

HANNA RYBICKA

**ORGANICZNE ZWIĄZKI AZOTOWE W SOKU PŁACZU KORZENI ROŚLIN
OKRYTOZALĄŻKOWYCH (*ANGIOSPERMAE*)****I Wstęp**

Od dawna interesowano się związkami azotowymi transportowanymi w tkankach przewodzących roślin, przenoszonymi z korzenia do pędu z prądem płynącego soku roślinnego. Na rozwój tych badań wpłynęło zainteresowanie funkcją korzenia w roślinie jako miejsca syntezy szeregu związków organicznych, które przewodzone przez ksylem do części nadziemnej rośliny wpływają na jej wzrost i rozwój. Sok płaczu wydzielany przez system korzeniowy, wypływający po ścięciu pędu wielu roślin, uważa się często za podobny w składzie do soku przemieszczanego w naczyniach w całej roślinie [37, 38], jednakże wykazano pewne różnice w składzie soku płaczu korzenia i soku pobranego z części nadziemnych roślin [15, 26]. Dane te wskazują, że do naczyń przekazywane są z otaczających tkanek niektóre związki, a inne są pobierane; występują zatem zmiany jakościowe i ilościowe w składzie przewodzonego przez ksylem soku. Interpretacja zarówno ilościowych jak i jakościowych danych z literatury o składzie soków naczyniowych z różnych roślin jest na ogół bardzo utrudniona ponieważ sok naczyniowy pędu pobierano różnymi metodami [7, 15, 38, 39]: zbierano sok płaczu różnych części pędu jak i zranionego pnia drzewa lub wydobywano za pomocą łagodnego podciśnienia, co może zmieniać w pewnym stopniu jego skład.

Sok naczyniowy jest rozcieńczonym roztworem wielu związków drobnocząsteczkowych, w którym znaleziono również peptydy i białka [7, 13, 39], np. w soku płaczu korzeni aktinidii chińskiej stwierdzono aktywność fosfatazy [15]. O roli białek w soku płaczu nie ma jednak żadnych danych. Procedura oczyszczania i oznaczania poszczególnych składników soku naczyniowego ze względu na ich małe stężenie wymaga, w porównaniu z innym materiałem roślinnym, wiele żmudnej pracy. Rozwój metod fizyko-chemicznych pozwalających na oznaczenie śladowych nawet ilości związków umożliwił identyfikację wielu substancji. Na przykład cytokininy oznaczane początkowo tylko dzięki stosowaniu testów biologicznych zi-

dentyfikowano dopiero po zastosowaniu spektroskopii masowej. W tkankach przewodzących roślin stwierdzono obecność rozmaitych organicznych związków azotowych [7, 37, 39, 43]. Szczególną uwagę zwrócono na występowanie w soku naczyniowym roślin różnych gatunków substancji o charakterze cytokinin [16, 17, 27, 31, 53, 59].

W soku płaczu korzeni roślin okrytozalążkowych badania organicznych związków azotowych dotyczą występowania i zawartości takich związków jak: aminokwasy, amidy, związki ureidowe, pochodne adeninowe i indolowe.

W niniejszym przeglądzie przedstawiono wyniki badań z ostatnich kilku lat, poświęcone właśnie związkom organicznym azotu występującym w soku płaczu korzeni roślin okrytozalążkowych (*Angiospermae*), porównując je z danymi z soku naczyniowego pędu. Badania te doprowadziły do identyfikacji szeregu wydzielanych przez korzeń związków (tab. I i II) i wskazały, które z nich są przekazywane przez korzeń do pędu.

II Występowanie związków azotowych w soku płaczu korzeni

Aminokwasy, amidy i związki ureidowe

Dane o występowaniu związków azotowych w soku płaczu, wypływającym pod wpływem parcia korzeniowego z korzeni po ścięciu pędu, zestawiono w tabeli I. Z tego zestawienia w ujęciu systematyki botanicznej okazuje się że rodz. Motylkowatych poświęcono najwięcej badań. We frakcji związków azotowych dominują na ogół: glutamina, asparagina, kwas asparaginowy oraz związki ureidowe. Związkom tym przypisuje się rolę transportowania azotu w roślinie. We frakcji aminokwasów i amidów soku płaczu korzeni pszenicy przeważają asparagina i glutamina [28], zaś w soku płaczu korzeni pomidorów i topoli glutamina stanowiąca około 70% frakcji [13, 51]. Azot asparaginy stanowi natomiast 50—70%, a glutaminy 10—20% azotu związków azotowych w soku płaczu łubinu bez brodawek korzeniowych [3]. W soku płaczu łubinu białego, posiadającego brodawki korzeniowe, dominuje obok asparaginy i glutaminy, kwas asparaginowy [40]. Zawartość tej frakcji w soku płaczu wynosi około 0,2 mg N/cm³, a w soku płaczu z roślin bez brodawek waha się od poniżej 0,1 mg N/cm³ do 0,4 mg N/cm³ [3]. W soku płaczu korzeni soi, tropikalnej rośliny *Vigna unguiculata* oraz roślin innych gatunków, posiadających brodawki korzeniowe, związki ureidowe (alantoina i kwas alantoinowy) stanowią 60—80% frakcji związków azotowych [21, 33, 41], a tylko 20—30% tej frakcji stanowią aminokwasy i amidy, wśród których dominują glutamina [6, 41, 52] lub asparagina [33]. Jednak w soku płaczu soi i *Vigna*, nie posiadających brodawek korzeniowych, związki ureidowe stanowią zaledwie 6—10% związków frakcji azotowej, natomiast 30—70% tej frakcji to aminokwasy i amidy, głównie asparagina [33, 41].

W okresie wzrostu i rozwoju roślin występują zmiany, najlepiej zbadane u rodz. Motylkowatych, we frakcji związków azotowych, przekazywanych do części nad-

TABELA I

Występowanie aminokwasów, amidów i związków ureidowych w soku płaczu korzeni roślin okrytozalążkowych

Roślina	Aminokwasy, amidy, związki ureidowe	Literatura
Rodz. Wierzbowate (<i>Salicaceae</i>) topola (<i>Populus deltoides</i> Bart.)	Ala, Asp, γ -Abu *, Glu, Lys, Ser, Thr, Asn, Gln	13
Rodz. Motylkowate (<i>Papilionaceae</i>) lubin biały (<i>Lupinus albus</i> L.)	Asp, Ile, Leu, Lys, Phe, Ser, Val, Asn, Gln	40
—, — (rośliny bez brodawek)	Asp, Glu, Lys, Ser, Thr, Val, (ślady α -Abu, Gly, His, Ile, Leu, Phe, Thr), Asn, Gln	3
soja (<i>Glycine max.</i> (L.) Merr.)	Asp, Arg, His, (ślady Ala, Cys, Glu, Gly, Ile, Leu, Met, Phe, Ser, Thr, Tyr, Val), Asn, Gln, alantoina, kwas alantoinowy	33
<i>Vigna radiata</i> (L.) Wilczek	Ala, Arg, Asp, Cys, Glu, Gly, His, Homo-Ser, Ile, Leu, Lys, Met, Phe, Tyr, Val, Asn, Gln	52
<i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp.	Asp, Glu, Leu, Lys, Val i inne, Asn, Gln, alantoina, kwas alantoinowy	21, 41
Rodz. Psiankowate (<i>Solanaceae</i>) pomidor (<i>Lycopersicum esculentum</i> Mill.)	Ala, Arg, Asp, α -Abu, γ -Abu, Glu, Gly, His, Ile, Leu, Lys, Met, Phe, Pro, Ser, Thr, Tyr, Val, Asn, Gln	51
Rodz. Trawy (<i>Gramineae</i>) pszenica (<i>Triticum</i> L.)	Ala, Arg, Asp, Glu, Ile, Leu, Ser, Thr, Val, Asn, Gln	28

* kwas γ -amino-masłowy

ziemnej przez korzeń. W soku płaczu korzeni *Vigna* zawartość frakcji aminokwasów i amidów wzrasta do okresu rozwoju owoców, a później spada [6, 21, 52], skład tej frakcji zmienia się w czasie owocowania. Natomiast zawartość związków ureidowych w soku płaczu *Vigna* zwiększa się znacznie w początkowym okresie wzrostu rośliny (powyżej $12 \mu\text{moli/cm}^3$, a później spada [6, 21]. W soku płaczu soi w całym prawie okresie wzrostu i rozwoju rośliny azot ureidowy stanowi około 80% azotu związków azotowych [33]. Zawartość związków ureidowych gromadzonych w korzeniach i łodygach soi, spada w okresie tworzenia się nasion [32]. Pewne zmiany we frakcji aminokwasów i amidów występują również w soku płaczu lubinu białego [40]. Natomiast w soku płaczu korzeni tawuły (rodz. Różowate) zawartość tryptofanu utrzymuje się praktycznie na stałym poziomie w okresie rozwoju pąków kwiatowych aż do początków kwietnia [44].

W soku naczyniowym pędu roślin, podobnie jak w soku korzeniowym, wykryto prawie wszystkie znane aminokwasy [7, 24, 37, 39, 43, 47, 48, 62]. Spośród

nich najczęściej dominuje asparagina i glutamina, względnie jeden z tych amidów. W soku naczyniowym części nadziemnej trzciny cukrowej głównym związkiem azotowym jest glutamina lub asparagina [62]. Sok z naczyń wierzby i tytoniu zawiera najwięcej glutaminy [22, 47, 48], a łubinu białego — asparaginy [5], natomiast u roślin z rodz. Różowatych najwięcej jest asparaginy, kwasu asparaginowego i argininy [7, 60, 61], zaś u drzew cytrusowych (rodz. Rutowate) argininy, asparaginy i proliny [26]; autor sądzi, iż arginina i prolina pochodzą z tkanek pnia, natomiast asparagina i glutamina są dostarczane przez korzeń [26]. Duże różnice w zawartości aminokwasów, a zwłaszcza glutaminy występują w soku płaczu korzeni i pędu u aktinidii chińskiej [15]. Związki ureidowe mogą stanowić główne składniki frakcji azotowej zarówno w soku naczyniowym pochodzącym z korzeni jak i z pędu rośliny [7, 21, 33, 37, 41, 43, 57, 58].

Pochodne adeniny

Dane o występowaniu adeniny, zeatyny i jej rybozydu oraz rybotydu w soku płaczu korzeni przedstawiono w ujęciu systematyki botanicznej w tabeli 2. Wolną adeninę wykryto w soku płaczu korzeni roślin, należących do trzech odległych od siebie systematycznie rodzin, a mianowicie Różowatych, Psiankowatych i Traw [44, 45b, 46, 64]. Zawartość jej w soku tawuły wynosi około 5ng/cm^3 i przewyższa znacznie zawartość zeatyny i jej rybozydu. Pochodne adeniny podstawione w pozycji N_6 — cytokininy — wykryto w soku płaczu korzeni roślin należących do kilku rodzin; są to głównie rośliny zielne. W soku płaczu korzeni wszystkich prawie badanych roślin rybozyd zeatyny dominuje wyraźnie nad zeatyną i pozostałymi cytokininami [11, 12a, 19, 20, 23, 45a, 55]. W soku płaczu korzeni ryżu występuje głównie nukleotyd zeatyny [64], podczas gdy w soku płaczu słonecznika znajduje się tylko zeatyna w ilości $0,5\text{ ng/cm}^3$ [29].

Zmianom zawartości poszczególnych cytokinin w soku płaczu korzeni poświęcono mało uwagi. Oznaczono jednak zawartość zeatyny i rybozydu zeatyny w soku płaczu korzeni w czasie rozwoju pomidora. W okresie wzrostu wegetatywnego rybozyd zeatyny był główną formą tej cytokininy w soku płaczu; podczas zakładania pąków kwiatowych stężenie jego malało znacznie, tak że w czasie pełnego kwitnienia rośliny nie było różnic w stężeniu zeatyny i jej rybozydu [11]. W soku płaczu korzeni młodych roślin łubinu białego wykryto zeatynę, rybozyd zeatyny i dwie inne cytokininy; główną aktywność cytokininową stanowił rybozyd. Aktywność cytokininowa soku płaczu łubinu spada w okresie kwitnienia, a po okresie kwitnienia w czasie rozwoju owoców ponownie się zwiększa [12a, 12b]. Podczas rozwoju roślin występują więc wyraźne zmiany ilościowe i jakościowe związków cytokininowych w soku płaczu korzeni, a więc zmienia się jakościowo i ilościowo skład hormonów cytokininowych dostarczanych do pędu.

Adeninę wykryto w soku płaczu korzeni, brak jest natomiast danych o występowaniu tej puryny w soku naczyniowym pędu. Substancje o aktywności cytokinin wykryto w soku naczyniowym pędu roślin wielu gatunków jedno- i dwuliściennych,

TABELA II

Występowanie pochodnych adeniny w soku płaczu korzeni roślin okrytozalążkowych

Roślina	Adenina i jej pochodne	Literatura
Rodz. Brzozowate (<i>Betulaceae</i>) olsza (<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.)	zeatyna, rybozyd zeatyny	20
Rodz. Różowate (<i>Rosaceae</i>) tawuła (<i>Spirea arguta</i> Zab.) jabłoń (<i>Malus domestica</i>)	adenina, zeatyna, rybozyd zeatyny adenina, rybozyd zeatyny	44, 45a 46, 23
Rodz. Motylkowate (<i>Papilionaceae</i>) lubin biały (<i>Lupinus albus</i> L.) fasola (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	zeatyna, rybozyd zeatyny, dwie inne cytokininy zeatyna, rybozyd zeatyny	12a, b 54
Rodz. Niecierpkowate (<i>Balsaminaceae</i>) niecierpek (<i>Impatiens wallerana</i>)	zeatyna, rybozyd zeatyny	54
Rodz. Psiankowate (<i>Solanaceae</i>) pomidor (<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.)	osiem cytokinin adenina, zeatyna, rybozyd zeatyny	10 11, 45b, 54, 55, 56
Rodz. Złożone (<i>Compositae</i>) rzepień (<i>Xanthium strumarium</i> L.) słonecznik (<i>Helianthus annuus</i> L.) dalia (<i>Dahlia variabilis</i>)	zeatyna, rybozyd zeatyny zeatyna, zeatyna, rybozyd zeatyny, rybotyd zeatyny, inna cytokinina	19 29 25
Rodz. Trawy (<i>Gramineae</i>) ryż (<i>Oryza sativa</i>)	adenina, zeatyna, rybozyd zeatyny, rybotyd zeatyny	64

zielnych i drzewiastych. W soku naczyniowym występuje zeatyna i jej pochodne [16, 17, 31, 35, 42, 53], zidentyfikowane przeważnie za pomocą testów biologicznych. Wydaje się, że główną cytokininą w soku naczyniowym pędu, zwłaszcza roślin drzewiastych, jest rybozyd zeatyny. Sok naczyniowy pochodzący z korzeni i pędu zawiera więc te same cytokininy. W soku z pnia jawora wykryto także dwuhydrozeatynę [42].

Pochodne indolowe

W soku płaczu korzeni rącznika zidentyfikowano kwas indoliloctowy, którego zawartość według jednych autorów wynosi 3 ng/cm³ [18], według innych autorów mniej niż 0,5 ng/cm³ [2]. Autorzy nie przypisują kwasowi indoliloctowemu, zawartemu w soku płaczu, żadnej roli w roślinie [2]. W soku płaczu korzeni tawuły, rącznika, jaśminowca i pomidora występuje tryptofan [1, 44, 45b].

III. Wpływ różnych czynników na skład soku płaczu korzeni i fizjologiczna rola transportowanych związków azotowych

Organiczne związki azotu, zawarte w wypływającym z systemu korzeniowego soku płaczu, mają duże znaczenie dla wzrostu i rozwoju rośliny. Część nadziemna rośliny otrzymuje związki powstałe z azotu asymilowanego przez korzeń i zużywa je w syntezie białka. Syntetyzowane w korzeniu substancje o charakterze cytokinin są również przemieszczane do pędu. Wytwarzanie tych związków przez korzeń i przekazywanie ich do pędu wskazuje na korzeń jako organ uczestniczący w regulacji wzrostu rośliny.

Aminokwasy, amidy i związki ureidowe

Występowanie i rola tych związków jako głównych form transportowych azotu w układzie przewodzącym roślin są omawiane w szeregu artykułów przeglądowych [7, 37, 39, 43, 58]. Nawożenie azotowe roślin wpływa na zmianę zawartości tej frakcji w soku naczyniowym. Na przykład nawożenie azotowe jabłoni powoduje w soku naczyniowym pędów duży wzrost zawartości aminokwasów (azotu aminowego), co świadczy o zwiększonym transporcie związków azotowych do pędu [8, 61]. Podobnie nawożenie $K^{15}NO_3$ drzew cytrusowych wywołuje wzrost zawartości asparaginy i glutaminy oraz pojawienie się znakowanego azotu, który stanowi aż 94% znakowanych związków azotowych. Natomiast nawożenie $(^{15}NH_4)_2SO_4$ powoduje duży wzrost zawartości amidów w soku naczyniowym pnia: asparaginy do 79%, a glutaminy do 18% znakowanych związków azotowych [26]. Nawożenie azotowe łubinu białego, soi i *Vigna*, w przypadku roślin wolnych od brodawek korzeniowych, powoduje w soku płaczu korzeni zmiany we frakcji związków azotowych. W soku płaczu łubinu zwiększa się znacznie zawartość asparaginy, glutaminy oraz innych aminokwasów; ponadto pojawiają się azotany [3]. W soku płaczu soi i *Vigna* występuje podobnie silny wzrost zawartości frakcji aminokwasów i ich amidów (40–70% związków azotowych), ale i bardzo duży spadek zawartości związków ureidowych, poniżej 10%, w porównaniu do roślin korzystających z N_2 [33, 41]. U takich roślin jak *Vigna* dokarmianie systemu korzeniowego $^{15}N_2$ powoduje syntezę znakowanych związków ureidowych wykrywanych w soku płaczu [6, 21]. A więc zawartość związków ureidowych w soku naczyniowym roślin zależy od źródła azotu dostępnego dla korzeni roślin [58].

Pozostawienie jednak roślin przez pewien okres czasu w ciemności hamuje syntezę organicznych związków azotowych w korzeniu, co można tłumaczyć niedoborem związków węgla w roślinie. Na przykład po okresie kilku godzin ciemności stwierdzono przeszło dwukrotny spadek zawartości glutaminy w soku płaczu korzeni pomidora. Amid ten jest w pomidorach związkiem głównie pełniącym rolę transportowania azotu. Zmniejsza się również zawartość aminokwasów w soku, z wyjątkiem kwasu asparaginowego i asparaginy, których zawartość nieco wzrasta [51].

Badano również przemieszczanie i metabolizm wprowadzonych do roślin znaczonej aminokwasów i ich amidów, szczególnie tych, które w dużych ilościach występują w soku naczyniowym danej rośliny. Wprowadzone do odciętych pędów łubinu białego ^{14}C -aminokwas były przemieszczane wraz z prądem transpiracyjnym. Radioautogramy, wykonane po krótkim okresie czasu wykazały, że asparagina, walina i arginina znajdują się głównie w łądych i wiązkach przewodzących liści; natomiast kwas asparaginowy znajduje się w miękiszu blaszki liściowej pomiędzy wiązkami przewodzącymi. Doświadczenie to wskazuje na dużą różnicę w szybkości pobierania kwasu asparaginowego i jego amidu z wiązek przewodzących przez komórki miękiszu blaszki liściowej [34]. Asparagina stanowi 50—70% związków azotowych w soku naczyniowym łubinu białego, wydobytym metodą podciśnienia, z górnej części owocującego pędu. Asparaginę (^{14}C , ^{15}N -grupa amidowa) wprowadzono do owocujących pędów łubinu białego wraz z prądem transpiracji. Okazało się, że zależnie od stadium rozwoju rośliny amid podlega różnym przemianom. W okresie wypełniania nasion wykryto ^{14}C i ^{15}N w resztach aminokwasowych syntetyzowanego tam białka. We wczesnym jednak okresie owocowania ^{14}C pojawił się w związkach bezazotowych, a ^{15}N wykryto w amoniaku, glutaminie i alaninie płynnej endospermy [5]. W dalszych badaniach przemieszczania i metabolizmu ^{14}C -, ^{15}N -asparaginy, glutaminy, kwasu asparaginowego i glutaminowego w owocujących pędach łubinu białego, autorzy potwierdzili obserwację, że asparagina stanowi najlepiej wykorzystywane źródło azotu dla tworzących się nasion [4]. Doskonale wykorzystują ^{13}C -, ^{15}N -asparaginę izolowane liścienie soi, w których około połowy pobranego z pożywki amidu zostaje włączone do syntetyzowanego białka [49].

Rola fizjologiczna tryptofanu, występującego w soku płaczu tawuły i jaśminowca w okresie wiosennego rozwoju oraz w soku rącznika i pomidora, jest jeszcze nieznaną. Transport tryptofanu z korzenia mógłby wskazywać na rolę korzenia w dostarczaniu tego prekursora kwasu indoliloctowego [50] do części nadziemnej rośliny. Wykazano, że pobieranie tryptofanu przez spory grzyba *Achlya* jest zwiększane przez cytokininy [30]. Być może, że takie zjawisko zwiększania przenikania tryptofanu z naczyń do otaczających je komórek mogłoby mieć miejsce również w roślinach wyższych.

Cytokininy

W artykułach przeglądowych z ostatnich lat omawiano nieraz rolę fizjologiczną cytokinin, syntetyzowanych w korzeniu [16, 17, 31, 53, 59]. Choć w roślinie istnieją inne niż korzeń miejsca syntezy tych związków, to pewne obserwacje wskazują, że korzeń jest głównym źródłem cytokinin w soku naczyniowym [17]. Po odcięciu pędu słonecznika w soku płaczu korzeni przez 4 dni nie spada zawartość cytokinin, ale zatopienie systemu korzeniowego powoduje obniżenie ilości cytokinin. W wierzchołkach korzenia znajduje się znacznie więcej cytokinin niż w starszych częściach korzenia. Wskazywałoby to na wierzchołkowe części korzeni jako na miejsce syn-

tezy cytokinin. Na to wskazuje też fakt wzrostu izolowanych korzeni w pozbawionej cytokinin pożywce. Cytokinin są syntetyzowane i nawet wydzielane do pożywki przez wierzchołki korzeni ryżu. Korzenie przybyszowe, wyrastające na ogonku liściowym odciętego liścia fasoli, dostarczają blaszce liściowej związki cytokininowe i w ten sposób opóźniają jej proces starzenia się [14]. We wszystkich niemal badanych sokach płaczu korzeni zawartość rybozydu zeatyny była znacznie wyższa niż innych cytokinin. W związku z tym ciekawy jest fakt wykrycia w korzeniach cykorii tylko rybozydu zeatyny; są to korzenie spichrzowe, znane z niezwyklej zdolności do regeneracji pędów [9].

Wprowadzona poprzez korzeń do młodych roślin ^3H -zeatyna była metabolizowana i przemieszczana. W korzeniu cytokinina ta ulegała przemianom do szeregu pochodnych, z których tylko niektóre wykryto w soku płaczu [17, 36]. I tak w soku rzodkwi znaleziono rybozyd zeatyny, a w soku płaczu korzeni łubinu wykryto głównie radioaktywną zeatynę oraz dwuhydrozeatynę i rybozyd zeatyny, a ponadto nieco rybotydu. Wyniki te wskazują, że część egzogennej zeatyny przekształca się w rybozyd. W tej formie jest transportowana do pędu. Dwuhydrozeatyna, powstała z egzogennej zeatyny w siewkach łubinu, również jest jedną z transportowanych cytokinin w naczyniach jawora [42]. Tak więc korzenie metabolizują nadmiar wprowadzonej zeatyny, przekształcając ją częściowo w te pochodne, które normalnie są wykrywane w soku naczyniowym, czyli przekazywane przez korzeń do pędu.

W soku płaczu korzeni nie stwierdzono dotychczas obecności glikozydów zeatyny, jedynie są takie sugestie odnośnie łubinu [12a]. Natomiast w korzeniach wykryto glikozydowe pochodne zeatyny [16, 20]. Możliwe, że glikozydy cytokininowe stanowią „zapasowe” formy cytokinin [63], dlatego interesujący wydaje się fakt ich wykrycia w korzeniu, a brak danych o występowaniu w soku naczyniowym.

Rola występującej w soku płaczu adeniny, prekursora cytokinin [63], nie jest znana. Wykazano w testach biologicznych, że adenina wraz z auksyną pobudza podziały komórkowe [63]. Transport adeniny do części nadziemnej roślin zwłaszcza w okresie wiosennego rozwoju mógłby być związany z tym jej działaniem.

IV. Podsumowanie

Badania soku płaczu korzeni, dokonane w ostatnich latach pozwoliły na ustalenie jakie związki są przemieszczane z korzenia do pędu. Badania te wniosły nowe dane o funkcji korzenia w życiu rośliny. Zagadnienie to ma znaczenie nie tylko teoretyczne, ale i praktyczne. Na przykład wieloletnie doświadczenia w dziedzinie sadowniczej wskazują na wielki wpływ korzeni na wzrost i rozwój części nadziemnej rośliny; odpowiednio dobrany system korzeniowy reguluje wcześniejsze lub późniejsze wejście drzewa w okres owocowania, a także silniejszy lub słabszy wzrost wegetatywny. Być może jest to związane z transportem różnych substancji obecnych w soku płaczu korzeni, jednak niewiele danych o składzie tego soku uzyskano dla drzew owocowych z rodz. Różowatych. Ze względów praktycznych wydaje się ważne także badanie składu soku płaczu korzeni roślin motylkowatych współ-

żyjących z bakteriami wiążącymi azot i roślin niemytlokowatych uzdolnionych do wiązania azotu np. roślin z rodzaju *Coffea*. Można przypuszczać, że rozwój nowych metod fizyko-chemicznych umożliwi i ułatwi dalsze badania związków, występujących nawet w ilościach śladowych w soku płaczu korzeni.

LITERATURA

- [1] Allen J. R. F., Baker D. A., 1980. Free tryptophan and indole-3-acetic acid levels in the leaves and vascular pathways of *Ricinus communis* L., *Planta*, 148, 69—74.
- [2] Allen J. R. F., Greenway A. M., Baker D. A., 1979. Determination of indole-3-acetic acid in xylem sap of *Ricinus communis* L. using mass fragmentography. *Planta*, 144, 299—303.
- [3] Atkins C. A., Pate J. S., Layzell D. B., 1979. Assimilation and transport of nitrogen in nonnodulated (NO_3^- -grown) *Lupinus albus* L. *Plant Physiol.* 64, 1078—1082.
- [4] Atkins C. A., Pate J. S., McNeil D. L., 1980. Phloem loading and metabolism of xylem-borne amino compounds in fruiting shoots of a *Legume*. *Jour. Exp. Bot.*, 31, 1509—1520.
- [5] Atkins C. A., Pate J. S., Sharkey P. J., 1975. Asparagine metabolism — key to the nitrogen nutrition of developing legume seeds. *Plant Physiol.* 56, 807—812.
- [6] Atkins C. A., Rainbird R. M., Pate J. S., 1980. Evidence for a purine pathway of ureide synthesis in N_2 -fixing nodules of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *Zeitschr. Pflanzenphysiol.*, 97, 249—260.
- [7] Bollard E. G., 1960. Transport in the xylem. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 11, 141—166.
- [8] Buban T., Varga A., Tromp J., Knecht E., Bruinsma J., 1978. Effects of ammonium and nitrate nutrition on the levels of zeatin and amino nitrogen in xylem sap of apple rootstocks. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.*, 89, 289—295.
- [9] Bui-Dang-Ha D., Nitsch J. P., 1970. Isolation of zeatin riboside from the chicory root. *Planta*, 95, 119—126.
- [10] Carnes M. G., Brenner M. L., Andersen C. R., 1975. Comparison of reversed-phase high-pressure liquid chromatography with Sephadex LH-20 for cytokinin analysis of tomato root pressure exudate. *Jour. Chromatogr.*, 108, 95—106.
- [11] Davey J. E., van Staden J., 1976. Cytokinin translocation: changes in zeatin and zeatin riboside levels in the root exudate of tomato plants during their development. *Planta*, 130, 69—72.
- [12] Davey J. E., van Staden J., 1978a. Cytokinin activity in *Lupinus albus*. Distribution in vegetative and flowering plants. *Physiol. Plant.*, 43, 77—81; 1978b. Distribution in fruiting plants. 43, 82—86.
- [13] Dickson R. E., 1979. Xylem translocation of amino acids from roots to shoots in cottonwood plants. *Canad. Jour. Forest Res.*, 9, 374—378.
- [14] Engelbrecht L., 1972. Cytokinins in leaf-cuttings of *Phaseolus vulgaris* L. during their development. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 163, 335—343.
- [15] Ferguson A. R., 1980. Xylem sap from *Actinidia chinensis*. Apparent differences in sap composition arising from the method of collection. *Ann. Bot.*, 46, 791—801.
- [16] Goodwin P. B., 1978. Phytohormones and growth and development of organs of the vegetative plant. W: „Phytohormones and related compounds. A comprehensive treatise”, vol. II, str. 31—173, red. Letham D. S., Goodwin P. B., Higgins T. J. V., Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, Oxford, New York.
- [17] Goodwin P. B., Gollnow B. I., Letham D. S., 1978. Phytohormones and growth correlations. — jak wyżej —, str. 215—249.
- [18] Hall S. M., Medlow G. C., 1974. Identification of IAA in phloem and root pressure saps of *Ricinus communis* L. by mass spectrometry. *Planta*, 119, 257—261.
- [19] Henson I. E., Wareing P. F., 1976. Cytokinins in *Xanthium strumarium* L. Distribution in the plant and production in the root system. *Jour. Exp. Botany*, 27, 1268—1278.
- [20] Henson I. E., Wheeler C. T., 1977. Hormones in plants bearing nitrogen-fixing root nodules: Dis-

- tribution and seasonal changes in levels of cytokinins in *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., Jour. Exp. Bot. 28, 205—214.
- [21] Herridge D. F., Atkins C. A., Pate J. S., Rainbird R. M., 1978. Allantoin and allantoic acid in the nitrogen economy of the cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). Plant Physiol., 62, 495—498.
- [22] Hocking P. J., 1980. The composition of phloem exudate and xylem sap from tree tobacco (*Nicotiana glauca* Grah.) Ann. Bot., 45, 633—643.
- [23] Jones O. P., 1973. Effects of cytokinins in xylem sap from apple trees on apple shoot growth. Jour. Hort. Sci., 48, 181—188.
- [24] Jones O. P., Pate J. S., 1976. Effect of M9 dwarfing interstocks on the amino compounds of apple xylem sap. Ann. Bot., 40, 1237.
- [25] Kannangara T., Booth A., 1974. Diffusible cytokinins in shoot apices of *Dahlia variabilis*. Jour. Exp. Bot. 25, 459—467.
- [26] Kato T., 1981. Major nitrogen compounds transported in xylem vessels from roots to top in *Citrus* trees. Physiol. Plant., 52, 275—279. Wg. Chem. Abstr. 95, 129689x.
- [27] King R. W. 1976. Implications for plant growth of the transport of regulatory compounds in phloem and xylem. W: „Transport and transfer processes in plants”, str. 415—431, red. Wardlaw I. F., Passioura J. B., Academic Press, New York, San Francisco, London.
- [28] Kirkman M. A., Mifflin B. J., 1979. The nitrate content and amino acid composition of the xylem fluid of spring wheat throughout the growing season. Jour. Sci. Food Agric., 30, 653—660.
- [29] Klämbt D., 1968. Cytokinine aus *Helianthus annuus*. Planta, 82, 170—178.
- [30] Le John H. B., 1975. A rapid and sensitive auxin binding system for detecting N⁶-substituted adenines, and some urea and thiourea derivatives, that show cytokinin activity in cell division tests. Canad. Jour. Biochem., 53, 768—778.
- [31] Letham D. S. 1978. Cytokinins. W: „Phytohormones and related compounds. A comprehensive treatise”, vol. I, str. 205—263, red. Letham D. S., Goodwin P. B., Higgins T. J. V., Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, Oxford, New York.
- [32] Matsumoto T., Yatazawa M., Yamamoto Y., 1977. Distribution and change in the contents of allantoin and allantoic acid in developing nodulating and non-nodulating soybean plants. Plant Cell Physiol., 18, 353—359.
- [33] McClure P. R., Isreal D. W., 1979. Transport of nitrogen in the xylem of soybean plants. Plant Physiol., 64, 411—416.
- [34] McNeil D. L., Atkins C. A., Pate J. S., 1979. Uptake and utilization of xylem-borne amino compounds by shoot organs of a Legume. Plant Physiol., 63, 1076—1081.
- [35] Morris R. O., Zaerr J. B., Chapman R. W., 1976. Trace enrichment of cytokinins from Douglas-fir xylem exudate. Planta, 131, 271—274.
- [36] Parker C. W., Letham D. S., Gollnow B. I. Summons R. C., Duke C. C., MacLeod J. K., 1978. Regulators of cell division in plant tissues. XXV. Metabolism of zeatin by lupin seedlings. Planta, 142, 239—251.
- [37] Pate J. S., 1973. Uptake, assimilation and transport of nitrogen compounds by plants. Soil Biol. Biochem., 5, 109—119.
- [38] Pate J. S., 1975. Exchange of solutes between phloem and xylem and circulation in the whole plant. W: „Encycl. Plant Physiol., New Ser. vol. I, Transport in plants”, str. 451—473, red. Ziemmermann M. H., Milburn J. A., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- [39] Pate J. S., 1976. Nutrients and metabolites of fluids recovered from xylem and phloem: Significance in relation to long-distance transport in plants. W: „Transport and transfer processes in plants”, str. 253—281, red. Wardlaw I. F., Passioura J. B., Academic Press, New York, San Francisco, London.
- [40] Pate J. S., Atkins C. A., Hamel K., McNeil D. L., Layzell D. B., 1979. Transport of organic solutes in phloem and xylem of a nodulated Legume. Plant Physiol., 63, 1082—1088.
- [41] Pate J. S., Atkins C. A., White S. T., Rainbird R. M., Woo K. C., 1980. Nitrogen nutrition and xylem transport of nitrogen in ureide-producing grain Legumes. Plant Physiol., 65, 961—965.
- [42] Purse J. G., Horgan R., Horgan J. M., Wareing P. F., 1976. Cytokinins of sycamore spring sap. Planta, 132, 1—8.

- [43] Reinbothe H., Mothes K., 1962. Urea, ureides, and guanidines in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13, 129—150.
- [44] Rybicka H., 1980. Tryptophan and adenine in root exudate of *Spirea*. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 175, 485—490.
- [45] Rybicka H., 1981a. Zeatin and zeatin riboside in root exudate of *Spirea arguta*. *Acta Physiol. Plant.*, 3, 51—53; 1981b. Tryptophan in root exudate of mock orange and tomato. 3, 95—98.
- [46] Rybicka H., Jankiewicz L. S., 1975. Purine compounds in root exudate from apple trees. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 168, 327—332.
- [47] Sauter J. J., 1976. Analysis of the amino acids and amides in the xylem sap of *Salix caprea*. L. in early spring. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.*, 79, 276—280.
- [48] Sauter J. J., 1981. Seasonal variation of amino acids and amides in the xylem sap of *Salix*. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.*, 101, 399—411.
- [49] Schaefer J., Skokut T. A., Stejskal E. O., McKay R. A., Varner J. E., 1981. Asparagine amide metabolism in developing cotyledons of soybean. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 78, 5978—5982.
- [50] Schneider E. A., Wightman F., 1978. Auxins. W: „Phytohormones and related compounds. A comprehensive treatise”, vol. I, str. 29—105, red. Letham D. S., Goodwin P. B., Higgins T. J. V., Elsevier/North-Holland Biomedical Press, Amsterdam, Oxford, New York.
- [51] Selman I. W., Cooper P., 1978. Changes in the free amino compounds in young tomato plants in light and darkness with particular reference to γ -aminobutyric acid. *Ann. Bot.*, 42, 627—636.
- [52] Sinha S. K., Khanna-Chopra R., Chatterjee S.R., Abrol Y. P., 1978. Composition of bleeding sap in *Vigna radiata*. *Physiol. Plant.* 42, 45—48.
- [53] Skene K. G. M., 1975. Cytokinin production by roots as a factor in the control of plant growth. W: „The development and function of roots”, str. 365—396, red. Torrey J. G., Clarkson D. T., Academic Press, London, New York, San Francisco.
- [54] van Staden J., Davey J. E., 1976. Cytokinin translocation in xylem sap of herbaceous plants. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.*, 77, 377—382.
- [55] van Staden J., Dimalla G. G., 1977. A comparison of the endogenous cytokinins in the roots and xylem exudate of Nematode-resistant and susceptible tomato cultivars. *Jour. Exp. Bot.*, 28, 1351—1356.
- [56] van Staden J., Menary R. C., 1976. Identification of cytokinins in the xylem sap of tomato. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.* 78, 262—265.
- [57] Streeter J. G., 1979. Allantoin and allantoic acid in tissues and stem exudate from field-grown soybean plants. *Plant Physiol.*, 63, 478—490.
- [58] Thomas R. J., Schrader L. E., 1981. Ureide metabolism in higher plants. *Phytochem.*, 20, 361—371.
- [59] Torrey J. G., 1976. Root hormones and plant growth. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 27, 435—459.
- [60] Tromp J., Ova J. C., 1976. Effect of time of nitrogen application on amino-nitrogen composition of roots and xylem sap of apple. *Physiol. Plant.*, 37, 29—34.
- [61] Tromp J., Ova J. C., 1981. Spring composition of xylem sap of apple with respect to amino-nitrogen and mineral elements at two root temperatures. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.*, 102, 249—255.
- [62] Waldron J. C., 1976. Nitrogen compounds transported in the xylem of sugar cane. *Austr. Jour. Plant Physiol.*, 3, 415—419.
- [63] Wareing P. F., Phillips I. D. J., 1981. Growth and differentiation in plants. 3rd ed. Pergamon Press. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt.
- [64] Yoshida R., Oritani T. Nishi A., 1971. Kinetin-like factors in the root exudate of rice plants. *Plant and Cell Physiol.*, 12, 89—84.

Dr HANNA RYBICKA

Instytut Biochemii i Biofizyki PAN, ul. Rakowiecka 36, 02-532 Warszawa