się z obłoków rozszarpanych cząstek stałych, przy czym warstwa ta nie przekraczałaby grubości paru mil. Natomiast ciemne plamy widoczne na tle tarczy Słońca byłyby dziurami w tej świetlistej powłoce i poprzez nie można by obserwować głębsze warstwy globu słonecznego. W plamach miał znajdować się gorący gaz, który ogrzewał pyłowe obłoki zewnętrznej warstwy Słońca. Ten obraz Słońca jako kosmicznego „ogniska” będącego źródłem ciepła i światła sprzyjał rozwojowi poglądów na rolę Słońca i światła dla przyrody żywej, kształtujących się pod wpływem nowo powstałej dziedziny zwanej fotochemią. [24].

Wyrazem tendencji panujących z końcem XVIII w. w naukach biologicznych może być program konkursu na prace naukowe ogłoszony w 1792 roku przez francuską Akademię Nauk. Program ten zawiera ogólny pogląd na chemizm żywych organizmów i stanowi jak gdyby ideę przewodnią, dla podbudowania której miano wykonać prace eksperymentalne lub teoretyczne. Zgodnie z tym programem należało wyjaśnić w jaki sposób rośliny pobierają pokarm z powietrza, wody i gleby. Interesowano się także obiegiem pierwiastków organogenicznych między organizmami roślin, zwierząt i przyrodą nieożywioną oraz procesami fermentacji, gnicia i spalania biologicznego. Ówczesne osiągnięcie w dziedzinie chemii dawały doskonałe narzędzia badawcze i w ten sposób sprzyjały postępom innych nauk przyrodniczych, a m. in. nowo powstającej wśród nauk botanicznych fizjologii roślin. Przypuszczalnie Jędrzej Śniadecki (1768—1838) znał program wspomnianego wyżej konkursu Akademii Nauk w Paryżu, a zdaniem E. Ostachowskiego (1890—1962) nawet zamierzał wziąć w nim udział pisząc „Teorię jestestw organicznych”. Jak wynika z przedmowy do 1-go tomu tego dzieła, pomysł napisania rozprawy powstał prawdopodobnie około 1793 r. w czasie pobytu J. Śniadeckiego za granicą. Wkrótce praca była gotowa do publikacji w języku łacińskim jako „*Ideae physiologicae*” i miała iść do druku, lecz przeszkodą temu stanął wyjazd J. Śniadeckiego w 1795 r. z Edynburga poprzez Wiedeń do kraju, a następnie zajęcie się tam od 1797 r. organizacją katedry chemii w Wilnie. Dopiero około 1802 roku Śniadecki powrócił do zagadnień biologicznych i napisał swą rozprawę od nowa, tym razem po polsku. Teoria życia przedstawiona przez Jędrzeja Śniadeckiego w pracy „*Teoria jestestw organicznych*” t. 1 Warszawa 1804. stanowi oryginalny dorobek nauki polskiego Oświecenia. Istotę tej teorii można przedstawić następująco: 1) wszystkie organizmy żywe nieodzownie do życia wymagają dopływu

pokarmu, wody, powietrza i energii, 2) dla utrzymania życia żywego organizmu potrzebna jest pewna jego organizacja (struktura), 3) tylko pewien rodzaj materii (pierwiastki organogeniczne) jest zdolny podtrzymywać życie żywych organizmów, 4) pierwiastki te wskutek obiegu materii w przyrodzie dostają się jako pokarm do organizmu żywego dzięki jego silnej więzi ze środowiskiem (wymiana substancji i energii z otoczeniem.). W liście dedykacyjnym do ks. Adama Czartoryskiego z dn. 20. VIII. 1804 Jędrzej Śniadecki raczej skromnie określił swą pracę „ten szczupły owoc wolnych godzin i swobodnych myśli moich”, natomiast w półtora wieku później znakomity biochemik polski Bolesław Skarżyński (1901—1963) tak scharakteryzował „Teorię...” — ...” Jest to właściwie pierwsza w nauce europejskiej próba filozofii przyrody żywej, oparta nie na spekulatywnych przesłankach, lecz na obserwacji świata ożywionego i na ówczesnych osiągnięciach nauk ścisłych” [42]. Poniżej zostanie omówiony kluczowy dla wspomnianej teorii życia problem szczegółowy, a mianowicie rola Słońca i roślin w przyrodzie.

Oto definicja rośliny zamieszczona we wstępie do rozważań nad istotą życia: „Ciała organiczne dzielić zwykliśmy na dwie klasy, z których jedną oznaczamy imieniem roślin, drugą imieniem zwierząt. Pierwszej ciała te przywiązane są do miejsca, w którym rosną, doskonałą się, wydaia owoce i giną, nie mając władzy przenoszenia się same przez się z tego miejsca na inne. (...) W ciągu tej nauki okaże się iż rośliny przywiązane są do ziemi, powietrza i wody, zwierzęta do ziemi, powietrza, wody i roślin.” Następnie określa Śniadecki czynniki niezbędne dla istnienia istot ożywionych, którymi są: „Powietrze, woda, ciepło, światło i pokarmy.” Rolę roślin w przyrodzie i ich znaczenie dla obiegu pierwiastków organogenicznych przedstawia Śniadecki następująco: „(materia) straconąby dla nich (tj. zwierząt), dla organizacyi dla życia na zawsze była, gdyby jey rośliny na nowo z tamtąd nie wydobywały i w swoię nie przerabiałły istotność, (...) czemu gdy dostatecznie zaradzają rośliny, są istotnym utrzymania i zachowania zwierząt narzędziem, są nieuchronnym warunkiem do którego bytność ich iest przywiązana, ponieważ nie może się raz rozcyniona (rozłożona) organiczna materya inaczej do zwierząt iak tylko przez rośliny powracać.” Jak z tego wynika substancje organiczne, wchodzące w skład roślin i zwierząt, po ich śmierci ulegają rozkładowi i mineralizacji. Proces ten spowodowałby szybkie wyczerpanie się ich, co w konsekwencji doprowadziłoby do zaniku życia na naszej planecie, gdyby nie rośliny, które mają zdolność przyswajania substancji nieorganicznych i przekształcania ich w substancje organiczne, a stanowiąc pokarm dla zwierząt i człowieka, wprowadzają pierwiastki je tworzące ponownie do obiegu w przyrodzie. Szczególnie ważne znaczenie dla procesu regeneracji zasobów pierwiastków organogenicznych i ich obiegu w przyrodzie ma proces asymilacji, tj. tworzenia się substancji organicznych w roślinach zielonych z wody i dwutlenku węgla w obecności światła słonecznego. Rośliny jako autotrofy z jednej strony w stosunku do materii nieorganicznej stanowią fazę wstępną dla jej organizacji, zaś w stosunku do zwierząt ogniwo pośrednie, łączące materię nieorganiczną ze światem istot ożywionych i wysoce wyspecjalizowanych, tj. heterotrofów. Liczne dalsze uwagi na temat fizjologii i biochemii roślin są rozrzucone w tekście pierwszego tomu „Teorii...”, lecz na szczegółowe omówienie

tych problemów pozwala sobie Śniadecki dopiero w rozdziale VI zatytułowanym „Szczególniejsze zastanowienie się nad życiem roślin. Oznaczenie działających w nich sił życia”.

W roślinie działają „czynność i przeciwność”, z których jedna dąży do rozkładu rośliny, a druga do jej budowy, a wypadkowa ich działania tworzy zjawisko życia w roślinie. Związki mające nasycone powinowactwa najmniej siły organicznej przytłumiają, toteż najmniej są one szkodliwe dla roślin, lecz włączenie ich do substancji organicznej jest najtrudniejsze. Na rozbiecie powinowactw spoczynkowych najmocniej działa ciepło i światło, toteż są one niezbędnie potrzebne roślinom, gdyż woda i dwutlenek węgla mają powinowactwa spoczynkowe nasycone. Śniadecki tak o tym pisze: „A że na rozwiązanie powinowactw spoczynkowych najmocniej ciepło wpływa i światło, więc w takim przypadku iestestwa organizujące najmocniejszego ciepła i światła potrzebować będą. Zkąd wyświeca się iak nayaśniej przyczyna, dla której rośliny, które się całkiem wodą i kwasem węglowym karmią, bez ciepła i światła trwać i rosnać nie mogą. I wody albowiem i kwasu węglowego rozkład jest trudny, a zatem powinowactwa spoczynkowe między ich składającymi pierwiastkami bardzo mocne. W roślinach zatem w ogólności żadna czynność organiczna, żadne przyswoienie, żaden odchód (excretio), bez pomocy ciepła i światła nastąpić nie może. Rośliny wprawdzie, również wszystkie inne iestestwa organiczne wielką część wewnętrznego ciepła same sobie wyrabiają, ale że i to wyrobienie od mocy ich życia i procesów organicznych zależy, zależy tym samym od ciepła zewnętrznego. Mówiąc o ciepłe, przyłączamy zawsze i światło, gdyż szczególnie sposób zachowania się i działania tego ostatniego, mało dotąd jest znaiome, a obadwa razem iedno na całej kuli ziemskiej mają źródło, iedną ogólną przyczynę, to jest słońce. Więc w ścisłym znaczeniu słońce jest iedną z istotnych i koniecznie potrzebnych przyczyn życia roślinnego, czyli iedną z sił życie to stanowiących. Bez niego, materya odżywa całą powierzchnię ziemi zajmująca organizowaćby się i żyć nie mogła. O czym stan wegetacyi w czasie zimowym i pod biegunami nayoczywiście przekonywa. Dlatego odwieczny wszystkich rzeczy Autor, kulę ziemską iestestwami ożywionymi w koło okrytą, wiecznie trwałą siłą do słońca przywiązał i kręcić się około niego przymusił. Innych planet podobny zapewne los być musi.” [11, 12, 13, 14.]

Jędrzej Śniadecki wyodrębnił światło, ciepło, elektryczność i magnetyzm w osobną grupę tzw. „istot promienistych” tj. pierwiastków o bardzo subtelnej strukturze, uważając je za jeszcze bardziej rozrzedzone niż w stanie gazowym. Pierwsze dwa z nich miały szczególne znaczenie dla istot żywych, a zatem żaden proces życiowy bez światła i ciepła nie może w roślinach zachodzić. Podkreśla tutaj Śniadecki wyjątkową rolę światła jako niezbędnego czynnika dla życia roślin. Jest to niewątpliwie widoczny wpływ prac J. Priestley’a, J. Ingen-Housza i J. Senebiera. Słońce jest więc jednym z istotnych, potrzebnych warunków dla życia roślin. Brak światła i ciepła zimą i w krajach arktycznych jest dowodem niezbędności tego czynnika dla roślin. Śniadecki wyciąga słuszny wniosek, że Ziemia dlatego jest nosicielką życia, ponieważ krąży ona wokół Słońca, które jest źródłem energii dla wszystkich żywych organizmów zasiedlających powierzchnię Ziemi. Wysuwa też myśl, że

i na innych planetach może istnieć życie, skoro krążą one wokół Słońca podobnie jak Ziemia. Jest to w pewnym sensie „kosmiczne” spojrzenie na zagadnienie życia. Powołuje się on też na doświadczenia Ingen-Housza i Senebiera wykazujące, że istotnie rośliny wydzielają tlen przez liście przy wolnym dostępie światła słonecznego. Wydzielanie tlenu zależy od: 1) wielkości samej rośliny, 2) od jej sił, tj. stanu fizjologicznego rośliny i zdolności jej do fotosyntezy, 3) natężenia światła, przy czym światło ani zbyt słabe, ani zbyt mocne nie jest dla procesu wydzielania tlenu, a tym samym dla fotosyntezy odpowiednie. Zgodnie ze swymi założeniami Śniadecki uważa, że w organizmie roślinnym zachodzą dwa przeciwstawne procesy: 1) organiczny, 2) chemiczny. Sądzi on, że „proces organiczny rośliny” ma miejsce na świetle, a „proces chemiczny” w ciemności. Pierwszy z nich prowadzi do dekompozycji (redukcji) wody i dwutlenku węgla do poziomu „substancji palnych” z wydzielaniem tlenu, drugi zaś do utleniania wodoru i węgla do stanu CO_2 i H_2O , opuszczających organizm roślinny w postaci gazowego dwutlenku węgla i pary wodnej. Dlatego niezbędny jest w otoczeniu roślin tlen dla zachodzenia „procesu chemicznego” w komórkach roślin. Przedstawione wyżej procesy odpowiadają obecnym pojęciom: „proces organiczny — fotosyntezie i innym reakcjom syntez organicznych, zaś „proces chemiczny” — oddychaniu i innym reakcjom rozpadu związków organicznych w organizmach żywych. Rośliny „na całej swej powierzchni, a najbardziej we wszystkich tych punktach, gdzie się woda i kwas węglowy formuje, palą się bezprzestannie, z wolna i nieznacznie tak iak we wszystkich punktach gdzie przyswajanie ma miejsce zbliżają pokarmy do stanu palnego.” W ten sposób określa Śniadecki stale zachodzący proces utleniania i redukcji w organizmach roślinnych. Jak widzimy Śniadecki w swej teorii życia w pełni docenił rolę światła i Słońca jako źródła energii dla organizmów żywych. Podkreśla on stale, że światło i ciepło jest niezbędne do zachodzenia procesu pobierania pokarmów przez rośliny, tj. procesu, który obecnie określamy mianem fotosyntezy u roślin zielonych.

Teoria próchnicowa (humusowa)

Przełom XVIII i XIX wieku oraz najbliższe dwudziestolecie niosły kontynuację wspaniałych osiągnięć chemików poprzedniego stulecia. Niestety wymienić tutaj można tylko najistotniejsze z nich, te mianowicie, które wywarły decydujący wpływ na dalsze postępy nauki. Już w 1791 r. J. B. Richter (1762—1807) badając zobojętnianie kwasów i zasad stwierdził, że muszą być zachowane odpowiednie stosunki równoważnikowe tych substancji. W oparciu o te spostrzeżenia J. L. Proust (1754—1826) prowadząc badania nad składem chemicznym substancji sformułował w 1799 r. prawo stosunków stałych, mówiąc o stałości składu danego związku niezależnie od pochodzenia, bowiem stosunek mas pierwiastków lub składników określonego połączenia chemicznego jest zawsze stały i niezmienny. Dalszy krok stanowiły prawa J. Daltona (1766—1844) ogłoszone w 1802 r. jako prawo stosunków wielokrotnych. Wszystkie te trzy prawa stechiometryczne zostały uogólnione w teorii atomistycznej opracowanej przez J. Daltona. Teoria ta nawiązywała

do starożytnej koncepcji struktury materii Demokryta i została przedstawiona w pracy J. Daltona „A New of Chemical Philosophy” Vol. 1—2, ogłoszonej w latach 1808—10. Podstawowym założeniem teorii atomistycznej było przyjęcie twierdzenia, iż materia jest zbudowana z elementarnych i niepodzielnych cząstek tzw. atomów, nie dających się rozłożyć ani fizycznie, ani chemicznie. Atomy tego samego pierwiastka wykazują te same własności chemiczne, jednakową masę i wielkość różniąc się tym od atomów innych pierwiastków. Podczas procesu łączenia się poszczególnych pierwiastków w określony związek chemiczny, atomy wiążą się ze sobą w ilościach wyrażających się liczbami całkowitymi. J. Dalton nie uwzględnił w swych rozważaniach, że pierwiastki mogą występować w formie cząsteczkowej, co w doświadczeniach dawało nieoczekiwane wyniki. Fakt ten docenił A. Avogadro (1776—1856), który w 1811 r. wprowadził pojęcie cząsteczki, jako najmniejszej ilości gazu wykazującej te same własności. Cząsteczki związków chemicznych mogą być zbudowane z różnych atomów. Ówcześni uczeni różnie ustosunkowali się do tych koncepcji np. J. Berzelius (1779—1848) popierał teorię J. Daltona, a J. L. Proust w oparciu o nią wysunął hipotezę, że wszystkie pierwiastki są zbudowane z atomów wodoru. Natomiast sam J. Dalton oraz ogół badaczy sceptycznie odnosili się do hipotezy A. Avogadro [2, 25]. Jeszcze w 1807 r. J. Berzelius zaproponował stosowanie pojęcia substancji organicznych dla produktów pochodzenia roślinnego i zwierzęcego oraz substancji nieorganicznej dla produktów mineralnych. Wiąże się to z jego poglądami witalistycznymi, w myśl których substancje wchodzące w skład żywych organizmów miałyby powstawać w nich wyłącznie pod wpływem tajemniczej siły tzw. „vis vitalis”, tylko podczas zachodzenia procesów życiowych. Miało to swe uzasadnienie w stwierdzonym podówczas eksperymentalnie fakcie, iż substancje te można było w laboratorium rozłożyć na związki prostsze, natomiast nie udawało się z tychże związków otrzymać substancji podobnych do występujących w przyrodzie ożywionej. J. Berzelius opracował teorię elektrochemicznej budowy związków chemicznych, w ramach której mógł on wytłumaczyć zasady tworzenia się prostych substancji mineralnych, natomiast struktura produktów pochodzenia roślinnego i zwierzęcego była zbyt skomplikowana, aby można ją było objaśnić przy pomocy tej teorii. W ten sposób doszło do rozgraniczenia chemii na nieorganiczną i organiczną, wzmacniając tendencje witalistyczne w dziedzinie nauk biologicznych. [2, 53]. Innym efektem tych tendencji, ujawniającym się zwłaszcza w naukach rolniczych, była tzw. teoria próchnicowa odżywiania się roślin sformułowana przez A. Thaera (1752—1828) w 1812 r. i ogłoszona w jego podręczniku „Grundsätze der rationellen Landwirtschaft”. Według tej teorii źródłem pokarmu dla roślin były substancje próchnicowe zawarte w glebie. Substancja organiczna roślin mogła powstawać tylko i wyłącznie z substancji próchnicowych, które dostarczały roślinom wszystkich niezbędnych do życia związków, natomiast substancje mineralne znajdujące w roślinach miały charakter przypadkowy. Miała ona niewątpliwie zalety dla praktyki rolniczej, na gruncie której powstała i utrzymywała się ona przez parę dziesiątków lat, mimo iż obalały ją nauki przyrodnicze. W momencie jej powstania popierali ją chemicy tej miary co J. Berzelius, H. Davy czy L. J. Gay-Lussac. Teoria próchnicowa przy-

czyniła się również do zahamowania badań nad procesem asymilacji dwutlenku węgla i innymi z nim związanymi przemianami w roślinach. W ten sposób w rozwoju badań nad odżywianiem się roślin został zakończony pewien etap charakteryzujący się przewagą rozważań teoretycznych, bowiem nowe podejście do tego zagadnienia, reprezentowane przez teorię próchnicową A. Thaera, miało aspekt wybitnie praktyczny i obliczony na bezpośredni efekt w rolnictwie. [4, 15, 45].

Zakończenie

Przedstawiony powyżej rozwój badań nad rolą Słońca w przyrodzie oraz odżywianiem się roślin, a zwłaszcza osiągnięcia trzech ostatnich dziesiątków lat XVIII i początku XIX wieku, umożliwiły poznanie tego procesu w ogólnych zarysach. Badania J. Priestley'a stwierdziły zdolność roślin do wydzielania tlenu, następnie J. Ingen-Housz zwrócił uwagę na niezbędność światła dla zachodzenia tego procesu, a eksperymenty J. Senebiera wykazały pobieranie dwutlenku węgla jako pokarmu, natomiast Th. de Saussure swoimi pracami nad uczestniczeniem wody dopełnił obrazu przemian w roślinach podczas pobierania pokarmów z powietrza i gleby. Wyniki tych badań pozwoliły na sformułowanie ogólnego równania wyrażającego zależność między substratami i produktami uczestniczącymi w tym procesie. Jako substraty występowały: dwutlenek węgla, woda i energia promienista Słońca, natomiast w formie produktów pojawiła się substancja organiczna i tlen. Równanie to przedstawia jedynie stan początkowy i końcowy procesu. Odkrycia te wraz z rezultatami prac z innych nauk przyrodniczych umożliwiły Jędrzejowi Śniadeckiemu opracowanie oryginalnej teorii życia, w której zagadnienie roli Słońca i roślin w przyrodzie zajmowało miejsce centralne, stanowiąc jedno z ówczesnych szczytowych osiągnięć w dziedzinie badań nad fotosyntezą. Odkrycie asymilacji dwutlenku węgla na świetle przez zielone części roślin z równoczesnym wydzieleniem tlenu oraz pobieraniem wody przez rośliny, określanego obecnie mianem procesu fotosyntezy, było kolejnym etapem wynikającym z rozwoju badań w zakresie fizjologii roślin. Odkrycie to wzbudziło zainteresowanie nie tylko wśród rolników jako wyjaśnienie procesu odżywiania się roślin, mogącego umożliwić zwiększenie plonów, lecz również u lekarzy zajmujących się problemami higieny, dla których proces wydzielania tlenu przez rośliny stwarzał perspektywę skutecznego odświeżania powietrza w pomieszczeniach mieszkalnych. Ten aspekt zagadnienia przyświecał także m. in. zainteresowaniom fizjologią roślin u samego odkrywcy fotosyntezy J. Ingen-Housza. Niestety te znakomite rezultaty badań nie mogły w pełni dać jeszcze praktyce rolniczej skutecznego narzędzia dla zwiększenia plonów, bowiem wymagały dalszych szczegółowych poszukiwań. Inną przyczyną był wzrost tendencji witalistycznych w naukach biologicznych, dlatego też nauka o odżywianiu się roślin, jako oparta na obserwacji i doświadczeniu, a zatem mająca wybitnie racjonalistyczny charakter została zahamowana w swym rozwoju. Najistotniejszym jednak powodem, dla którego dalszy postęp w badaniach na tym kierunku uległ stagnacji, było pojawienie się teorii próchnico-

wej A. Thaera, która zwracała szczególną uwagę na substancje organiczne zawarte w glebie. Przedstawione wyżej wyniki badań, tak eksperymentalnych jak i teoretycznych rozważań, zamykają pewien określony etap w poszukiwaniu wyjaśnienia zagadnienia odżywiania się roślin.

LITERATURA

- [1] Amsterdamski S., 1961, *Rozwój pojęcia pierwiastka chemicznego*, s. 215, Warszawa, PWN.
- [2] Asimov J., 1970, *Krótką historią chemii*. Z ang. przeł. R. Bugaj. s. 303, Warszawa, PWN.
- [3] Bugaj R., 1968, Michał Sędziwój (1566—1636), *Życie i pisma*, s. 327, tabl. 11. Wrocław, Ossolineum.
- [4] Czerwiński W., 1976, *Fizjologia roślin*, s. 605, W-wa, PWN.
- [5] Devlin R. M., Barker A. V., 1971, *Photosynthesis*, s. XIV, 304, New York Van Nostrand Reinhold.
- [6] Diderot D., 1958, *Dialogi filozoficzne*. Przekł. J. Kott. (W:) Diderot D., *Paradoks o aktorze...* Warszawa, Czytelnik, s. 163—80.
- [7] Dobrowolski J., 1968, *Biochemia, Wybrane zagadnienia w układzie programowanym*, s. 327, Szczecin, Wyd. Ucz. WSR.
- [8] Eichstaedt J., 1970, *Księga pierwiastków*, wyd. 2. s. 496, Warszawa, Wiedza Powsz.
- [9] Fedorowicz Z., 1974, *Dydaktyczne walory historii biologii*, (W:) *O nauczaniu historii nauki*. Praca zb. pod red. W. Osińskiej, s. 263—280, Wrocław, Ossolineum.
- [10] Gardner E. J., 1972, *History of Biology*, 3 Ed. s. VII, 464 Minneapolis Burgess Publ. Co.
- [11] Gomółka B., 1976, Jędrzej Śniadecki o roli roślin w przyrodzie, *Wszechświat*, 1976, nr 3, s. 57—61.
- [12] Gomółka B., 1970, *Poglądy na fotosyntezę w pracach Jędrzeja Śniadeckiego*, (W:) *Rzecz o Jędrzeju Śniadeckim*, Praca zbiorowa pod red. I. Stasiewicza, Warszawa, PWN, s. 80—97.
- [13] Gomółka B., 1975, *Poglądy Jędrzeja Śniadeckiego na naturę procesu fotosyntezy*, *Zesz. Nauk. UJ*. nr 395, *Prace Bot.* 3, s. 49—93, tabl. 1.
- [14] Gomółka B., 1974, *Związki Mikołaja Kopernika z botaniką*, *Wiad. Bot.* T. 18, nr 1, s. 23—35, tabl. 2.
- [15] Górski F., 1962, *Fizjologia roślin*, T. 1, s. 610, Warszawa, PWN.
- [16] Hill R., Whittingham C. P., 1958, *Photosynthesis*, 2-nd Ed. s. VII, 174, London Methuen.
- [17] Hryniewiecki B., 1949, *Zarys dziejów botaniki*, s. 150, Warszawa, PZWS.
- [18] Hubicki W., 1962, *Michael Sendivogius's Theory, its Origin and Significance in the History of Chemistry*. (W:) *Proceedings of the X Intern. Congr. of the History of Sciences*. Ithaca 26 VIII—2 IX 1962. Paris Hermann, s. 829—833.
- [19] Kasprzyk Z., 1958, *Historia badań nad fotosyntezą*, *Post. Biochem. R.* 4, nr 3, s. 313—320.
- [20] Krawiecka J., Kubikowski J., Opolński A., Rybka P., 1958, *W poszukiwaniu prawdy o Wszechświecie*, s. 198, Warszawa, Wiedza Powsz.
- [21] Kunicki-Goldfinger W., 1974, *Dziedzictwo i przyszłość*, s. 472, tabl. 6. Warszawa, PWN.
- [22] Markowski M., 1972, *Okresy rozwoju astronomii w Polsce w epoce przedkopernikańskiej*, *Studia Warmińskie* T. 9, s. 354—76.
- [23] Medvedovskij V., 1954, *Tlen*, s. 125, Warszawa, Wiedza Powsz.
- [24] Mergentaler J., 1977, *Dziury czy plamy*, *Urania* R. 48, nr. 11, s. 327—330.
- [25] *Metodyka...*, 1970, *Metodyka nauczania chemii*, Praca zbiorowa pod red. A. Bogdańskiej-Zarembiny, A. Hausbrandta, s. 370, Warszawa, PZWS.
- [26] Mille..., 1973, *Mille etun livres botaniques de la collection Arpad Plesch*. *Repertoire bibliographique*, s. 517, Bruxelles Arcades.
- [27] Nowacki E., Anioł A., 1976, *Nowe oblicze biologii*, s. 270, Warszawa, NK.

- [28] Nowotny-Mieczynska A., 1976, Fizjologia mineralnego żywienia roślin, wyd. 2, s. 483, Warszawa PWRiL.
- [29] Ostachowski E., 1959, Jędrzej Śniadecki w dziejach nowożytnej myśli przyrodniczej, *Życie i Myśl*, R. 9, nr 5—6, s. 82—94.
- [30] Piech T., 1976, Wkład polskich fizyków do nauki światowej, (W:) Wkład Polaków do kultury świata, Lublin, T. N. KUL. s. 406—421.
- [31] Pietruska-Madej E., 1969, Sens i metoda odkryć A. L. Lavoisiera, *Problemy*, R: 1969 nr 6. s. 349—54.
- [32] Płochocki Z., 1966, Rozwój poglądów na naturę światła, s. 183, Warszawa, PZWS.
- [33] Reed H. S., 1949, Jan Ingen-Housz — Plant Physiologist, with a History of the Discovery of Photosynthesis, *Chronica Botanica*, vol. 11, 1943, No. 5—6, s. 285—396.
- [34] Rybka E., 1972, Cztery wieki rozwoju myśli kopernikańskiej, s. 327, Warszawa, PWN.
- [35] Rybka E., 1968, The Influence of the Cracow Intellectual Climate of the End of the Fifteenth Century Upon the Origin of the Heliocentric System, *Vistas in Astronomy*, Vol. 9: 1968, s. 165—169.
- [36] Rybka E., 1973, Związki Mikołaja Kopernika z Krakowem, *Nauka Polska*, R. 1973, nr. 2, s. 54—60.
- [37] Salisbury F. B., Ross C., 1975, Fizjologia roślin, s. 835, Warszawa, PWN.
- [38] Schnayder J., 1961, (Wstęp do:) Teofrast: Badania nad roślinami, s. 386, Oddz. PAN w Krakowie.
- [39] Sędziwój M., 1971, Traktat o kamieniu filozoficznym, Z łac. przełożył, wstępem i koment. opatrzył R. Bugaj, s. 427, Warszawa, PWN.
- [40] Siemion Z., 1968, Mikołaja Kopernika stanowisko w sporze o naturę ognia, *Kwart. Hist. Nauki i Tech.*, R. 13, s. 567—579.
- [41] Simons J. P., 1976, Fotochemia i spektroskopia, s. 442, Warszawa, PWN.
- [42] Skarżyński B., 1952, (Komentarz do:) Jędrzej Śniadecki: Wybór pism naukowych i publicystycznych, s. 448, Warszawa, PWN.
- [43] Stasiewicz-Jasiukowa I., 1975; Trzy konfrontacje, *Przeszłość-przyszłości*, Warszawa, PWN. s. 63—67.
- [44] Stefanowski B., 1963, Pojęcie ciepła w rozwoju historycznym, s. 128, Warszawa, WNT.
- [45] Strebeyko P., 1974, Czym żywi się roślina, s. 377, Warszawa, PWN.
- [46] Strebeyko P., 1970, Wymiana gazowa u roślin, s. 176, Warszawa, PWRiL.
- [47] Szweykowska A., Szweykowski J., 1975, Botanika, Podręcznik dla szkół wyższych, wyd. 2, s. 730, Warszawa, PWN.
- [48] Theophrastus . 1866, *Opera quae supersunt, omnia....*, Ed. E. Wimmer. s. XXVIII, 547, Paris Didot.
- [49] Twardowski M., 1970, Słońce w architekturze, wyd. 3. s. 296, tabl. 24. Warszawa, Arkady.
- [50] Van Leeuwen H. G., 1963, The Problem of Certainty in English Thought (1630—1690). With a preface by R. H. Popkin. s. XV, 189 The Hague M. Nijhof.
- [51] Villeé C. A., 1970, *Biologia*, wyd. 3, s. 1010, Warszawa, PWRiL.
- [52] Wawiłow S., 1952, *Oko i Słońce*, s. 144, Warszawa, KiW.
- [53] Wawrzyczek W., 1959, Twórcy chemii, s. 59, Warszawa, PWT.
- [54] Wiesner J., 1905, Jan Ingen-Housz, Sein Leben und sein Werken als Naturforscher und Arzt, s. X, 252, Wien C. Konegen.
- [55] Zacharewicz W., 1975, Jędrzej Śniadecki, His Life and Scientific Work. English Transl. by A. Płonka, s. 44, tabl. 1, Warszawa, PWN.

Adres autora:

MGR BOLESŁAW GOMÓŁKA

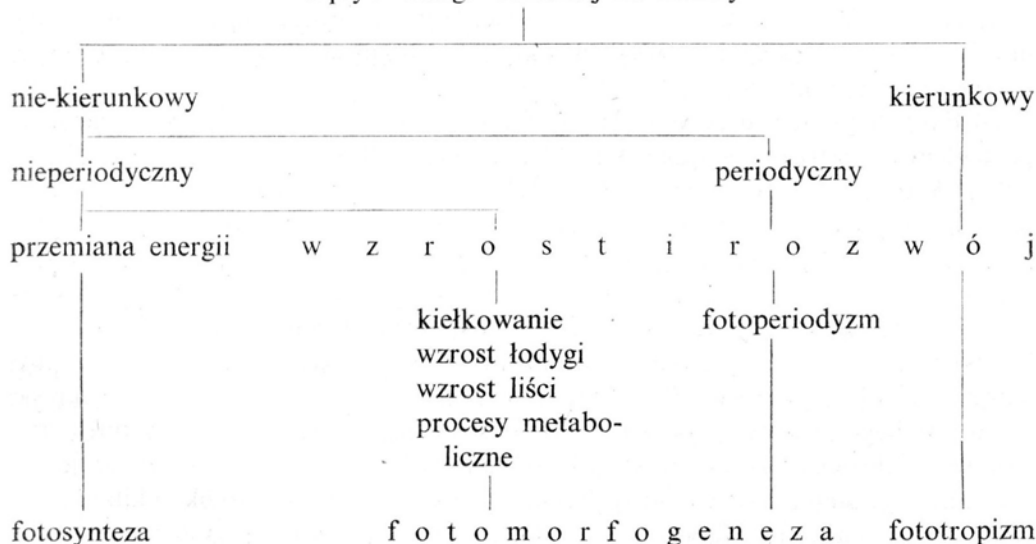
Uniwersytet Jagielloński, Biblioteka Jagiellońska, al. Mickiewicza 22, 30-059 Kraków

JAN KOPCEWICZ

ROLA FITOCHROMU WE WZROŚCIE I ROZWOJU ROŚLIN

Energia świetlna jest jednym z najważniejszych czynników warunkujących przebieg procesów życiowych. Wpływ jej na organizmy roślinne jest bardzo zróżnicowany. Ogólnie znane jest wykorzystanie energii słonecznej przez system chlorofilowy w celu syntezy związków organicznych. Światło odgrywa jednak również decydującą rolę w procesach wzrostu i rozwoju roślin. Zasadnicze przejawy wpływu światła na rośliny przedstawić można następująco:

Wpływ energii świetlnej na rośliny



Wiadomo jest, że receptorem światła w procesie fotosyntezy jest układ chlorofilowy, zaś w fototropizmie rolę tę spełniają karotenoidy oraz ryboflawina (Galston 1974). Przez długi okres czasu brak jednak było bliższych danych odnośnie do receptora światła w procesach fotomorfogenezy. Koncepcja obecności u roślin

specyficznego fotoreceptora w tych procesach powstała w wyniku porównania widm czynnościowych szeregu procesów fizjologicznych: kiełkowania nasion (Borthwick i in. 1952), de-etiolacji siewek (Parker i in. 1949, Borthwick i in. 1951), stymulacji i inhibicji zakwitania u roślin dnia krótkiego i długiego (Parker i in. 1945, Parker i in. 1946, Borthwick i in. 1952a), rozwoju chloroplastów (Witthrow i in. 1957, Virgin 1958) oraz biosyntezy flawonoidów (Siegelman, Hendricks 1957, 1958). Widma czynnościowe tych wszystkich procesów wykazują maksimum w czerwonej części widma świetlnego w długościach fal zbliżonych do 660 nm. Stymulacyjny wpływ światła czerwonego zostaje zniwelowany działaniem dalekiej czerwieni z maksimum aktywności w zakresie około 730 nm. Postawiono więc hipotezę o istnieniu w tkankach roślinnych systemu barwnikowego, nazwanego fitochromem, którego dwie formy (P_R i P_{FR}) wzajemnie w siebie mogą przechodzić pod wpływem bliskiej (E_{\max} 660 nm) i dalekiej (E_{\max} 730 nm) czerwieni (Borthwick i in. 1952).



Hipoteza ta została potwierdzona przez Butlera i in. (1959), którzy wykazali obecność fitochromu w etiolowanych siewkach kukurydzy. W latach następnych wykazano uniwersalność występowania fitochromu w świecie roślin. Obecność jego stwierdzono u roślin ze wszystkich głównych grup taksonomicznych a wyjątkiem grzybów (Borthwick 1972). Stwierdzono jednocześnie, że podwyższone ilości fitochromu występują w młodych, aktywnie rosnących częściach roślin (Briggs, Siegelman 1965).

Badania fizyko-chemicznych właściwości fitochromu wykazały, że jest on chromoproteidem o ciężarze cząsteczkowym zbliżonym do 120 000 daltonów (Correll i in. 1968, Walker, Bailey 1970). Grupa chromoforowa jest otwartym łańcuchem tetrapirolowym (Rüdiger 1972), zbliżonym do fikocyjanobiliny. Widma absorpcyjne fitochromu P_R i P_{FR} pokrywają się w pewnym zakresie (Butler i in. 1964). Powoduje to, że w warunkach określonego promieniowania powstaje stan równowagi stacjonarnej, charakteryzujący się odpowiednim stosunkiem stężeń obu form fitochromu. Przy naświetlaniu rośliny światłem w zakresie 660 nm około 80% całej ilości fitochromu przechodzi w formę P_{FR} . Forma ta jednak nie jest stała w dłuższym okresie czasu i podlega procesom konwersji albo destrukcji. Przy napromieniowaniu roślin światłem dalekiej czerwieni (powyżej 700 nm) tylko 3% fitochromu znajduje się w formie P_{FR} . Stan fotostacjonarny fitochromu ustala się bardzo szybko i kilkuminutowe napromieniowanie dawkami o średniej gęstości kwantowej wystarcza do jego powstania (Pratt, Briggs 1966).

Sprawy budowy, lokalizacji wewnątrzkomórkowej, konwersji oraz mechanizmu działania fitochromu zostały omówione szczegółowo uprzednio (Kopciewicz 1979.) W związku z tym artykuł niniejszy poświęcony jest fizjologicznym aspektom roli systemu fitochromowego w procesach wzrostu i rozwoju roślin.

Nisko- i wysoko-energetyczne reakcje fitochromu

Badania nad fizjologiczną rolą fitochromu prowadzone są w celu poznania korelacji między zawartością i właściwościami fitochromu a intensywnością przebiegu reakcji fotomorfogenetycznych u roślin. Fotoodwracalność regulacji danego procesu jest jednocześnie wskaźnikiem udziału fitochromu jako regulacyjnego systemu absorbującego energię promienistą. W chwili obecnej wiadomo, że fitochrom jest głównym układem absorpcyjno-regulacyjnym w zjawiskach fotomorfogenezy. W zależności od charakteru procesu rozwojowego wyróżnić można dwa zasadnicze przejawy działalności systemu fitochromowego, a mianowicie tzw. reakcje nisko-(LER) oraz wysokoenergetyczne (HER).

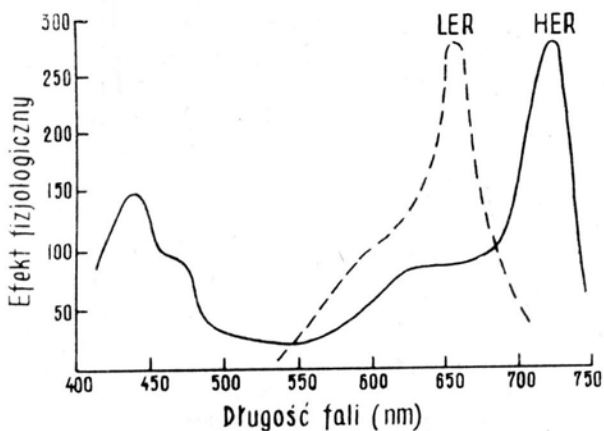
Reakcje nisko-energetyczne dotyczą antagonistycznego działania niskich natężeń światła czerwonego oraz dalekiej czerwieni. Reakcje te przebiegają bardzo intensywnie przy krótkich naświetleniach niskim natężeniem światła rzędu 1—1000 Jm² (Furuya 1968). Większość tej energii jest ponadto rozproszona i zaabsorbowana przez inne systemy barwnikowe, przede wszystkim protochlorofil i chlorofil. Sam fitochrom pobiera więc bardzo małe ilości energii, wystarczające jednak do przeprowadzenia określonych reakcji fotomorfogenetycznych. Typowymi przykładami nisko-energetycznych reakcji fitochromu są: kiełkowanie nasion, wzrost łodyg i liści oraz cały szereg zmian natury metabolicznej. W tabeli I przedstawiono listę procesów kontrolowanych przez nisko-energetyczne reakcje fitochromu. Aby określony proces zaliczyć można było do tej grupy reakcji, spełniać on powinien trzy zasadnicze kryteria: 1) czerwień i daleka czerwień działać winny antagonistycznie, 2) widmo czynnościowe procesu winno posiadać maksima w długościach fal zbliżonych do 660 i 730 nm, 3) saturacja procesu zachodzi przy krótkotrwałych działaniach światła o niskim natężeniu. Zaznaczyć trzeba jednak, że udział reakcji nisko-energetycznych w regulacji danego procesu rozwojowego nie wyklucza udziału reakcji wysoko-energetycznych. Te dwa typy reakcji zazwyczaj współuczestniczą w kontroli fotomorfogenezy.

Typowe reakcje nisko-energetyczne fitochromu, jak zresztą wszystkie procesy biologiczne, podlegają pewnym modyfikacjom i zmianom, specjalnie w aspekcie długości działania światła w celu otrzymania maksymalnego efektu morfogenetycznego. Bardzo często obserwuje się również sytuację, że jedno pojedyncze działanie światłem o określonej energii jest mniej aktywne niż rozbitcie tego okresu na krótkie błyski w przeciągu dłuższego czasu (Hillman, Purves 1966). Zjawisko to wiąże się z drugim przejawem działalności systemu fitochromowego w zakresie tzw. reakcji wysoko-energetycznych. Mohr (1957) obserwując wpływ światła na wzrost liścieni gorczycy stwierdził, że proces ten znajduje się pod kontrolą systemu fitochromowego. Czerwień powodowała wzrost liścieni, zaś daleka czerwień, zastosowana bezpośrednio po czerwieni, niwelowała ten efekt. Sytuacja taka występuje jednak tylko wyłącznie w wypadku krótkotrwałego naświetlania daleką czerwienią. Jeśli naświetlanie daleką czerwienią przedłużyć, to nie tylko nie odwróci się wpływu światła czerwonego, ale uzyska się wyraźną stymulację wzrostu liścieni. Widmo czynnościowe reakcji nisko-energetycznych i wysoko-energetycznych w procesie wzrostu liścieni

Niekóre przejawy reakcji nisko-energetycznych fitochromu (+ pobudzenie, — hamowanie)

Fotoreakcja	Wpływ światła czerwonego	Badane rośliny
1	2	3
Nienaczyniowe rośliny niższe		
Kielkowanie oospor	+	<i>Chara</i>
Wydłużanie komórek	+	<i>Chara</i>
Wytwarzanie bocznych odgałęzień	+	<i>Mougeotia</i>
Kielkowanie spor	+	<i>Ceratodon, Dicranum</i>
Ilość komórek w nitce glonu	+	<i>Ceratodon, Dicranum</i>
Tempo wzrostu plechy	+	<i>Marchantia, Sphaerocarpos</i>
Wielkość chloroplastów	—	<i>Polytrichum</i>
Tempo podziału chloroplastów	+	<i>Polytrichum</i>
Ruchy chloroplastów	+	<i>Mougeotia, Mesotaenium</i>
Zawartość chlorofilu	+	<i>Marchantia</i>
Paprotniki		
Kielkowanie spor	+	<i>Osmunda</i>
Wzrost ryzoidów	+	<i>Onoclea</i>
Wzrost pędu	—	<i>Onoclea</i>
Nagozałążkowe		
Kielkowanie nasion	+	<i>Pinus</i>
Zagięcie hypokotylu	+	<i>Picea</i>
Wzrost wydłużeniowy łogygi	—	<i>Picea</i>
Okrytozałążkowe		
Kielkowanie nasion	+	<i>Anagallis, Chenopodium, Lactuca</i> i inne
Kielkowanie nasion	—	<i>Eragrostis</i> i inne
Tempo wzrostu wydłużeniowego	—	<i>Pisum, Phaseolus</i> i inne
Ilość liści	—	<i>Secale</i>
Długość liści	+	<i>Pisum, Phaseolus</i>
Wielkość liści	+	<i>Pisum, Phaseolus</i>
Tempo wzrostu koleoptyla nieuszkodzonego	—	<i>Oryza</i>
Tempo wzrostu wycinka koleoptyla	+	<i>Avena</i>
Tempo wzrostu mezokotylu	—	<i>Avena</i>
Długość korzeni	+	<i>Lemma</i>
Hyponastyczny ruch blaszki liściowej	+	<i>Hyoscyamus</i>
Reakcje geotropiczne	+	<i>Avena, Sinapsis</i>
Reakcje geotropiczne	—	<i>Zea</i>
Reakcje fototropiczne	—	<i>Zea</i>
Reakcje fotoperiodyczne-rośliny dnia krótkiego	—	<i>Xanthium, Pharbitis</i>
Reakcje fotoperiodyczne-rośliny dnia długiego	+	<i>Hyoscyamus, Hordeum</i>
Stabilizacja stanu jaryzacji	+	<i>Secale</i>
Transport sacharozы	+	<i>Pisum</i>
Rozpad skrobi	+	<i>Zea</i>
Sucha masa	+	<i>Pisum, Zea</i>

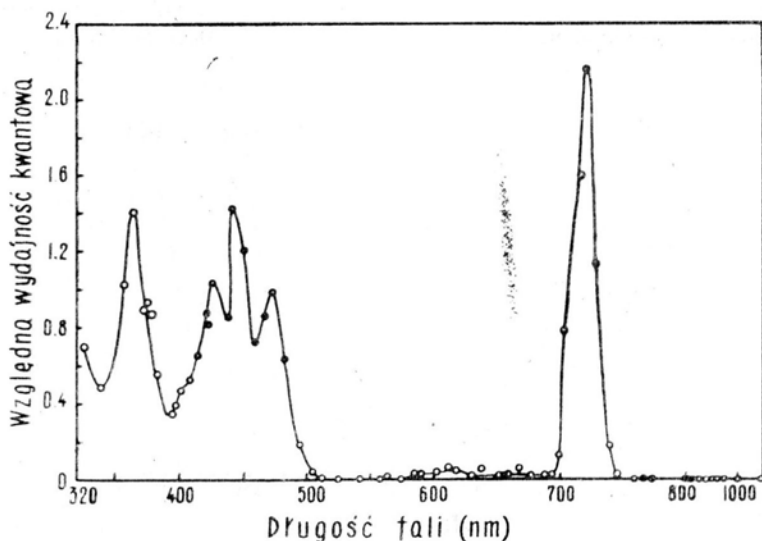
1	2	3
Zawartość białka	+	<i>Sinapsis</i>
Biosynteza antocjanów	+	<i>Brassica, Sinapsis</i>
Biosynteza flawonoidów	+	<i>Pisum</i>
Biosynteza karotenoidów	+	<i>Pisum, Zea</i>
Zawartość chlorofilu	+	<i>Pisum, Pinus</i> i inne
Zawartość kwasu askorbinowego	+	<i>Fragaria</i>
Stężenie ATP	+	<i>Avena, Phaseolus</i>
Aktywności enzymów	+, -	<i>Sinapsis, Pisum</i> i inne
Potencjał elektryczny cytomembran	+	<i>Phaseolus, Avena</i>



Ryc. 1. Widmo czynnościowe reakcji nisko- (LER) i wysoko-energetycznych (HER) fitochromu we wzroście liścieni gorczycy

gorczycy przedstawione jest na ryc. 1. Podobną sytuację stwierdzono w przypadku kiełkowania nasion (Mohr, Appuhn 1963), wzrostu pędu i liści (Mohr, Wehrung 1960, Mohr 1966), syntezy antocjanów (Mohr 1957), kwasów nukleinowych i białek (Weidner i in. 1965) oraz zmianach w aktywnościach enzymów (Durst, Mohr 1966, Oelze-Karow i in. 1970). Hartmann (1966) badał szczegółowo mechanizm reakcji wysoko-energetycznych w inhibicji wzrostu hypokotylu sałaty. Widmo czynnościowe tego procesu przedstawione jest na ryc. 2. Widmo wskazuje, że w przypadku długotrwałego naświetlania aktywne jest światło w zakresie około 720 nm oraz światło niebieskie (poniżej 500 nm). Hartmann (1966) wykazał jednocześnie, że aktywnemu pasmu w zakresie 720 nm odpowiada stan fotostacjonarny fitochromu przy około 3% $P_{FR}/P_{FR} : P_{calc.} = 0,03$. W wypadku kiełkowania nasion sałaty najbardziej sprzyjająca fotorównowaga dla reakcji wysoko-energetycznej występuje przy stosunku $P_{FR} : P_{calc.} = 0,10$. Wyniki tych obserwacji można zrozumieć jedynie przy założeniu, że w warunkach długotrwałego napromieniania fitochrom jest najbardziej aktywny wówczas, gdy stosunek P_{FR} do jego całkowitej ilości jest niski. Ten stan równowagi utrzymywać się może w ciągu długiego okresu czasu. Reakcje wysoko-energetyczne wykazują charakterystyczną zależność od

intensywności światła (Hartmann 1966, Wagner, Mohr 1966), podczas gdy fotorównowaga (stan fotostacjonarny) systemu fitochromowego przy określonej długości fal nie zależy od intensywności światła. Hartmann (1966) udowodnił, że na przebieg reakcji wysoko-energetycznych wpływa zarówno fotorównowaga, jak i całkowita absorpcja kwantów przez system fitochromowy. Aktywność fizjologiczna fitochromu zależy więc od stanu fotostacjonarnego oraz od intensywności światła,



Ryc. 2. Widmo czynnościowe reakcji wysoko-energetycznych fitochromu w hamowaniu wzrostu hypocotyli sałaty

a więc absorpcji kwantów przez barwnik. Wiadomo jest, że przy ciągłym napromienianiu roślin daleką czerwiecią zawartość fitochromu P_{FR} , aczkolwiek niska, pozostaje jednak stała przez długi okres czasu. Przy ciągłym napromienianiu roślin czerwiecią zawartość fitochromu P_{FR} , początkowo wysoka, spada jednak w miarę upływu czasu w sposób liniowy, osiągając w końcu określony stan fotostacjonarny. Mechanizm reakcji wysoko-energetycznych związany jest więc z długotrwałą obecnością niskiego stacjonarnego stężenia aktywnej formy fitochromu P_{FR} . Stan fotostacjonarny ustala się już po kilku minutach naświetlania daleką czerwiecią, a jego efektywność jest funkcją natężenia światła.

W reakcjach wysoko-energetycznych aktywne jest również światło niebieskie (ryc. 2). Wiadomo jest, że światło niebieskie, aczkolwiek dużo mniej aktywne aniżeli czerwone, to jednakże może również wpływać na fotokonwersje fitochromu (Butler i in. 1964, Pratt, Briggs 1966). Z drugiej strony jednak, obecności u roślin innego jeszcze fotoreceptora aktywnego w reakcjach wysoko-energetycznych wykluczyć nie można (Grill 1968).

Mechanizm reakcji wysoko-energetycznych związany jest więc z istnieniem w roślinie przez długi okres czasu niskiego stężenia aktywnej formy fitochromu P_{FR} . Dla różnych procesów fizjologicznych stosunek P_{FR} do $P_{całk.}$ jest różny. Optimum działania fitochromu wymaga jednak, aby stosunek P_{FR} do całkowitej ilości fitochromu był niski.

Rozróżnienie udziału fitochromu w reakcjach nisko- i wysoko-energetycznych na podstawie doświadczeń z użyciem światła monochromatycznego, nie jest tylko rozważaniem teoretycznym. Rośliny rosnące w naturalnych środowiskach stykają się bowiem z obu przejawami działania światła. Reakcje nisko-energetyczne zachodzą bardzo szybko pod wpływem już krótkotrwałych ekspozycji światła, czego wynikiem jest ustanowienie w roślinie odpowiedniego stanu fotostacjonarnego fitochromu. Stan ten ulega jednak szybkim zmianom, czego powodem jest fotokonwersja ewentualnie destrukcja P_{FR} . W warunkach naturalnych roślina styka się z długimi okresami działania światła słonecznego o zmieniającym się widmie świetlnym i zawartości w nim czerwieni oraz dalekiej czerwieni. Reakcje niskoenergetyczne współistnieją więc razem z reakcjami wysoko-energetycznymi. Jest jednocześnie charakterystyczne, że najbardziej optymalną kompozycją światła dla wzrostu roślin jest mieszanina fal z zakresu czerwieni i niebieskiej części widma. Wiadomo również, że czerwona część widma winna być szczególnie wyważona, gdyż dodatek dalekiej czerwieni (ponad 700 nm), podnosi wyraźnie wydajność poszczególnych procesów wzrostu i rozwoju np. wzrostu pędu czy zakwitania roślin długodniowych. Godnym podkreślenia jest również, że światło słoneczne padając na rośliny żyjące w skupiskach jest specyficznym filtrowane przez liście. Większość światła czerwonego oraz niebieskiego jest pochłaniana przez chlorofil. Konsekwencją tego jest sytuacja, że przefiltrowane światło jest bogate w fale z zakresu dalekiej czerwieni i docierając do roślin rosnących głębiej powoduje w nich obniżenie się ilości P_{FR} w stosunku do całości fitochromu. Skutki tego stanu rzeczy mogą być różnorodne. Może to powodować wystąpienie określonych reakcji wysoko-energetycznych. Z drugiej strony, przez obniżenie poziomu P_{FR} a podwyższenie w tkankach ilości P_R powodować może np. efekt szybkiego wzrostu tych roślin, aż do momentu przedostania się na wolną przestrzeń, gdzie padające światło słoneczne o normalnym składzie widmowym spowoduje ponowne zahamowanie nienaturalnego wzrostu elongacyjnego.

Wszystkie omówione powyżej dane świadczą, że oba przejawy działalności fitochromu, a więc reakcje nisko- i wysoko-energetyczne, leżą u podstaw zrozumienia mechanizmów fotomorfogenezy. Przewaga określonych długości fal w widmie słonecznym, jak również czasokres trwania określonych sytuacji spektralnych są czynnikami kontrolującymi wzrost i rozwój roślin.

Kontrola kiełkowania nasion

Kiełkowanie nasion było jednym z pierwszych procesów, w którym zauważono regulacyjny wpływ światła. Wszystkie nasiona podzielono jednocześnie na pozytywne i negatywnie fotoblastyczne oraz nefotoblastyczne. Badania nad udziałem fito-

chromu w regulacji kiełkowania nasion fotoblastycznych rozpoczęły się obserwacjami Flinta i McAllistera (1935, 1937), odnośnie różnego wpływu czerwieni i dalekiej czerwieni na kiełkowanie nasion sałaty. Szereg badaczy potwierdziło te dane i wykazano, że kiełkowanie nasion fotoblastycznych jest regulowane poprzez system fitochromowy (Rollin 1972). Dalsze badania doprowadziły do stwierdzenia że kiełkowanie również i nasion nefotoblastycznych podlega kontroli fitochromowej (Rollin 1972).

Drugim regionem spektralnym, oprócz czerwieni, który jest aktywny w procesie kiełkowania jest obszar niebieski w zakresie 400—500 nm. Istnieją doniesienia o inhibicji ewentualnie stymulacji kiełkowania przez światło niebieskie u szeregu nasion fotoblastycznych (Borthwick i in. 1952. Evenari i in. 1957). Dowodów odnośnie do udziału światła niebieskiego w reakcjach regulowanych przez fitochrom dostarczyły wyniki Blacka i Wareinga (1958), którzy wykazali, że światło niebieskie odwraca stymulujące efekty światła czerwonego w kiełkowaniu nasion. Światło niebieskie działa więc podobnie jak daleka czerwień, będąc jednak pod względem kwantowym dużo mniej aktywne. Z drugiej strony, światło niebieskie razem z daleką czerwinią bierze udział w reakcjach wysoko-energetycznych fitochromu, występujących w procesie kiełkowania nasion.

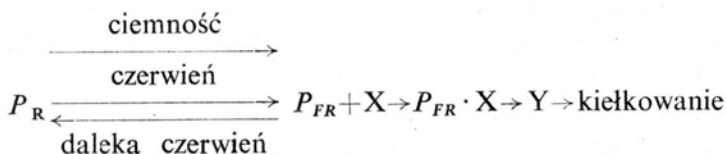
Wrażliwość nasion na działanie światła zmienia się w trakcie pęcznienia nasion. Nasiona sałaty odm. Grand Rapids maksimum fotowrażliwości wykazują po około 8 godzinach imbibicji, po czym dochodzi do spadku wrażliwości (Evenari, Neuman 1953). Pomiędzy różnymi gatunkami fotoblastycznymi istnieją jednak duże różnice i np. nasiona *Oryzopsis miliacea* uzyskują bardzo szybko wysoki poziom fotowrażliwości, który utrzymuje się następnie przez 28 dni (Koller, Negbi 1959). W przypadku nasion *Nigella* (Isikawa 1957) i *Phleum pratense* (Maier 1933), światło czerwone zastosowane podczas pierwszych 30 godzin pęcznienia podwyższa ilość skielkowanych nasion w ciemności, podczas gdy stosowane później powoduje inhibicję kiełkowania. Wrażliwość tych nasion na światło utrzymuje się na wysokim poziomie przez okres 3—5 dni. Tak więc wrażliwość nasion na światło jest skomplikowaną funkcją czasu trwania imbibicji oraz jakości i natężenia promieniowania.

Typowa fotoodwracalność regulacji kiełkowania pod wpływem czerwieni i dalekiej czerwieni występuje u nasion pozytywnie fotoblastycznych. U nasion, które mogą kiełkować w ciemności (negatywnie fotoblastyczne i nefotoblastyczne) proces kiełkowania zahamować można działaniem dalekiej czerwieni, a efekt ten zniwelować można działaniem światła czerwonego (Mancinelli i in. 1966, Yaniv i in. 1967, Mancinelli i in. 1967, Kendrick, Frankland 1968, Rollin 1972). Wynika z tego, że nasiona kiełkujące w ciemności mają zdolność ciemniowej syntezy P_{FR} (odwrotna rewersja). Naświetlanie daleką czerwinią takich nasion przeprowadza fototransformację fitochromu do formy P_R , czego wynikiem jest zahamowanie kiełkowania. Następnie zastosowanie światła czerwonego prowadzi do resyntezy P_{FR} , reaktywując zdolność nasion do kiełkowania. Wszystko to jednocześnie świadczy o tym, że fitochrom P_{FR} jest zarówno u nasion foto- jak i nefotoblastycznych, odpowiedzialny za zajście procesu kiełkowania. Różnica między nasionami potrzebującymi do kiełkowania światła i nasionami kiełkującymi w ciemności doty-

czyłaby zatem tylko poziomowi fitochromu P_{FR} . Nasiona kiełkujące w ciemności zawierają znaczne ilości P_{FR} , toteż zadziałanie daleką czerwienią hamuje proces kiełkowania. Nasiona pozytywnie fotoblastyczne charakteryzują się w ciemności brakiem względnie bardzo niskim poziomem P_R i dlatego niezbędne jest naświetlenie tych nasion światłem czerwonym przeprowadzającym fotokonwersję P_R w P_{FR} .

Fakt, że u mogących kiełkować w ciemności nasion fitochrom jest głównie w formie P_{FR} , jest w wyraźnej sprzeczności z sytuacją u etiolowanych siewek, gdzie występuje on przede wszystkim w formie P_R (Clarkson, Hillman 1967). Wykazano jednocześnie, że odwrotna rewersja, czyli ciemniowa synteza P_{FR} , zachodzi w początkowych okresach imbibicji nasion, później zaczyna przeważać powstawanie P_R , czyli powstaje sytuacja typowa dla siewek (Kendrick i in. 1969). Niektórzy autorzy sądzą, że opisane efekty potwierdzają sugestie o istnieniu różnych populacji fitochromu. Powstający w nasionach fitochrom byłby odpowiednikiem małej „aktywnej” frakcji fitochromu w etiolowanych siewkach (Hillman 1967). Wydaje się więc, że występujący w nasionach fitochrom P_{FR} , różni się od fitochromu P_{FR} występującego w siewkach i roślinach dorosłych. Charakter tych różnic nie jest jednak jeszcze znany.

Wszystkie dane świadczą więc, że fitochrom P_{FR} jest odpowiedzialny za proces kiełkowania u wszystkich nasion. Stymuluje on przebieg reakcji metabolicznych, których efektem jest powstanie z określonego substratu (X) specyficznego produktu (Y), katalizującego przebieg procesu kiełkowania. Wydaje się, że w ogólnych zarysach przebieg zdarzeń wygląda następująco:



Interesujące jest dlaczego pewne populacje tego samego gatunku nasion kiełkują w ciemności, podczas gdy inne wymagają naświetlenia. McCullough i Shropshire (1970) wykazali, że czynnikiem determinującym jest jakość światła padającego na roślinę w okresie dojrzewania nasion. Nasiona dojrzewające na świetle zawierającym dużo czerwieni, zazwyczaj dobrze kiełkują w ciemności. Nasiona dojrzewające w okresie dużej zawartości dalekiej czerwieni, zdolności kiełkowania w ciemności nie posiadają.

Czynnik świetlny w procesie kiełkowania nasion może być zastąpiony działaniem niektórych substancji hormonalnych. Sugeruje to korelacje między fitochromem i hormonami. Problem ten dotyczy jednak bezpośrednio mechanizmu działania fitochromu i dyskutowany był uprzednio (Kopcewicz 1979).

Kontrola wzrostu i rozwoju siewek

Went (1941) stwierdził, że działanie światła na etiolowane siewki grochu prowadzi do zahamowania wzrostu starszych międzywęźli oraz zwiększenia powierzchni liści. Parker i in. (1949) wykazali, że najbardziej aktywne w tych procesach jest

światło czerwone, zaś daleka czerwień prowadzi ponownie do etiolacji. Bort-hwick i in. (1951) stwierdzili, że podobne widmo czynnościowe występuje przy inhibicji wzrostu siewek jęczmienia. W latach następnych cały szereg autorów (Fredericq, De Greef 1972) potwierdziło te dane w doświadczeniach na różnych roślinach. Wydaje się nie być więc wątpliwości, że fitochrom jest głównym systemem regulacyjnym procesów wzrostu wegetatywnego siewek. Dane te sugerują jednocześnie, że podwyższony poziom P_{FR} prowadzi do zahamowania wzrostu elongacyjnego pędu, stymulacji procesów wzrostowo-rozwojowych liści oraz całego szeregu zmian natury biochemicznej (Fredericq, De Greef 1972). Odnosi się to przede wszystkim do roślin dwuliściennych, bowiem u jednoliściennych wyraźnego wpływu światła na wzrost liści nie stwierdzono (Mac Dougal 1903).

Powstało więc pytanie, w jaki sposób światło poprzez system fitochromowy reguluje wzrost i rozwój poszczególnych organów młodych roślin. Badania wykazały, że światło wpływa zarówno stymulująco, jak i hamująco na podziały oraz wydłużanie się komórek w poszczególnych organach siewek (Fredericq, De Greef 1972). Określony efekt fotomorfogenetyczny zależy od organu oraz stanu fizjologicznego rośliny (Thomson 1951). Ze względu na fakt, że podobne efekty jak światło daje również aplikacja niektórych substancji wzrostowych (Fredericq De Greef 1972), a jednocześnie pod wpływem światła dochodzi do zmian w zawartości endogennych hormonów (Black, Vlitos (1972), wydaje się możliwe, że pomiędzy fitochromem a systemem hormonalnym istnieją ściśle współzależności w regulacji wzrostu i rozwoju siewek. Jest interesujące, że poszczególne organa siewek reagują różnie na światło czerwone. Nie ma jednak aktualnie żadnych konkretnych podstaw do jednoznacznego przyjęcia, że łodyga i liście zawierają różne populacje fitochromu P_{FR} .

Przyjmując zatem jednorodność fitochromu założyć trzeba, że kierunek reakcji zależy od specyficznego stanu różnicowania poszczególnych komórek i tkanek, co uwarunkowane jest historią komórki, a więc jej poprzednim rozwojem przed wytworzenie się aktywnej formy fitochromu (Mohr 1972). W myśl takiego założenia P_{FR} działa tylko jako bodziec, nie decydując o specyficzności reakcji. Mohr (1966) w badaniach na siewkach gorczycy podzielił inicjowane przez P_{FR} reakcje na 3 kategorie: dodatnie, ujemne i złożone. Reakcja dodatnia charakteryzuje się inicjacją lub przyspieszeniem procesów syntezy lub wzrostu np. synteza antocjanów lub powiększenie się liścieni. Reakcja ujemna charakteryzuje się inhibicją procesów wzrostowych (łodygi, szyjki korzeniowej, lub innych procesów fizjologicznych np. translokacji). Reakcja złożona wykazuje najpierw inhibicję a następnie stymulację określonego procesu fizjologicznego. Przykładem takiej złożonej reakcji może być regulacja poprzez P_{FR} natężenia pobierania tlenu przez liścienie. Mohr (1974) zakłada więc możliwość zróżnicowanego działania P_{FR} w różnych tkankach, komórkach a nawet w obrębie jednej komórki. Wyjaśnienie tej sprawy jest kwestią przyszłości.

Badano również metabolizm fitochromu w etiolowanych siewkach. Siewki takie charakteryzują się podwyższonymi ilościami barwnika, stanowiąc najlepszy materiał

do izolacji fitochromu. W rosnących w ciemności siewkach fitochrom znajduje się w stabilnej formie P_R . Ilość barwnika rośnie początkowo wraz ze wzrostem świeżej masy rośliny (Correll, Shropshire 1968, Kendrick, Frankland 1969). Powiększanie się całkowitej zawartości fitochromu, jest ograniczone jednak do pierwszych okresów intensywnego wzrostu siewek. W miarę upływu czasu zawartość fitochromu wykazuje tendencje spadkowe (McArthur, Briggs 1970). Bardzo mało wiadomo na temat biosyntezy fitochromu w siewkach. Obecność barwnika w rosnących siewkach może być wynikiem syntezy *de novo*, zarówno części chromoforowej jak i białkowej (Correll, Shropshire 1968, Frankland 1972). Świadczą o tym wyniki prac ze znakowanymi prekursorami chromoforu (Bonner 1967) oraz cykloheksimidem, który hamował pojawienie się fitochromu u grochu (McArthur, Briggs 1970). Correll i in. (1968a) sądzą jednak, że przynajmniej część obecnego w siewkach fitochromu została wytworzona wcześniej w nasionach. W etiolowanych siewkach jedyną drogą powstania podwyższonych ilości fitochromu P_{FR} jest reakcja fotochemiczna, czyli działanie na roślinę aktywnym światłem czerwonym. Siewki nie wykazują więc, w odróżnieniu od nasion, zdolności ciemniowej syntezy P_{FR} (odwrotnej rewersji). Po naświetleniu siewek światłem czerwonym czasokres trwania P_{FR} nie jest długi i zazwyczaj szybko zostają zapoczątkowane procesy rewersji oraz rozkładu (Butler i in. 1963, De Lint i in. 1963).

Krótkotrwałe naświetlenie czerwienią, ewentualnie przeniesienie etiolowanej siewki w warunki naturalne, powodują proces de-etiolacji. Proces ten charakteryzuje się zahamowaniem wzrostu elongacyjnego pędu, rozwojem liści oraz całym szeregiem zmian natury biochemicznej. Do najbardziej poznanych należą: rozwój plastydów (Häcker 1967), synteza chlorofilu (Nadler, Granick 1970), karotenoidów (Schnarrenberger, Mohr 1970), galaktolipidów (Tremolieres 1970) oraz antocjanów (Bienger 1967).

Problem etiolacji i de-etiolacji nie wyczerpuje całości zagadnień związanych z wpływem światła na wzrost i rozwój siewek. Siewki rosnące w warunkach naturalnych poddane są bowiem długim okresom działania światła białego, które różni się w poszczególnych okresach dnia i sezonu zawartością czerwieni i dalekiej czerwieni, przez co doprowadza do ustalania się odpowiedniego stanu fotostacjonarnego fitochromu oraz zajścia reakcji wysoko-energetycznych. Badania metabolizmu fitochromu w tych warunkach jest ze względów metodycznych bardzo utrudnione. Aczkolwiek istnieją duże trudności w oznaczaniu fitochromu w rosnących na świetle siewkach oraz dojrzałych roślinach ze względu na obecność w tkankach chlorofilu, to jednakże doświadczenia fizjologiczne postulują kontrolne funkcje fitochromu również i w tych warunkach. Downs i in. (1957) stwierdzili, że wydłużanie się łodygi wielu gatunków roślin jest regulowane przez krótkotrwałe naświetlenie czerwienią względnie daleką czerwienią, bezpośrednio po zakończeniu dziennego fotoperiodu. Fotoreakcje są odwracalne i łodyga rośnie intensywniej, jeśli ostatnim działającym światłem jest daleka czerwień.

Fitochrom jest więc specyficznym układem kontrolującym całokształt procesów wzrostowych u roślin.

Kontrola kwitnienia

Mechanizm zakwitania roślin fotoperiodycznie zróżnicowanych związany jest z udziałem w tych procesach systemu fitochromowego. Pod koniec dziennego fotoperiodu większa część fitochromu w liściach obecna jest w formie P_{FR} , dlatego też krótkie naświetlanie czerwienią w tym okresie nie wywiera wpływu na indukcję zakwitania. Po kilku jednak godzinach ciemności, światło czerwone hamuje kwitnienie u roślin dnia krótkiego, a sprzyja kwitnieniu u roślin dnia długiego (Parker i in. 1946, Borthwick i in. 1948, Parker i in. 1960). U wielu roślin dnia krótkiego hamowanie kwitnienia przez światło czerwone może zostać zniesione działaniem dalekiej czerwieni (Vince 1972). Zjawisko odwracalności działania czerwieni i dalekiej czerwieni odnośnie kwitnienia zaobserwowano najpierw u *Xanthium* (Borthwick i in. 1952a), a potem u wielu roślin zarówno dnia krótkiego, jak i długiego (Vince 1972).

U roślin dnia krótkiego sytuacja prawdopodobnie wygląda następująco. Podczas okresu dziennego światła ustala się stan fotostacjonarny fitochromu z przeważającą w liściu formą P_{FR} . Po nastaniu ciemności ilość fitochromu P_{FR} zmniejsza się na drodze ciemniowej rewersji, ewentualnie rozkładu i po pewnym czasie koncentracja P_{FR} spada do poziomu tzw. niskiego P_{FR} , w czasie którego rozpoczyna się produkcja hormonów kwitnienia (Vince 1972). Gdy zastosuje się przerwanie długiej nocy światłem czerwonym, poziom P_{FR} na drodze fotochemicznej wzrasta i reakcje „niskiego” P_{FR} wraz z produkcją hormonów są przerwane, co prowadzi do zahamowania różnicowania generatywnego (Borthwick i in. 1951a, Vince 1972).

U roślin dnia długiego sytuacja jest inna, ponieważ przerwanie okresu ciemności sprzyja zakwitaniu. Przyjść więc należy, że u tych roślin produkcja hormonów kwitnienia zachodzi wtedy, gdy koncentracja P_{FR} w tkankach jest dostatecznie wysoka. Istnieje również możliwość, że u roślin dnia długiego w momencie gdy poziom P_{FR} spada do wartości progowej, rozpoczynają się określone procesy metaboliczne, które jeśli okres ciemny się przedłuży mogą zahamować zakwitanie (Lane i in. 1965, Hughes, Cockshull 1969).

Wyniki wielu doświadczeń prowadzonych na roślinach dnia krótkiego wskazują, że reakcja przerwy nocnej jest typem reakcji progowej. Gdy stosuje się krótkie przerwy nocne światło czerwone jest najbardziej aktywne, jednakże przy dłuższych ekspozycjach również i daleka czerwień może hamować kwitnienie u roślin dnia krótkiego. Przy przerwach nocnych trwających 70 minut kwitnienie u *Chenopodium rubrum* było całkowicie zahamowane, zarówno przez światło dalekiej czerwieni, które powodowało stan 2—5% P_{FR} w ogólnej zawartości fitochromu, jak również i przez światło czerwone tworzące około 80% P_{FR} (Kasperbauer i in. 1963). Tak więc reakcja prowadząca do zahamowania kwitnienia u *Chenopodium* kończy się w ciągu 70 minut i jest w pewien sposób niezależna od ilości fitochromu P_{FR} . Największa efektywność światła czerwonego polega prawdopodobnie na tym, że po dalekiej czerwieni ilość P_{FR} spada gwałtownie poniżej poziomu progowego, podczas gdy po naświetleniu czerwienią wysoki poziom P_{FR} trwa w ciemności przez pewien czas, intensywnie hamując reakcje prowadzące w kierunku różnicowania generatyw-

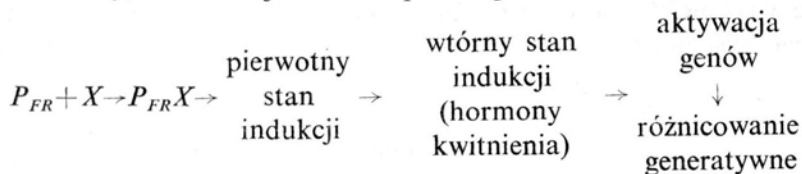
nego. Efektywność okresowego lub cyklicznego naświetlania wskazuje jednocześnie, że intensywność hamowania kwitnienia przez określone promieniowanie nie jest proporcjonalna do ilości P_{FR} , ale zależy od utrzymania koncentracji powyżej pewnej wartości progowej w określonym czasie (Vince 1972).

U roślin dnia krótkiego wyróżnić więc można dwa typy reakcji powodowanych przez P_{FR} i jeśli proces kwitnienia ma się odbyć, muszą zostać one zrealizowane. Pierwsze reakcje, są to reakcje „wysokiego P_{FR} ”, pod koniec działania fotoperiodu i w początkowym okresie ciemności. Drugim typem, są reakcje „niskiego P_{FR} ”, po kilku godzinach ciemności, które w konsekwencji uruchamiają procesy metaboliczne prowadzące w kierunku różnicowania generatywnego.

U roślin dnia długiego, wyróżnić można również podobne dwa typy reakcji kontrolowanych przez P_{FR} , występują one jednak w odwrotnej kolejności. Okazuje się bowiem, że kwitnienie roślin dnia długiego może być stymulowane przez obniżenie stosunku P_{FR}/P_{calc} . w szczególnym okresie fotoperiodu, a mianowicie między 6—18 godziną działania światła (Stolwijk, Zeevaart 1955, Lane 1963, Friend i in 1963, Vince 1972). Uzyskać to można przez zastosowanie promieniowania o odpowiednio dużej przewodzie dalekiej czerwieni nad czerwienią w drugiej połowie fotoperiodu. Daleka czerwień wpływając na obniżenie ilości P_{FR} w tym okresie, zwiększa intensywność kwitnienia (Holland, Vince 1971, Vince 1972). Jednocześnie jednak u roślin dnia długiego ważne jest aby poziom P_{FR} w okresie nocy nie uległ zbytnio dużemu obniżeniu, bowiem reakcje metaboliczne prowadzące do różnicowania generatywnego zachodzą u nich tylko przy względnie wysokiej koncentracji P_{FR} (Vince 1972). Kwitnienie roślin dnia długiego nie jest więc zdeterminowane przez zmianę „wysokiego” i „niskiego” P_{FR} w okresie ciemności, jak jest to u roślin dnia krótkiego. Rośliny dnia długiego są również mniej wrażliwe od roślin dnia krótkiego na przerwanie nocy i z zasady wymagają dłuższych ekspozycji światła. Dopiero kilkugodzinne przerywanie okresu ciemności światłem może pobudzić do kwitnienia rośliny dnia długiego rosnące na nieindukcyjnym fotoperiodzie (Takimoto 1957, Schneider i in. 1967).

Rośliny dnia krótkiego i długiego wymagają więc w określonych okresach cyklu dobowego różnych zawartości fitochromu P_{FR} , a indukcja generatywna wiąże się z niską zawartością tej formy fitochromu w ciągu nocy u roślin dnia krótkiego i wysoką koncentracją P_{FR} w okresie ciemności u roślin dnia długiego.

Mechanizm działania fitochromu w indukcji zakwitania nie jest znany. Przypuszczać tylko można, że sekwencja zdarzeń przebiega w kilku etapach:



Fitochrom w formie P_{FR} przyłączając się do specyficznych receptorów (X), powoduje tzw. pierwotny stan indukcji, polegający prawdopodobnie na kierunkowych zmianach przepuszczalności membran plazmatycznych (Vince 1972). W na-

stępnych etapach dochodzi do produkcji hormonów kwitnienia, które inspirują przebieg reakcji morfogenetycznych w kierunku różnicowania generatywnego.

Z indukcją zakwitania łączy się problem mierzenia czasu w zjawiskach fotoperiodycznych. Wiadomo jest, że krytyczny okres ciemny np. u rośliny dnia krótkiego *Xanthium strumarium*, wynosi 8 godzin i 15 minut przy 25°C (Salisbury 1963). Różnica tylko 15 minut w długości okresu ciemności może zdecydować o kwitnieniu rośliny. Rośliny posiadać więc muszą mechanizm dokładnego mierzenia czasu. W hipotezach starających się tłumaczyć te zjawiska zwraca się uwagę na rolę fitochromu. Jak omawiano to powyżej, aby roślina dnia krótkiego została zaindukowana wymagane jest, żeby fitochrom występował w liściach pod koniec fotoperiodu głównie w formie P_{FR} , a w okresie ciemności następowała rewersja, ewentualnie rozkład, tej formy fitochromu. Proponowano więc, że krytyczny okres ciemności może reprezentować czas potrzebny do obniżenia P_{FR} do wymaganego poziomu (Hendricks 1960). Dane eksperymentalne nie potwierdziły jednak tych sugestii. Okazało się np., że ciemnowa rewersja fitochromu do poziomu „niskiego P_{FR} ” kończy się po około 2—3 godzinach u *Xanthium*, podczas gdy krytyczny okres ciemności wynosi około 8 godzin (Vince 1972). Z drugiej strony, gdyby długość krytycznego okresu ciemnego była determinowana przez czasokres rewersji, albo rozkładu P_{FR} , naświetlanie daleką czerwień w początkowych etapach okresu ciemnego powinno zredukować długość krytycznego okresu ciemności. Wyniki doświadczeń nie potwierdzają tego (Borthwick i in. 1952a, Lane 1963, Vince 1972). W związku z powyższym, wydaje się mało prawdopodobne, aby mechanizm „klepsydry” polegającej na ciemniowym zmniejszaniu się ilości P_{FR} mógł leżeć u podstaw zegara odmierzającego czas w zjawiskach fotoperiodyzmu u roślin.

Również hipotezy starające się wyjaśnić mechanizm mierzenia czasu w fotoperiodyzmie w oparciu o rytmy endogenne, postulują udział w tych zjawiskach fitochromu. Modele fotoperiodycznej regulacji zakwitania drogą endogenego rytmu dobowego postulują dwie funkcje światła. Światło wprowadza rytm do odpowiedniego powiązania fazowego z fotoperiodem, odgrywając ponadto rolę sygnału, który indukuje lub zapobiega kwitnieniu w zależności od okresu rytmu dobowego (Bünning 1960, 1969). Jeśli założy się występowanie u wszystkich żywych organizmów specyficznego oscylatora, to u roślin fitochrom mógłby spełniać funkcje transformatora, który działa hamująco lub stymulująco na kwitnienie w zależności od okresu doby lub fazy oscylatora (Vince 1972, Heide 1977). Wyniki niektórych doświadczeń sugerują, że fitochrom może stymulować lub hamować kwitnienie w rytmiczny sposób, uzależniony prawdopodobnie od stanu endogenego oscylującego systemu (Vince 1972).

Uwagi końcowe

Układ fitochromowy jest ważnym systemem regulującym całokształt przebiegu procesów wzrostu i rozwoju roślin. Wspólnie z systemem hormonalnym kontroluje procesy wzrostu i różnicowania, przetwarzając impulsy środowiskowe na określone

reakcje metaboliczne. Aczkolwiek dość dużo już wiadomo zarówno odnośnie właściwości fizyko-chemicznych, jak roli fizjologicznej oraz mechanizmu działania, to jednakże posiadane aktualnie informacje nie pozwalają jeszcze na podanie uniwersalnej teorii wyjaśniającej rolę fitochromu w całokształcie skomplikowanych zjawisk fotomorfogenezy. Historia badań nad fitochromem nie jest jednak długa, sięga lat około trzydziestu i każdy rok przynosi nowe, ważne informacje. Lepsze poznanie i zrozumienie roli oraz mechanizmu działania fitochromu wiąże się jednocześnie z ogólnym postępem w badaniach procesów metabolicznych na poziomie molekularnym.

LITERATURA

- Black M., Wareing P. F., 1958. *Nature*, **181**, 1420—1421.
- Black M., Vlitos A. J., 1972, w *Phytochrome*, red. Mitrakos K., Shropshire W. Jr., Academic Press London, New York, 518—550.
- Bonner B. A., 1967. *Plant Physiol.*, **42**, suppl. 11.
- Borthwick H. A., 1972, w *Phytochrome*, red. Mitrakos K., Shropshire W. Jr., Academic Press, London, New York, 3—27.
- Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W., 1948. *Bot. Gaz.*, **110**, 103—118.
- Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W., 1951. *Botan. Gaz.*, **113**, 95—105.
- Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W., 1952a. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **38**, 929—934.
- Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W., Toole F. H., Toole V. K., 1952. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **38**, 662—666.
- Briggs W. R., Siegelman H. W., 1965. *Plant Physiol.*, **40**, 934—941.
- Butler W. L., Norris K. H., Siegelman H. W., Hendricks S. B., 1959. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **45**, 1703—1708.
- Butler W. L., Lane H. C., Siegelman H. W., 1963. *Plant Physiol.*, **38**, 514—519.
- Butler W. L., Hendricks S. B., Siegelman H. W., 1964. *Photochem. Photobiol.*, **3**, 521—528.
- Bünning E., 1960. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **25**, 249—256.
- Bünning E., 1969. *Photochem. Photobiol.*, **9**, 219—228.
- Clarkson D. T., Hillman W. S., 1967. *Planta* **75**, 286—290.
- Correll D. L., Shropshire W. Jr., 1968. *Planta* **79**, 275—283.
- Correll D. L., Steers E. Jr., Towe K. M., Shropshire W. Jr., 1968. *Biochem. Biophys. Acta*, **168**, 46—57.
- Correll D. L., Edwards J. L., Klein W. H., Shropshire W. Jr., 1968a. *Biochim. Biophys. Acta*, **168**, 36—45.
- De Lint P. J. A. L., Spruit C. J. P., 1963. *Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen*, **63**, 1—7.
- Downs R. J., Hendricks S. B., Borthwick H. A., 1957. *Bot. Gaz.*, **118**, 199—208.
- Durst F., Mohr H., 1966. *Naturwissenschaften*, **53**, 531—532.
- Evenari M., Neuman G., 1953. *Bull. Res. Council. Isr.*, **3**, 136—145.
- Evenari M., Neuman G., Stein G., 1957. *Nature*, **180**, 609—610.
- Flint L. H., McAlister E. D., 1935. *Smithsonian Misc. Collect.*, **94**, 1—11.
- Flint L. H., McAlister E. D., 1937. *Smithsonian Misc. Collect.*, **96**, 1—9.
- Frankland B., 1972, w *Phytochrome*, red. Mitrakos K., Shropshire W. Jr., Academic Press, London, New York, 196—221.
- Fredericq H., De Greef J. A., 1972, w *Phytochrome*, red. Mitrakos K., Shropshire W. Jr., Academic Press, London, New York, 319—346.
- Friend D. J. C., Fisher J. P., Helson V. A., 1963. *Can. J. Bot.*, **41**, 1663—1674.
- Furuya M., 1968, w *Progress in Phytochemistry*, red. Reinhold L., Liwischitz Y., London, 347—405.

- Galston A., 1974. *Plant Physiol.*, **54**, 427—436.
- Grill R., 1968. *Planta*, **85**, 42—48.
- Hartmann K. M., 1966. *Photochem. Photobiol.*, **5**, 349—366.
- Häcker M., 1967. *Planta*, **76**, 309—325.
- Heide O. M., 1977. *Physiol. Plant.*, **39**, 25—32.
- Hendricks S. B., 1960. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **25**, 245—248.
- Hillman W. S., 1967. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **18**, 301—324.
- Hillman W. S., Purves W. K., 1966. *Planta*, **70**, 275—284.
- Holland R. W. K., Vince D., 1971. *Planta*, **98**, 232—243.
- Hughes A. P., Cockshull K. C., 1969. *Grower*, **7**, 601—612.
- Isikawa S., 1957. *Bot. Mag.*, **70**, 271—275.
- Kasperbauer M. J., Borthwick H. A., Hendricks S. B., 1963. *Bot. Gaz.*, **124**, 444—451.
- Kendrick R. E., Frankland B., 1968. *Planta*, **82**, 317—320.
- Kendrick R. E., Frankland B., 1969. *Planta*, **86**, 21—32.
- Kendrick R. E., Spruit C. J. P., Frankland B., 1969. *Planta*, **88**, 293—302.
- Koller D., Negbi M., 1959. *Ecology*, **40**, 20—26.
- Kopcewicz J., 1979. *Post. Biochem.*, **25**, 211—228.
- Lane H. C., 1963. *Crop Science*, **3**, 496—499.
- Lane H. C., Cathey H. M., Evans L. T., 1965. *Am. J. Bot.*, **52**, 1106—1014.
- MacDougal D. T., 1903. *N. Y. Bot. Gard. Mem.*, **2**, 319—328.
- Maier W., 1933. *ib. wiss. Bot.*, **77**, 321—328.
- Mancinelli A. L., Borthwick H. A., Hendricks S. B., 1966. *Bot. Gaz.*, **127**, 1—5.
- Mancinelli A. L., Yaniv Z., Smith P., 1967. *Plant Physiol.*, **42**, 333—337.
- McArthur J. A., Briggs W. R., 1970. *Planta*, **91**, 146—154.
- McCullough I. M., Shropshire W. Jr., 1970. *Plant Cell Physiol.*, **11**, 139—148.
- Mohr H., 1957. *Planta*, **49**, 389—405.
- Mohr H., 1966. *Photochem. Photobiol.*, **5**, 469—483.
- Mohr H., 1972. w *Lectures on Photomorphogenesis*, red. Appl G., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1—235.
- Mohr H., 1974. *Photochem. Photobiol.*, **20**, 539—542.
- Mohr H., Bienger I., 1967. *Planta*, **75**, 180—184.
- Mohr H., Wehrung M., 1960. *Planta*, **55**, 57—66.
- Mohr H., Appuhn U., 1963. *Planta*, **60**, 274—288.
- Nadler K., Granick S., 1970. *Plant Physiol.*, **46**, 240—248.
- Oelze-Karow H., Schopfer P., Mohr H., 1970. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **65**, 51—57.
- Parker M. W., Hendricks S. B., Borthwick H. A., 1960. *Bot. Gaz.*, **111**, 242—252.
- Parker M. W., Hendricks S. B., Borthwick H. A., Scully N. J., 1945. *Science*, **102**, 152—155.
- Parker M. W., Hendricks S. B., Borthwick H. A., Scully N. J., 1946. *Botan. Gaz.*, **108**, 1—26.
- Parker M. W., Hendricks S. B., Borthwick H. A., Went F. W., 1949. *Am. J. Bot.*, **36**, 194—204.
- Pratt L. H., Brigs W. R., 1966. *Plant Physiol.*, **41**, 467—474.
- Rollin P., 1972. w *Phytochrome*, red. Mitrakos K., Shropshire W. Jr., Academic Press, London, New York, 229—249.
- Rüdiger W., 1972. w *Phytochrome*, red. Mitrakos K., Shropshire W. Jr., Academic Press, London, New York, 129—141.
- Salisbury F. B., 1963. w *The Flowering Processes*, red. Wareing P. F., Galston A. W., Pergamon Press, Oxford, London, New York, Paris, 127—152.
- Schnarrenberger C., Mohr H., 1970. *Planta*, **94**, 296—307.
- Schneider M. J., Borthwick H. A., Hendricks S. B., 1967. *Am. J. Bot.*, **54**, 1241—1249.
- Siegelman H. W., Hendricks S. B., 1957. *Plant Physiol.*, **32**, 393—398.
- Siegelman H. W., Hendricks S. B., 1958. *Plant Physiol.*, **33**, 409—413.
- Stolwijk J. A. J., Zeevaart J. A. D., 1955. *Vehr. K. Akad. Wet.*, **58**, 386—396.
- Takimoto A., 1957. *Bot. Mag.*, **70**, 321—326.
- Thomson B. F., 1951. *Am. J. Bot.*, **38**, 635—638.

- Tremolieres A., 1970. *Ann. Biol.*, **9**, 113—118.
- Wagner E., Mohr H., 1966. *Photochem. Photobiol.*, **5**, 397—406.
- Walker T. S., Bailey J. L., 1970. *Biochem. J.*, **120**, 613—622.
- Weidner M., Jakobs M., Mohr H., 1965. *Z. Naturforsch.*, **20**, 689—693.
- Went F. W., 1941. *Am. J. Bot.*, **28**, 83—95.
- Withrow R. B., Klein W. H., Elstad V. B., 1957. *Plant Physiol.*, **32**, 453—462.
- Vince D., 1972. w *Phytochrome*, red. Mitrakos K., Shropshire W. Jr., Academic Press, London, New York, 258—291.
- Virgin H. I., 1958. *Physiol. Plant.*, **11**, 347—362.
- Yaniv Z., Mancinelli A. L., Smith P., 1967. *Plant Physiol.*, **42**, 1479—1482.

Adres autora:

Doc. dr hab. JAN KOPCEWICZ

Instytut Biologii, Zakład Fizjologii Roślin, Uniwersytet im. M. Kopernika, ul. Gagarina 9, 87-100 Toruń