

Roślina *in vivo* – sztuka funkcjonalności wzorowanej na procesach zachodzących u zwierząt

Zofia STARCK

STARCK Z. 2011. **Plant *in vivo* – curiosity of the plant functions as compared with animal processes.** *Wiadomości Botaniczne* 55(1/2): 9–25.

All plants carry out fundamentally similar processes, affected by phytohormones and other regulators in spite of diversity of their size, anatomy, morphology and physiology, as well as ability to environmental acclimation. Under unfavorable conditions functions of some organs may avoid stress injury and/or stimulate post-stress recovery. The coordination of processes in particular organs as well as response to internal and external signals will be discussed as well as the role of substances, playing analogical or similar functions in plants and animals as similar ‘tools’ but operating in different systems. In animal organism some of them are called neurotransmitters. However plants are brain-less and mind-less organisms without nerves, blood and immunology systems, so the question is borne where and how plants store information from environmental or internal conditions? Some authors postulate, that plants possess intelligence, memory and possibility to make decision on the basis of the signals obtained. Thus a new biological discipline – Plant Neurobiology is born.

Contrary to animals, plants are autotrophic organisms. In the chloroplast they harvest light energy and convert it to chemical energy, accumulated in the ATP and NADPH which are used to assimilate CO₂, reduce SO₄²⁻ and NO₂⁻. If the electron transport chain is disturbed in the chloroplasts and mitochondria, ROS are producing affected plant processes.

The plants evolve the mechanism of water and mineral ion transport mostly by xylem, but photoassimilates, as well as other resources and some ions – by the phloem. Conducting bundles may be compared with blood system in animals. Special attention will be paid to the role of phloem as a ‘superhighway of information’, compared to the nervous system, rapidly transporting signal molecules. The sieve tubes also transport various RNA, polypeptides and proteins, transcription factors, phytohormones and other regulators. Phloem also transfers electrical signals, which are much faster transmitted than chemical ones.

Transport in the sieve tubes is selective. The phloem plasmodesmata take part in the regulation of loading and unloading processes, perhaps by sorting macromolecules during their passing through them. In the companion cells the expression of many genes takes place and their products are loaded into sieve tubes; therefore they are indirectly involved in the mechanism of phloem transport. The presented data, concerning regulation of plant processes indicates, that they developed very robust, signaling and information processing apparatus of chemical and physical pathways.

KEY WORDS: definition of life, phloem functions, plant neurobiology, regulators of processes, signals in plants and animals

WSTĘP

Ostatni, 55 Zjazd Polskiego Towarzystwa Botanicznego, pod hasłem *Planta in vivo, in vitro et in silico* zachęca do „refleksji nad życiem”, jak podkreślił prof. Mirek w słowie wstępnym do *Wiadomości Botanicznych* 2010. Przedstawiona praca obrazuje precyzyjne mechanizmy działające w roślinach, często analogiczne do mechanizmów procesów życiowych u ludzi i zwierząt. Życie to dynamiczny stan organizmów, przejawiający się w ich zdolności do wzrostu, tworzenia i odtwarzania określonych struktur rozmnażania i reagowania na bodźce, swoistego ruchu i przystosowania do zmian w otoczeniu. W czasie całej ontogenezy zachodzą procesy wzajemnie ze sobą współdziałające na różnych poziomach organizacji – od komórki do całego organizmu (Barlow 2006). Są one związane z przetwarzaniem informacji. Pełny obraz funkcjonowania całego organizmu uzyskuje się dopiero po zintegrowaniu informacji, uzyskanych z poznania specyfiki procesów na wszystkich poziomach organizacji; stąd wynika określenie „całość jest większa od sumy części” (Granier, Tardieu 2009).

W definicji biochemika – życie to zbiór wzajemnie powiązanych procesów katalizowanych przez liczne enzymy. U człowieka są one regulowane przez układ nerwowy i hormony, a u roślin – również przez hormony i inne regulatory. Z powyższych definicji wynika konieczność współdziałania struktury i funkcji oraz precyzyjna regulacja i kontrola przebiegu procesów.

Zróżnicowane definicje istoty życia roślin i zwierząt sięgają starożytności. Arystoteles (384–322 p.n.e.) przypuszczał, że rośliny posiadają życie wewnętrzne, obejmujące zdolność myślenia i pamięć. Linneusz (1707–1778) postulował, że kamienie rosną, rośliny rosną i żyją, a zwierzęta żyją, rosną i czują. Zgodnie z poglądami Darwina (1809–1882) roślina posiada mózg, zlokalizowany w wierzchołku korzenia, gdzie mieści się centrum inteligencji. Darwin uważał wierzchołki wzrostu korzenia za narząd analogiczny do mózgu u zwierząt niższych (Barlow 2006). Pogląd ten wynikał częściowo z nieprecyzyjnej definicji

mózgu. W uproszczeniu Darwin przypuszczał, że funkcję mózgu spełnia grupa komórek, które nie tylko otrzymują sygnał z komórek czuciowych, ale również potrafią przetwarzać je w informacje wysyłane do miejsc docelowych, gdzie powodują określone reakcje organizmu. U człowieka takie reakcje nazywamy odpowiedzią, co niestety w wielu przypadkach jest obecnie stosowane również odnośnie reakcji u roślin. Wierzchołków wzrostu korzenia jest wiele; zwykle otrzymują one jednocześnie kilka fizycznych i chemicznych sygnałów z gleby, które często są przeciwstawne. Roślina po odebraniu wszystkich informacji reaguje w taki sposób, aby zapewnić niezakłócone funkcjonowanie organizmu, a w perspektywie przetrwanie gatunku dzięki reprodukcji. Otrzymywane sygnały „determinują” niejako charakter wzrostu korzenia uzależniony od uwodnienia podłoża i/lub występowania substancji pokarmowych, oraz hamują wzrost w przypadku toksycznych związków, a w innych warunkach stymulują wzrost. Zdaniem Barlow’a (2006) roślina podejmuje wówczas odpowiednią „decyzję”, od której zależy charakter wzrostu organu.

Podstawową właściwością życia jest utrzymywanie stałości środowiska wewnętrznego, czyli stabilności organizmu. Stąd wewnętrzną równowagę nazwano homeostazą (od greckich słów: *homoios* – podobny, równy i *stasis* – trwanie). Podstawą życia jest możliwość przystosowywania się do środowiska, w dużym stopniu oparta na sprzężeniach zwrotnych, zdefiniowanych jako współzależność przyczynowo-skutkowa dwóch parametrów. Jest to pojęcie cybernetyczne, umożliwiające automatyczną regulację odchyień od prawidłowej homeostazy. Należy podkreślić wspólną prawidłowość u różnych organizmów żywych: przekazywanie sygnałów jest podstawą regulacji procesów życiowych.

Kluczowe pytania dotyczące organizacji życia rośliny, czyli sprawnego jej funkcjonowania, dotyczą sposobu odbierania sygnałów zarówno ze środowiska wewnętrznego i zewnętrznego a następnie ich akceptacji lub odrzucenia.

Już w podręczniku Rabera *Principles of Plant Physiology* (1933) sugerowano, że roślina

odbiera sygnały ze środowiska, nazywając je stymulatorami nawet wówczas, gdy powodowały one hamowanie procesów czy reakcji. Przedstawiono przebieg recepcji stymulatora, transmisję i reakcję rośliny. Organizm porównywano z fabryką wytwarzającą produkty, które muszą być usunięte z miejsca produkcji, do czego służy sprawny transport. Przez wiele lat hormony roślinne uważano za dominujące związki sygnałowe; obecnie tym terminem określa się bardzo wiele związków i jonów. Moim zdaniem ten termin jest nawet nadużywany.

Na powierzchni lub we wnętrzu komórek znajdują się specyficzne receptory określonych substancji sygnałowych. Podstawowym warunkiem odbioru informacji jest odnalezienie właściwego receptora sygnału i wytworzenie kompleksu cząsteczka sygnałowa-receptor. Przetwarzają one odebrane sygnały na „język zrozumiały dla komórki”, co umożliwi reakcję organizmu. Przekazywanie sygnałów na następne cząsteczki lub jony sygnałowe, zwane wtórnymi przekazywanymi, powoduje ich wzmocnienie. W przypadku światła jest to odpowiedni fotoreceptor, wyspecjalizowany w odbiorze światła o określonej długości fali i stymulację lub hamowanie regulowanych procesów, np. wzrostu, kwitnienia, fotosyntezy i ich współdziałania. Należy zaznaczyć, że ten sam sygnał – światło, podobnie temperatura, może wywoływać różną reakcję rośliny w różnych organach, w poszczególnych etapach ontogenezy. Na przykład wernalizacja, stres chłodu powodują odmienne zmiany w metabolizmie. Trudno jest wytłumaczyć mechanizmy reakcji po odbiorze jednocześnie kilku sygnałów zbieżnych lub przeciwnych. Niekiedy dotyczą one zagrożeń spowodowanych pojawieniem się stresora, a nawet multistresów. Jaka jest wówczas hierarchia reakcji na atak wirusa i jednoczesną suszę lub występowanie w atmosferze toksycznych gazów np. SO₂ czy tlenków azotu? Prawidłowa reakcja – to zamknięcie szparki, jednak w przypadku deficytowego stężenia CO₂ – jej otwarcie. Ważnym, lecz stosunkowo mało wyjaśnionym problemem jest hierarchiczność sygnałów i reakcje na multistresy; obserwuje się wówczas

efekt synergistyczny lub addytywny. Czy może roślina nie zareagować na odebrany sygnał? Jest to szczególnie ważne, gdy informacja dotyczy np. ataku patogenów, wirusów, przy jednoczesnym deficycie azotu i/lub suszy (Balachandran et al. 1997, Starck 2002). W warunkach suszy preferowana jest ekspresja genów, których produkty wpływają na zmiany metabolizmu, stymulując zwiększenie wzrostu i aktywności korzeni. W konsekwencji wzrasta wydajność pobierania i wykorzystania wody. Deficyt światła zagrażający aktywności fotosyntezy preferuje stymulację ekspresji tak zwanych „genów fotosyntezy” (Koch 1996). Organizm przeciwdziała większemu zagrożeniu. Sachs (2006) szczegółowo dyskutuje zagadnienie, jaki jest mechanizm „wytypowania” organów i procesów, które najlepiej zlikwidują zagrożenie. Wydaje się, że w każdym przypadku percepcji multisygnałów roślina trafnie realizuje reakcję, która ma charakter zintegrowany i prowadzi do podtrzymania homeostazy organizmu. W takim wyborze aktywne są hormony, szczególnie auksyna, którą nazwano głównym kontrolerem procesów (ang. *master controller*) (Sachs 2006).

Auksyny wpływają na plastyczność nie tylko wzrostu, ale również rozwoju i różnicowania, pośrednicząc w reakcji na sygnały, informujące o zmianach w środowisku (Firml 2003). Tak szeroki zakres funkcji można by określić jako zbieranie i przekazywanie informacji do tkanek docelowych, w których reakcja roślin uzależniona jest od stężenia auksyn (Jakubowska et al. 2001) oraz innych hormonów, w niektórych przypadkach o przeciwnych funkcjach. Przemieszczanie się auksyn, najczęściej biegunkowe, jest precyzyjnie regulowane przez białka hamujące lub stymulujące ich transport.

Z powyższych rozważań wynika, że podstawowe znaczenie w regulacji procesów, u roślin ma wymiana informacji. Odbywa się ona na wszystkich poziomach organizacji od ekspresji genów, przebiegu reakcji biochemicznych do współdziałania chloroplastów, mitochondriów i innych organelli oraz procesów np. fotosyntezy i oddychania. Od treści informacji uzależniona jest koordynacja przebiegu współzależnych od

siebie procesów niekiedy przeciwstawnych, jak np. zwiększenie pobierania wody w czasie suszy lub zwiększenie intensywności transpiracji w czasie zatopienia roślin, wzrost lub spoczynek, powstawanie nowych komórek lub programowana ich śmierć. Koordynacja pomiędzy procesami jest również nieodzowna pomiędzy np. fotosyntezą i oddychaniem, szczególnie w aspekcie cyrkadialnej rytmiki.

Intensywność fotosyntezy jest uzależniona między innymi od warunków oświetlenia oraz od stopnia zaopatrzenia rośliny w azot. U roślin, w przypadku deficytu azotu, stwierdzono zmiany w składzie chemicznym chloroplastów uzależnione od natężenia napromieniowania. W warunkach optymalnego oświetlenia zwiększone zaopatrzenie w azot powoduje wzrost aktywności Rubisco i asymilacji CO₂. Przy deficytowym oświetleniu roślina nie inwestuje w syntezę Rubisco, lecz w syntezę związków uczestniczących w przebiegu fazy świetlnej fotosyntezy (Hikosaka, Terashima 1995). Jest to typowy przykład zróżnicowanej reakcji roślin na jednoczesne oddziaływanie dwóch kluczowych czynników – światła i azotu.

Poza wieloma znanymi reakcjami roślin na chemiczne i fizyczne sygnały środowiska, należy wspomnieć o stosunkowo mało jeszcze znanych reakcjach na sygnały elektryczne, powodujących powstawanie potencjałów czynnościowych (Active Potential – AP) i zmiennych potencjałów (Variable Potential – VP). Powstawanie fal elektrycznych u łubinu, porównywalnych z falami u zwierząt, opisali przed laty Paszewski i Zawadzki (1973). Fale przemieszczają się na małe odległości przez plazmodesmy, a na duże – przez rurki sitowe. AP można wywołać nawet słabymi bodźcami, jak dotyk, słaby prąd elektryczny, oświetlenie lub silne zranienie, lokalne przegrzanie i in. AP przemieszcza się pomiędzy komórkami połączonymi symplastycznie. Tego typu zmianom towarzyszy transport jonów wapnia (Trębacz 1999).

Sygnały elektryczne stanowią mechanizm szybkiego przekazywania informacji między organami. Wiązki przewodzące propagują stan pobudzenia (ekscytacji) podobnie jak u zwierząt.

Sygnały elektryczne wpływają na procesy fizjologiczne, np. fotosyntezę, w warunkach silnych stresów, wymagających natychmiastowej interwencji.

Zranienie powoduje indukcję sygnałów elektrycznych przekazywanych z miejsca uszkodzenia komórek do miejsca reakcji (Koziolek et al. 2004). U pszenicy w warunkach suszy obserwowano drastyczne obniżenie intensywności fotosyntezy. Uwodnienie roślin spowodowało regenerację tego procesu po kilkunastu minutach. Zmianom intensywności fotosyntezy towarzyszył analogiczny, lecz z niewielkim wyprzedzeniem, przebieg zmian potencjału elektrycznego (Fromm, Fei 1998).

FUNKCJONOWANIE ROŚLIN I ZWIERZĄT Z WYKORZYSTYWIANIEM PODOBNYCH „NARZĘDZI”

Przy porównywaniu mechanizmów regulacji procesów życiowych u roślin, zwierząt i człowieka o diametralnie różnej anatomii i fizjologii, nasuwa się pytanie, jak wytłumaczyć rolę wielu takich samych związków pełniących funkcję pewnego rodzaju bioregulatorów u roślin i zwierząt? Z licznych badań wynika, że są to często analogiczne i multifunkcjonalne „narzędzia” wykorzystywane w podobnych reakcjach i procesach. Niektóre z nich w fizjologii zwierząt zaliczane są do neurotransmiterów – substancji chemicznych, wytwarzanych i uwalnianych przez neuron. Służą one do przekazywania informacji do innego neuronu. W komórkach powodują pobudzenie lub hamowanie procesów. Przyjmując taką definicję, nie można dosłownie porównywać występowania i funkcji neurotransmiterów u roślin nie posiadających neuronów z procesami zachodzącymi u zwierząt. Ciekawe są często zbliżone funkcje, realizowane jednak w odmiennych strukturach i warunkach.

Jako przykład – acetylocholina zaliczana jest do amin biogennych, typowych neurotransmiterów, do których należy około 30 substancji pełniących u zwierząt ważne funkcje. Acetylocholina magazynowana jest w pęcherzykach synaptycznych. Po związaniu się acetylocholiny

z receptorem, określony kanał w błonie komórkowej otwiera się umożliwiając wpływ jonów sodu do komórki i wypływ znacznie mniejszych ilości jonów potasu.

Acetylocholina występuje również w roślinach; wykryto ją u ponad 50 gatunków. Zlokalizowana jest na powierzchni komórek, gdzie mieszczą się jej receptory. Reguluje, podobnie jak w organizmach zwierząt, przepuszczalność błon między innymi dla jonów potasu, sodu i wapnia.

Aktyna to następny związek o kluczowej funkcji u zwierząt i roślin; może ona stanowić do 20% wszystkich białek komórek organizmów eukariotycznych. Występuje w cytoszkieletcie jako aktyna G (globularna).

Białka wiążące aktynę, w skrócie ABP (Actin Binding Protein), uczestniczą u zwierząt w funkcjonowaniu mikrofilamentów.

Ostatnio poznano ważną funkcję aktyny, jaką pełni ona w roślinach wraz z kalretikulina, jonami wapnia i miozyna. Dotyczy to procesu transportu różnych substancji przez plazmodesmy pomiędzy komórkami towarzyszącymi i rurkami sitowymi (Baluška et al. 2001).

ATP – adenylozotrifosforan jest kluczowym związkiem w świecie żywych organizmów, znanym od lat dwudziestych ubiegłego wieku jako nośnik energii. W czasie hydrolizy ATP wydzielana jest swobodna energia, wykorzystywana w endoergicznych reakcjach. W roślinach ATP jest syntetyzowany w mitochondriach oraz w chloroplastach. Niedawno wykryto nowe „oblicze” ATP – pełni on rolę cząsteczki sygnałowej; w organizmie człowieka jest związkiem przekazującym różnorodne sygnały dotyczące neurotransmisji skurczy mięśni, a w układzie immunologicznym – informacji o różnych zagrożeniach (Baljit, Burnstock 2010).

ATP jako donor swobodnej energii, pełni również kluczową rolę u roślin – dostarcza energii do wielu procesów życiowych, w tym do biosyntezy fotoasymilatów. Reguluje wzrost roślin i bilans pomiędzy żywotnością organizmu a jego zamieraniem, czyli znajduje się na centralnej pozycji w utrzymywaniu homeostazy komórkowej (Chivasa et al. 2009).

GABA – kwas γ -amino-masłowy jest to aminokwas niebiałkowy, w fizjologii człowieka zaliczany do cząsteczek sygnałowych, uczestniczących w procesach komórek mózgowych (Taiz, Zeiger 2002). W roślinach wykryto go w 1949 roku, jednak funkcja GABA do dziś nie jest jeszcze w pełni wyjaśniona. Synteza GABA odbywa się w cytozolu, przy udziale uaktywnionej wapniem kalmoduliny. GABA akumuluje się u roślin w warunkach stresów (Snedden et al. 1995): suszy, chłodu, przegrzania, zatopienia, zasolenia, chroniąc rośliny przed ujemnymi skutkami niekorzystnych warunków. GABA reguluje w komórkach pH i jest długodystansowym sygnałem podczas pobierania oraz akumulacji azotanów (Suwa et al. 2010). Uczestniczy w regulacji ekspresji szeregu genów. Deficyt GABA powoduje akumulację reaktywnych form tlenu (ROS) (Fait et al. 2006, Shi et al. 2010).

Kalmodulina (CaM) jest kwaśnym, niskocząsteczkowym białkiem sensorowym, o kluczowej funkcji. Występuje ona u wszystkich organizmów eukariotycznych (Tretyn 1994, Jaworski et al. 2011). CaM wiąże wapń, który jest kluczowym przekaźnikiem uczestniczącym w sygnalizacji komórkowej, w procesach wzrostu i rozwoju oraz w reakcji na stresy. CaM reguluje wiele reakcji metabolicznych, w których jon wapnia odgrywa ważną rolę. Kompleks kalmodulina – Ca^{2+} aktywuje różne białka docelowe, szczególnie enzymatyczne, katalizujące fosforylację (kinazy i fosfatazy) oraz enzymy (ATP-azy) związane z transportem jonów wapnia (Ca^{2+}). CaM ma bardzo charakterystyczną strukturę – zbudowana jest z dwóch odcinków alfa-helisy z czterema miejscami odwracalnie wiążącymi jony wapnia. Po przyłączeniu jonów wapnia kalmodulina staje się aktywna. Jej funkcja wiąże się też z udziałem w okresowej regulacji stężenia Ca^{2+} w cytoplazmie. Uwalnianie Ca^{2+} do cytozolu jest krótkotrwałe i odwracalne, ściśle regulowane – powoduje bardzo duże zmiany stężenia tego jonu w różnych przedziałach komórki.

Kalretikulina (CRT) to białko o masie cząsteczkowej 46 kDa, również powszechnie występujące u organizmów eukariotycznych

(Michalak et al. 1999, Baluška et al. 2001, Lenartowska et al. 2009).

CRT wiąże jony wapnia w różnych strukturach komórkowych, czyli podstawową funkcją CRT jest regulacja wewnątrzkomórkowej homeostazy Ca^{2+} . W reakcji na specyficzny sygnał CRT umożliwia szybką i odwracalną mobilizację jonów wapnia. Drugą nie mniej ważną funkcją CRT jako białka opiekuńczego, jest zabezpieczanie różnych białek przed agregacją i przed tworzeniem nieprawidłowych struktur. CRT występuje we wnętrzu siateczki śródplazmatycznej (ER).

U zwierząt CRT wyizolowano po raz pierwszy w 1974 roku z mięśni szkieletowych królika. W siateczce sarkoplazmatycznej mięśni gładkich CRT wiąże jony wapnia. Sugeruje się jej rolę w reakcjach immunologicznych.

U roślin CRT pełni podobną funkcję, tworząc połączenia z jonami wapnia. Ponadto CRT uważa się za multifunkcjonalne białko integrujące sygnały odbierane przez rośliny. Sugeruje się, podobnie jak u zwierząt, udział CRT w reakcjach immunologicznych. Białko to zmniejsza bowiem rozprzestrzenianie się wirusów (Chen et al. 2005). Ponadto CRT uczestniczy w reakcji obronnej na patogeny. Stresy wpływają na jego syntezę. Chłód obniża poziom transkrypcji CRT natomiast w czasie stresu osmotycznego wzmożona jest ekspresja genu tego białka (Lenartowska et al. 2009).

Melatonina (MEL) – 5-metoksy-N-acetylotryptamina jest następnym przykładem związku pełniącego zbliżone funkcje u roślin i zwierząt. Dotyczą one reakcji na zmienność warunków światło/ciemność, czyli dzień i noc. MEL jest substancją antyoksydacyjną, zmniejszającą poziom wolnych rodników (Chwełatiuk 2008).

U zwierząt MEL po raz pierwszy została wykryta w szyszynce wołu – jest ona zaliczana do neurohormonów. Reguluje rytmikę okołodobową, co wiąże się z regulacją snu, przez co pełni ona funkcję w chronobiologii. U człowieka jest syntetyzowana w nocy, a w dzień jej poziom obniża się. U ludzi w podeszłym wieku stężenie MEL maleje wraz z obniżającą się odpornością na stresy.

W latach 90. XX wieku MEL stwierdzono

również u roślin: w owocach i nasionach, liściach, pędach, bulwach i korzeniach. Zawartość tego związku waha się w bardzo szerokim przedziale (Janas et al. 2005).

W badaniach prowadzonych na łubinie MEL stymulowała wzrost etiolowanego hypokotylu, uczestniczyła też w fotoregulacji metabolizmu, w kwitnieniu, rozwoju nasion i we wzroście korzeni (Janas et al. 2005, Murch 2006). Badania nad mechanizmem działania MEL są w toku.

Hemoglobina (Hb) jest następnym „narzędziem” w metabolizmie wielu organizmów zwierzęcych i roślinnych. Jest to białko o kluczowej roli u ludzi i zwierząt, zbudowane z czterech łańcuchów polipeptydowych. Hemowa grupa w centrum cząsteczki zawiera jony żelaza (Fe^{2+}) związane z pierścieniem porfiryńowym. U zwierząt hemoglobina wiąże odwracalnie tlen oraz CO_2 . Utlenienie żelaza w hemoglobinie do Fe^{3+} powoduje jej przekształcenie w methemoglobinę (MetHb) zwaną też ferrihemoglobiną, nie mającą zdolności wiązania tlenu.

Występowanie hemoglobiny w brodawkach korzeniowych roślin motylkowatych (tak zwanej hemoglobiny symbiotycznej – symHb) jest zjawiskiem znanym od 1939 roku. Jej funkcja polega na regulacji zaopatrzenia brodawek w tlen. Umożliwia to bakteriom wiązanie azotu przy udziale nitrogenazy. Później wykazano, że hemoglobina występuje nie tylko w brodawkach roślin motylkowatych, lecz również u wielu innych gatunków, pełniąc szereg funkcji związanych głównie z utrzymaniem komórkowego stanu oksydoredukcyjnego, a w dalszej konsekwencji – homeostazy całego organizmu. Hemoglobinę wykryto między innymi w wiązkach przewodzących, w liściach, łodygach, korzeniach (w czapeczce korzeniowej) i w nasionach (w warstwie aleuronowej).

Hemoglobiny występujące w roślinach mają różną strukturę i funkcję. Ich ilość wzrasta w warunkach stresu, szczególnie deficytu tlenu (hipoksji).

Na podkreślenie zasługuje udział Hb w regulacji stężenia i biologicznej aktywności tlenku azotu (NO) (Dordas et al. 2003, Gniazdowska et al. 2009, Igamberdiev et al. 2010). Tlenek azotu

jest gazem bardzo reaktywnym, o krótkim okresie półtrwania, wynoszącym poniżej 6 sekund. NO wiąże się z różnymi substancjami; łatwo utlenia się do NO_2 , gazu bardzo toksycznego.

Tlenek azotu należy do reaktywnych form azotu (Reaktywne Formy Azotu, w skrócie RNS). Posiada właściwości wolnych rodników.

Tlenek azotu wykryto u zwierząt w latach 70. ubiegłego wieku. Zainteresowania fizjologicznymi funkcjami tego związku spowodowały, że w roku 1992 został nazwany związkiem roku, a w roku 1998 – R. F. Furchgot, L. J. Ignarro i F. Murad otrzymali nagrodę Nobla w dziedzinie medycyny i fizjologii za badania dotyczące NO jako cząsteczki sygnałowej w układzie naczyniowo-sercowym człowieka.

Fizjologicznie aktywne związki, wpływające na różne procesy, w wielu przypadkach powodują zarówno pozytywne, jak i negatywne oddziaływania na przebieg procesów życiowych, zarówno roślin jak i zwierząt. Dotyczy to również tlenu azotu. W warunkach podwyższonego stężenia NO dominuje jego działanie hamujące.

U ludzi wykazano zależność pomiędzy zmianami zawartości NO a groźnymi chorobami, takimi jak choroba Alzheimera, Parkinsona, cukrzyca, astma. Tlenek azotu obniża napięcia mięśni gładkich oraz naczyń krwionośnych, uczestniczy w reakcjach immunologicznych, oraz reguluje tętnicze ciśnienie krwi (Maassen, Hennig 2001, Grzegorzewska et al. 2009).

Badania dotyczące funkcji NO znajdują się obecnie również w centrum uwagi biologów roślin (Gniazdowska 2004, Gniazdowska, Bogatek 2007, Małolepsza 2007, Moreau et al. 2010). Pierwsza publikacja na temat wpływu NO na rośliny pojawiła się w 1998 roku. Dotyczyła reakcji na infekcje, wskazując na rolę NO w transdukcji sygnałów (Durner et al. 1998, Maassen, Hennig 2001). Już wtedy wykazano, że tlenek azotu bierze udział w inicjowaniu reakcji obronnej w roślinnej tkance zainfekowanej przez mikroorganizmy.

Różnorodna reakcja roślin na zmiany stężenia tego bardzo reaktywnego gazu powoduje konieczność funkcjonowania w komórkach

precyzyjnych mechanizmów regulacji poziomu NO. Regulacja ta polega zarówno na zmianach intensywności biosyntezy NO, jak i jego degradacji. W zależności od stężenia, NO działa różnie na wzrost korzeni; współdziała z auksyną w procesie powstawania korzeni bocznych i w geotropizmie (Lanteri et al. 2006). NO ma wpływ na elongację korzeni, przerywanie spoczynku nasion oraz ich kiełkowaniu (Oracz et al. 2009), produkcję fitoaleksyn, a także na hamowaniu procesu starzenia. Ten reaktywny związek wpływa też na organogenezę, ruchy grawitacyjne korzeni, ruchy szparek, jak również na fotosyntezę i oddychanie. Tlenek azotu odgrywa także kluczową rolę w odporności roślin na stresy. Wykazuje ochronne działanie w warunkach stresu spowodowanego suszą, zasoleniem, a także stresu oksydacyjnego.

Tlenek azotu występujący jednak w zwiększonych stężeniach wpływa ujemnie na fotosyntezę i wzrost, powoduje fragmentację DNA, a w skrajnych przypadkach może nawet być przyczyną śmierci komórki (Gniazdowska et al. 2009, Shao et al. 2010).

Mechanizm syntezy NO w roślinach jest nadal nie do końca wyjaśniony – powstaje on w ścisłym powiązaniu z metabolizmem azotowym (Małolepsza 2007, Gupta, Kaiser 2010, Moreau et al. 2010). W ostatnich latach zwraca się szczególną uwagę na rolę hemoglobiny w metabolizmie NO. W warunkach hipoksji stwierdzono ścisłe współzależności pomiędzy Hb i metabolizmem azotu (Igamberdiev et al. 2010). Hemoglobina może być zarówno związkiem uczestniczącym w obniżaniu ilości NO, jak i w jego syntezie.

Do związków „groźnych, lecz koniecznych”, podobnie jak NO, należą wspomniane już reaktywne formy tlenu ROS (Reactive Oxygen Species) powszechnie występujące u ludzi, zwierząt i roślin (Moller, Sweetlove 2010). Stanowią one grupę wolnych rodników: anionorodnik ponadtlenkowy – O_2^- , tlen singletowy, rodnik hydroksylowy – $\cdot\text{OH}$. Jedynie nadtlenek wodoru – H_2O_2 – nie jest wolnym rodnikiem, ale zaliczany jest do ROS (Szymańska, Strzałka 2010).

ROS w wielu przypadkach powoduje

dysfunkcje struktur komórkowych (Jaspers, Kangasjärvi 2010). Te bardzo reaktywne związki reagują z białkami, lipidami i kwasami nukleinowymi, w skrajnych przypadkach powstają nawet mutacje. U ludzi ROS mogą powodować zaburzenia kardiologiczne – zawały serca, udary mózgu, rozwój nowotworów. Stąd tak powszechna obawa ludzi przed powstawaniem wolnych rodników, np. na skutek nieprawidłowego odżywiania i zanieczyszczeń środowiska. Dlatego wszystkie organizmy dysponują mechanizmami usuwania wolnych rodników.

Należy jednak zaznaczyć, że ROS jest grupą substancji sygnałowych, wytwarzanych w większych ilościach, nie tylko w warunkach stresów. Reaktywne formy tlenu u roślin powstają w wielu organellach, między innymi w chloroplastach, mitochondriach, peroksysomach, w ER.

W organizmie roślinnym ROS odgrywają jednak również rolę pozytywnych regulatorów. Przekazują one roślinom informacje o konieczności modyfikacji metabolicznych, ułatwiających, a nawet umożliwiających przetrwanie stresów i likwidację powstających uszkodzeń. ROS i reaktywne formy azotu (RNS) pełnią ważne funkcje w fizjologii nasion, w czasie spoczynku i kiełkowania (Oracz et al. 2009). ROS współdziałają w wielu przypadkach z RNS, np. w aktywacji transkrypcji genów, których produkty uczestniczą w reakcjach obrony rośliny przed patogenami (Maassen, Hennig 2001). Innymi słowy ROS w wielu przypadkach ostrzegają rośliny przed niekorzystnymi czynnikami środowiska. Warunkiem utrzymania równowagi pomiędzy szkodliwym ich oddziaływaniem a pozytywnym, jest sprawne funkcjonowanie precyzyjnych mechanizmów kontroli zarówno produkcji, jak i likwidacji wolnych rodników.

SPECYFIKA „ZDOBYWANIA POKARMÓW” I ICH WYKORZYSTANIA W PROCESIE WZROSTU ROŚLIN

Okres zawrotnego rozwoju biologii molekularnej dostarczył wiele bardzo cennych informacji, ale częściowo zahamował badania prowadzone na poziomie całego organizmu.

Obserwujemy obecnie początek nowego etapu biologii roślin, wykorzystującej zdobycze poprzedniego okresu do wyjaśniania mechanizmów funkcjonowania organizmu roślinnego i regulacji poszczególnych procesów w oparciu o holistyczne rozważania (Foyer, Noctor 2002).

Podstawową właściwością roślin, różniącą je od zwierząt, jest autotroficzny sposób odżywiania na drodze fotosyntezy zlokalizowanej w chloroplastach. Można przedstawić go w najbardziej elementarny sposób, z finezyjną prostotą – jest to wytwarzanie związków organicznych z dwutlenku węgla i wody przy udziale energii słonecznej, transformowanej w energię wiązań chemicznych (Szent-Györgyi 1968). Z tego wynika, że nie grozi roślinom „kryzys energetyczny”. Do dziś, mimo ogromnego postępu w technikach naśladowujących przyrodę, człowiekowi nie udało się jednak w pełni „skopiować” tej umiejętności roślin zielonych. Tymczasem mogłaby ona w przyszłości zażegnać groźbę kryzysu energetycznego. Jesteśmy coraz bliżej tego niegdyś nieosiągalnego celu: wyprodukowania sztucznego liścia, produkującego energię chemiczną z energii słonecznej. Wykorzystywałby on światło słoneczne do rozkładu cząsteczki wody i produkcji wodoru. Powstający w takim liściu wodór mógłby być wykorzystany jako wydajne, bezpieczne paliwo przyszłości (Regalado 2010).

Produkty fotosyntezy wytworzone w roślinach są eksportowane z chloroplastów i transportowane do różnych organów, zwanych akceptorami substancji pokarmowych. Wiele z nich to organy heterotroficzne. Wyjaśnienie mechanizmu dystrybucji fotoasymilatów jest nadal w centrum uwagi fizjologów roślin (Starck 2003, 2009, 2010). Ich zainteresowania koncentrują się również nad zagadnieniem współdziałania procesów przebiegających w mitochondriach, chloroplastach (Dinakar et al. 2010) i peroksysomach, szczególnie w powiązaniu z dobowymi zmianami warunków. Gospodarka energetyczna roślin wiąże się bowiem ze współdziałaniem tych organelli, wytwarzających ATP. Metabolizm mitochondriów polega na utlenianiu cukrów wytworzonych w chloroplastach, a energia powstająca

w tym procesie jest niejako przekazywana na omawiany powyżej nośnik energetyczny, jakim jest ATP (Baljit, Burnstock 2010).

Obszerna jest obecnie wiedza na temat mechanizmów fotosyntezy i oddychania (Taiz, Zeiger 2002). Mniej natomiast przywiązywano dotychczas uwagi do dodatkowych funkcji chloroplastów, czyli wykorzystywania energii powstającej w fazie świetlnej fotosyntezy do asymilacji azotu (redukcji azotynów) i redukcji siarczanów. Duże zainteresowanie, jak już wspomniano, budzi obecnie powstawanie ROS i RNS nie tylko w czasie stresów, ale również w optymalnych warunkach środowiska. Ich synteza wynika często z niewłaściwych proporcji pomiędzy ilością produktów fazy świetlnej, NADPH i ATP a aktywnością fazy bezpośrednio niezależnej od światła, wykorzystującej te produkty. Zwiększoną syntezę ROS w chloroplastach obserwuje się np. w wiosenne, słoneczne dni, przy niskiej temperaturze, obniżającej aktywność enzymów cyklu Calvina. Powstający podstawowy produkt fazy świetlnej – NADPH – nie w pełni jest wówczas wykorzystywany do redukcji asymilowanego dwutlenku węgla. W konsekwencji nie ma dostatecznej ilości NADPH – akceptora elektronów pochodzących z chlorofilu i transportowanych z PSI. W takich przypadkach elektrony są przekazywane na tlen atmosferyczny; powstaje wówczas anionorodnik nadtlenkowy (O_2^-), rozpoczynając kaskadę dalszych przemian, powodujących powstawanie wolnych rodników, wchodzących w skład ROS.

W fazie świetlnej fotosyntezy nawet w warunkach słabego oświetlenia, lecz w przypadku zaburzeń w sprawnym wykorzystywaniu NADPH, również wzrasta produkcja ROS. Również w mitochondriach, nawet w optymalnych warunkach powstają reaktywne formy tlenu (Gould 2003).

Asymilacja azotu, pobieranego z podłoża jako azotany lub sole amonowe, jest współzależna zarówno od fotosyntezy jak i oddychania, a u roślin C_3 również od fotodyszania, którą niesłusznie nazywano procesem rozrzućnym. Na taki proces rośliny nie mogłyby sobie pozwolić. Co prawda w fotodyszaniu roślina traci węgiel w postaci wydzielanego CO_2 , jednak jest

to ważny, alternatywny szlak metaboliczny, zlokalizowany zarówno w chloroplastach, w peroksysomach i w mitochondriach, obniżający skutki stresów. W mitochondriach przebiega ponadto alternatywne oddychanie, również powodujące zmniejszenie w roślinach uszkodzeń stresowych. Oba powyżej wspomniane procesy są niejako wentylami bezpieczeństwa, ochraniającymi rośliny w niekorzystnych warunkach środowiska. Jest to następny dowód współdziałania i regulacji syndromu procesów, zapewniających homeostazę organizmu (Dinakar et al. 2010). Interakcja pomiędzy chloroplastami produkującymi ATP tylko w dzień a mitochondriami umożliwia utrzymanie optymalnego bilansu energetycznego rośliny w ciągu całej doby. Metabolizm związków węglowych i azotu, a w konsekwencji – utrzymanie optymalnych stosunków C/N, wymaga zintegrowanej kontroli ekspresji genów nie tylko w jądrze komórkowym, lecz również w chloroplastach i mitochondriach. Regulacja gospodarki azotem w roślinie wymaga kontroli zarówno poziomu azotu, jak również jego formy, w jakiej występuje on w roślinie.

W przypadku dużej ilości azotu w tkankach, rośliny motylkowate, np. soja, akumulują azot w postaci białek zapasowych, gromadzonych w organach wegetatywnych, w skrócie VSP (Vegetative Storage Proteins). Wielkość biosyntezy VSP uzależniona jest od zapotrzebowania rośliny na azot, głównie w procesie wzrostu. Jeśli wzrost jest hamowany przez niekorzystne warunki środowiska, np. suszę, powoduje to zwiększoną syntezę hormonu stresowego – kwasu jasmonowego i jego pochodnych np. jasmonianu metylu – MeJA. Hamują one wzrost. W konsekwencji następuje obniżone zużycie azotu i akumulacja VSP. Podobne zjawisko obserwowano po egzogennym wroście jasmonianów w tkankach soi. Jeśli jednak te same rośliny potraktowano dodatkowo syntetyczną auksyną – kwasem naftalenoctowym (NAA – Naphtalene Acetic Acid), stymulującym wzrost – hamowana była synteza VSP, a uruchamiany proces degradacji tych białek. Uwalniany azot roślina wykorzystywała w procesie wzrostu (DeWald et al. 1994, Starck 2004).

Wyniki powyższego, przykładowo przedstawionego doświadczenia, pozwalają na wyciągnięcie wniosku, w jaki sposób regulacja wzrostu może być współzależna od odżywiania azotem; te dwa procesy regulowane są przez hormony o przeciwstawnych funkcjach. Obecnie uważa się, że jasmoniany wpływają na przestawienie „programu działania” organizmu roślinnego (Fonseca et al. 2009), określanego niekiedy zmianą „strategii rośliny”. Zahamowanie wzrostu w czasie stresu wynika między innymi z konieczności uruchomienia kosztownych reakcji obronnych, polegających na syntezie specyficznych białek.

W warunkach deficytu tlenu w podłożu (hipoksji), jak już poprzednio wspomiano, metabolizm azotu, szczególnie azotanów, wiąże się z funkcją Hb, z redukcją azotanów do azotynów (Igamberdiev et al. 2010) i z oddychaniem korzeni. W takich warunkach redukcja azotanów może być wykorzystywana jako źródło tlenu (Igamberdiev et al. 2010). Sięgając do wyników starszych, polskich badań, warto przypomnieć, że już w latach 50. ubiegłego wieku Gumiński ze współpracownikami (1957) wykazali w doświadczeniach prowadzonych na pomidorach, że korzenie łatwiej przeżywają deficyt tlenu w warunkach ich odżywiania azotanami, dzięki możliwości wykorzystania tlenu powstającego w czasie ich redukcji.

TRAFNOŚĆ „PODEJMOWANIA DECYZJI” O KONIECZNOŚCI URUCHOMIENIA MECHANIZMÓW OBRONNYCH ROŚLIN

Porównując przebieg procesów życiowych u roślin i zwierząt, należy rozważyć, jak roślina nie posiadająca systemu odpornościowego zabezpiecza się przed atakiem wirusów, bakterii, grzybów, nicieni i innych patogenów? Trudno określić, co jest u roślin odpowiednikiem systemu immunologicznego, występującego u zwierząt.

W systemie obronnym roślin aktywny udział biorą nie tylko kwas jasmonowy i jego pochodne, lecz również kwas salicylowy, ROS, NO, kalretikulina i inne związki. Kwas salicylowy przemieszcza się systemicznie przez floem z obszaru

infekcji wirusów lub bakterii nawet do oddalonych organów (Shulaev et al. 1995, Kozłowska, Konieczny 2003). Jest on dla roślin, podobnie jak dla człowieka, ważnym „lekiem”.

Po niektórych infekcjach w obszarze bezpośrednio przylegającym do zaatakowanego, następuje zamieranie komórek, uniemożliwiające w ten sposób odżywianie patogena i jego transport w obrębie tkanek gospodarza. W warunkach infekcji wzrasta synteza ROS toksycznych dla intruza, powodując zaburzenia w przebiegu procesów życiowych, a w skrajnych przypadkach – nawet śmierć komórek. Ponadto roślina wytwarza specyficzne białka, określane skrótem PR (Patogen Related Proteins) i różne toksyczne substancje, np. fitoaleksyny. Rośliny rozpoznają i wiążą toksyczne związki wydzielane przez patogeny. Reakcje obronne są indukowane w krótkim czasie, wynoszącym tylko kilka minut. Pojawiają się inhibitory proteaz, produkowanych przez patogena, powodujące inhibicję enzymów rozkładających białka rośliny-gospodarza. Jednorazowy atak patogena często powoduje wzrost odporności na atak następny.

W roślinach w czasie biotycznych stresów syntetyzowane są RNA, zdolne do posttranslacyjnego wyciszania niektórych genów, chroniące rośliny przed wtargnięciem do organizmu szkodliwych substancji lub patogenów. Dochodzi wówczas do uruchomienia systemu obronnego – degradacji RNA intruza, np. wirusów. W odpowiedzi wirusy włączają jednak swój system obronny, wyciszając z kolei geny rośliny (Lucas, Wolf 1999). Odbywa się wówczas „walka” pomiędzy organizmami atakowanymi i atakującymi. Podobnie obustronną aktywność obserwuje się w czasie ataku mszyc, wypijających sok wprost z rurek sitowych. Rośliny motylkowate blokują wówczas płytki sitowe, pokrywając je specyficznym białkiem – forisomem; następuje zmiana konformacji tego białka z formy kryształoidu do dyspersyjnej, którą powlekana jest powierzchnia płytki sitowej. Powoduje to wówczas zablokowanie przepływu soku (Knoblauch et al. 2001). Tego typu zmiany są uzależnione od lokalnego wzrostu stężenia jonów wapnia.

Z powyższego przykładu wynika, jak precyzyjnie jest realizowana obrona przed szkodnikami i patogenami, skutecznie zastępująca złożony system immunologiczny u zwierząt. Mszyce jednak również bronią się przed zagłodzeniem; wydzielają zawarte w ślinie chelaty, utrudniając zablokowanie przepływu soku (Kno-blauch et al. 2001, Will, van Bel 2006).

Powyższe rozważania, dotyczące mechanizmu funkcjonowania organizmu roślinnego nasuwają pytania natury zasadniczej. Jeśli roślina szybko i sprawnie reaguje na bodźce, jaki jest mechanizm pozwalający na podejmowanie przeważnie „trafnych decyzji” sposobu reakcji na otrzymywane sygnały? Czy posiada ona inteligencję, czy jest w stanie zapamiętać treść odebranej informacji i czy może przewidywać zmiany warunków środowiska? Te pytania wiążą się z mechanizmem reakcji z wyprzedzeniem, na systematycznie zmieniające się warunki, np. na dobowe zmiany oświetlenia, czy sezonowe – długości dnia i nocy oraz temperatury? W ostatnich przypadkach zjawiska te są wyjaśniane jako adaptacje do regularnie zmieniających się warunków. Niektórzy biolodzy takie zamiany oraz modyfikacje morfologiczne traktują jako przejaw „długotrwałej pamięci”. Rzutują one na zachowanie się roślin w nadchodzącym okresie (np. zimowym), w którym specyficzne sygnały, takie jak niska temperatura, czy skracające się dni, są odbierane, a być może zapamiętywane przez organizm roślinny (Baluška et al. 2006, Barlow 2006).

Powyżej przedstawiona problematyka jest do dziś dyskutowana, lecz ciągle brak dostatecznie udokumentowanych wniosków. Od lat toczy się dyskusja, czy roślina pozbawiona systemu nerwowego może posiadać inteligencję i pamięć? W ostatnich latach rozważania biologów doprowadziły do powstania nowej dyscypliny – neurobiologii roślin. Pierwsze Sympozjum Neurobiologów Roślin odbyło się w 2005 roku we Florencji. Zielone rośliny traktowane są przez neurobiologów roślin jako organizmy inteligentne, obdarzone pamięcią, pozwalającą na proces uczenia się i wykorzystywania zapamiętanych faktów w realizacji „strategii życiowej”

(Trewavas 2002, 2003, 2006, Baluška et al. 2006). Z definicji wynika, że inteligencja to kompleks adaptacyjnych zachowań organizmu, wykorzystywany w komunikacji międzyorganowej. Inaczej ujmując, inteligencja jest cechą umysłu odpowiadającą za umiejętność rozwiązywania problemów, skuteczność poszukiwania trafnych rozwiązań oraz sprawność działania w trudnych sytuacjach (Trewavas 2002). Traktując rośliny jako organizmy inteligentne, należałoby przyjąć, że „zarządzanie odbywa się u nich bez udziału umysłu” (czyli po angielsku *mindless mastery*).

Tego typu rozważania graniczące niekiedy z filozofią, jak już wspomniano, nie są nowe. W poglądach przedstawionych w pracach Darwina „centrami inteligencji” mogą być wierzchołki wzrostu korzenia.

Zdaniem neurobiologów rośliny wykształciły kompleks zintegrowanych hormonów, uczestniczących w procesach regulacji, pozbawiony jednak zcentralizowanego ośrodka. Posługując się taką definicją inteligencji, można przytoczyć przykłady przekazywania informacji np. o zagrożeniu infekcją wirusową. Zaatakowany wirusem mozaiki tytoniowej liść wysyła do młodszych liści (w kierunku akropetalnym) cząsteczkę sygnałową przemieszczaną systemicznie, którą jest kwas salicylowy (Shulaev et al. 1995).

Roślina pod koniec nocnej ciemności, przed oświetleniem przygotowuje się z wyprzedzeniem do wznowienia procesu fotosyntezy poprzez aktywację enzymów uczestniczących w tym procesie. Czas trwania takich przygotowań wynosi od kilku minut nawet do godzin, gdyż jest uzależniony od aktywności mitochondriów, przekazujących chloroplastom niektóre metabolity, w tym ATP (Gardeström et al. 2002).

Oba powyższe zjawiska prowokują pytanie, czy mogą one być wyjaśniane bez postulowania, że są to objawy inteligencji roślin? Obecnie trwa zacięta dyskusja nad słusznością przypisywania roślinom inteligencji i świadomego działania, analogicznego do procesów odbywających się u ludzi i zwierząt (Trewavas 2002, 2003). W wielu pracach spotyka się bardzo ostrą krytykę wyżej opisanych poglądów (Firm 2004).

Stawiane zarzuty dotyczą zbyt dosłownego porównywania ludzi i roślin, czyli pewnego rodzaju personifikacji roślin, którym przypisuje się cechy ludzkie. Trewavas zacięcie broni jednak swoich koncepcji (Trewavas 2004, 2006), odpierając stawiane jego hipotezom zarzuty. Choć rozbieżność poglądów jest drastyczna, to jednak zagadnienia te budzą coraz większe zainteresowania biologów roślin. Uzyskanie odpowiedzi, czy rośliny są inteligentne, uzależnione jest jednak od poznania precyzyjnego mechanizmu funkcjonowania zintegrowanego organizmu roślinnego, uzależnionego w dużym stopniu od precyzyjnych metod badawczych.

**FUNKCJA TKANEK PRZEWODZĄCYCH:
TRANSPORT SUBSTANCJI
POKARMOWYCH I PRZEKAZYWANIE
INFORMACJI; PORÓWNANIE
Z UKŁADEM NERWOWYM
I KRWIONOŚNYM ZWIERZĄT**

Powyżej opisane mechanizmy regulacji przykładowo wybranych procesów, łącznie z dyskusją, dotyczącą ewentualnej inteligencji roślin, nawiązują do precyzyjnie zorganizowanego organizmu człowieka, gdzie produkty rozkładu substancji pokarmowych są rozprowadzane w krwioobiegu, natomiast funkcje koordynacyjne i sygnałowe spełnia system nerwowy. Pojawia się pytanie: w jakim stopniu rola floemu polega na międzyorganowej koordynacji procesów?

Bose w podręczniku *The Physiology of The Ascent of Sap* (1923) określił proces transportu jako „nieuchwytny problem w fizjologii roślin” i porównał tkanki przewodzące z nerwami. Ta hipoteza hinduskiego uczonego wielkiej miary do dziś nie została w pełni zaakceptowana. Neurobiologia roślin nawiązuje jednak do takiego wyjaśnienia funkcji tkanek przewodzących.

Floem i ksylem pełnią rolę analogiczną do układu krwionośnego, rozprowadzającego produkty powstające po strawieniu pokarmów. We floemie przemieszczane są ponadto nośniki różnych informacji i regulatory procesów życiowych, które muszą jak najszybciej dotrzeć

do „adresata”. Dotyczy to zarówno transportu na duże odległości substancji pokarmowych – różnego typu aminokwasów i białek oraz RNA i innych substancji o różnorodnych funkcjach. Wiele z nich to regulatory procesów życiowych, głównie hormony.

Tkanek przewodzącą, zgodnie z propozycją Jorgensen’a et al. (1998) można nazwać swego rodzaju magistralą informacji. Już w latach 50. ubiegłego stulecia Milne i Milne (1959), w monografii *Plant life* określili floem jako „drogę wykorzystywaną w dystrybucji hormonów”. Obecnie potwierdzono już transport wszystkich hormonów przez rurki sitowe. Nie wyklucza to jednak ich transportu, np. cytokinin, również przez ksylem. W rurkach sitowych pozbawionych jądra komórkowego transportowane są produkty ekspresji wielu genów, odbywającej się w komórkach towarzyszących floemu. Tlenek azotu i jego pochodne transportowane są w rurkach sitowych, co można nawet obserwować stosując metodę fluorescencyjną (Gaupe et al. 2008).

Ostatnio dużą wagę przywiązuje się do funkcji miRNA (mikroRNA), pełniących rolę regulatorów na poziomie potranskrypcyjnym (Hukowska-Szematowicz, Deptuła 2010). W rurkach sitowych miRNA przekazuje np. informacje o zawartości w roślinach siarki, fosforu i miedzi (Buhtz et al. 2008). W przypadku deficytu tych pierwiastków roślina otrzymuje sygnał o konieczności zwiększonego zaopatrzeniu rośliny w składniki mineralne. Uruchamiana jest wówczas synteza bardziej wydajnych transporterów tych jonów. Zwiększone jest wówczas pobieranie z podłoża powyższych pierwiastków i usprawniony ich transport.

Dużą rolę odgrywa też transport RNA wyszczepiający geny patogenów atakujących tkanki przewodzące, których ekspresja nie byłaby dla rośliny pożądana.

Kluczowe znaczenie ma również floemowy transport wielu białek utrzymujących strukturę tej tkanki. Inne białka są regulatorami ekspresji genów zlokalizowanych w komórkach towarzyszących. Ważną funkcję spełnia białko przekazywane z liści do wierzchołka wzrostu,

będące produktem ekspresji genu FT (Flowering Locus T); ta ekspresja realizowana jest w wyniku indukcji fotoperiodycznej. Białko FT pełni funkcję stymulatora kwitnienia, a w opinii niektórych badaczy – hormonu kwitnienia analogicznego do poszukiwanego od lat florigenu (Notaguchi et al. 2008). Należy tu zaznaczyć, że transport substancji do merystemu wierzchołkowego jest pod ścisłą kontrolą. Nie mogą tam wnikać wirusy i wiroidy oraz bardzo wiele innych związków w przeciwieństwie do białka FT.

Powyższe przykłady ilustrują udział floemu w koordynacji licznych procesów: zakwitania, dystrybucji asymilatów, odżywiania mineralnego (Starck 2008).

Przy tak wielkiej różnorodności substancji wędrujących przez floem, pełniących kluczowe funkcje, na szczególną uwagę zasługuje wyjaśnienie mechanizmu transportu w rurek sitowych. Obecnie powszechnie zaakceptowana jest hipoteza Müncha, opublikowana w 1930 roku w jego monografii o transporcie. Postulował on masowy przepływ soku floemowego pod ciśnieniem, analogicznie do przepływu wody w rzece, w której transport rozpuszczonych substancji odbywa się w sposób jednorodny. Związki te byłyby przemieszczane w jednym kierunku i z jednakową szybkością. Taki obraz mechanizmu transportu w rurek sitowych w pewnym stopniu odbiega jednak od wyników współczesnych badań opisanych powyżej. Hipoteza Müncha nie wyjaśnia, jaki jest mechanizm zróżnicowania transportu różnych związków w rurek sitowych i ich przekazywania do poszczególnych organów. Pojawiają się też pytania: w jaki sposób roślina selektywnie przekazuje związki do rurek sitowych lub hamuje ich transport; jak reguluje ich transport do otaczających tkanek; jak różnicuje przemieszczanie się różnych cząsteczek w aspekcie ilości i szybkości transportu? Pełnej odpowiedzi na te podstawowe pytania jeszcze nie znamy. Transport na duże odległości we floemie jest kontrolowany zarówno na poziomie retencji i uwalniania substancji z rurek sitowych (Ayre et al. 2003).

Nie ulega jednak wątpliwości, że upraszczając problem, zarówno załadowywanie

i rozładowywanie floemu, odbywające się przez plazmodesmy jest pod ścisłą kontrolą, w której podstawową rolę odgrywają różne białka, w tym białka opiekuńcze (chaperony) (Taoka et al. 2007). Warunkiem umożliwiającym przedostanie się substancji do rurki sitowej mogą być zmiany w strukturze transportowanej cząsteczce, rozpoznawane i niejako akceptowane lub eliminowane w plasmolemach. Zmiany te umożliwiają wnikanie związku do rurki sitowej. W innych przypadkach, wykluczają przejście przez plazmodesmy bądź tylko utrudniają wnikanie związku do rurki sitowej. W jeszcze innych przypadkach utrudnione jest wydostawanie się substancji z rurki sitowej. Takim przykładem jest białko – serpina; załadowane do rurek sitowych, ale nie może się z nich wydostać (Pettersen et al. 2005).

Z przytoczonych faktów wypływa wniosek, że klasyczna hipoteza Müncha wymaga zmodyfikowania. We floemie odbywa się bardzo precyzyjnie regulowana i kontrolowana selektywność transportowanych substancji, zarówno na poziomie załadowywania, transportu, jak i rozładowywania floemu. Jest to jednym z warunków optymalnej w określonych warunkach dystrybucji zarówno substancji pokarmowych, sygnałowych oraz regulatorowych.

PODSUMOWANIE

Kunst funkcjonowania roślin coraz lepiej jest poznawany dzięki nowoczesnym metodom badawczym; obecnie badania prowadzone są na różnych poziomach organizacji organizmu. Po okresie badań z dominacją biologii molekularnej, w centrum zainteresowań znajdują się obecnie problemy analizy funkcjonowania całego organizmu, a szczególnie współdziałania procesów i organów.

Na podstawie powyżej przedstawionych „migawek” ilustrujących w wielkim uproszczeniu mechanizmy funkcjonowania procesów życiowych roślin, przedstawiono przykłady regulacji, a jednocześnie kontroli przebiegu procesów życiowych. Kluczową rolę odgrywają sygnały, sprawnie odbierane ze środowiska

i przekazywane do receptorów, przy udziale różnorodnych substancji sygnałowych. W wielu przypadkach u roślin są one analogiczne jak u ludzi i zwierząt. Kluczową rolę w tych procesach odgrywają tkanki przewodzące, głównie floem, transportujące zarówno substancje pokarmowe jak również regulatorowe. Umożliwia to integrację przebiegu procesów życiowych nawet w niekorzystnych warunkach środowiska.

PODZIĘKOWANIA. Paniom Prof. dr hab. Renacie Bogatek oraz Prof. dr hab. Barbarze Zagdańskiej składam serdeczne podziękowania za przejrzenie artykułu i cenne uwagi oraz dyskusję nad przedstawioną w pracy problematyką.

LITERATURA

- AYRE B. G., KELLER F., TURGEON R. 2003. Symplastic continuity between companion cells and the translocation stream: long-distance transport is controlled by retention and retrieval mechanisms in the phloem. *Pl. Physiol.* **131**: 1518–1528.
- BALACHANDRAN S., HULL R. J., MARTINS R. A., VAADIA Y., LUCAS W. J. 1997. Influence of environmental stress biomass partitioning in transgenic tobacco plants expressing the movement protein of tobacco mosaic virus. *Pl. Physiol.* **114**: 475–481.
- BALJIT S., BURNSTOCK G. 2010. Podwójne życie ATP. *Świat Nauki* **1**: 38–44.
- BALUŠKA F., CVRKOVA F., KENDRICK-JONES J., VOLKMANN D. 2001. Sink plasmodesmata as gateways for phloem unloading. Myosin VIII and calreticulin as molecular determinants of sink strength? *Pl. Physiol.* **126**: 39–46.
- BALUŠKA F., VOLKMANN D., HLAVACKA A., MANCUSO S., BARLOW P. W. 2006. Neurobiological view of plants and their body plan. W: F. BALUŠKA, S. MANCUSO, D. VOLKMANN (eds.), *Communications in plants: neuronal aspects of plant life*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 19–35.
- BARLOW P. W. 2006. Charles Darwin and the plant root apex: closing a gap in living systems theory as applied to plants. W: F. BALUŠKA, S. MANCUSO, D. VOLKMANN (eds.), *Communications in plants: neuronal aspects of plant life*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 37–52.
- BOSE J. C. 1923. *The Physiology of the ascent of sap*. Longmans, Green and Co, London.
- BUHTZ A., SPRINGER F., CHAPPELL L., BAULCOMBE D. C., KEHR J. 2008. Identification and characterization of small RNAs from the phloem of *Brassica napus*. *Plant Journal* **53**: 739–749.
- CHEN M. H., TIAN G. W., GAFNI Y., CITOVSKY V. 2005. Effects of calreticulin on viral cell-to-cell movement. *Pl. Physiol.* **138**: 1866–1876.
- CHIVASA S., MURPHY A. M., HAMILTON J. M., LINDSEY K., CARR J. P., SLABAS A. R. 2009. Extracellular ATP is a regulator of pathogen defence in plants. *Plant Journal* **60**(3): 436–448.
- CHWELATIUK E. 2008. Melatonina u ssaków – związek o wielu funkcjach. *Kosmos* **57**(1–2): 93–102.
- DEWALD D. B., SADKA A., MULLET J. E. 1994. Sucrose modulation of soybean VSP gene expression is inhibited by auxin. *Pl. Physiol.* **104**: 439–444.
- DINAKAR C., ABHAYPRATAP V., YEAPLA S. R., RAGHAVENDRA A. S., PADMASREE K. 2010. Importance of ROS and antioxidant system during the beneficial interactions of mitochondrial metabolism with photosynthetic carbon assimilation. *Planta* **231**(2): 461–474.
- DORDAS C., RIVOAL J., HILL R. D. 2003. Plant haemoglobins, nitric oxide and hypoxic stress. *Ann. Bot.* **91**: 173–178.
- DURNER J., WENDEHENNE D., KLESSIG D. F. 1998. Defence gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP and cyclic ADP-ribose. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **95**: 10328–10333.
- FAIT A., YELLIN A., FROMM H. 2006. GABA and GHB neurotransmitters in plants and animals. W: F. BALUŠKA, S. MANCUSO, D. VOLKMANN (eds.), *Communications in plants: neuronal aspects of plant life*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 171–185.
- FIRML J. 2003. Auxin transport – shaping the plant. *Current Opinion in Plant Biology* **6**: 7–12.
- FIRN R. 2004. Plant intelligence: an alternative point of view. *Ann. Bot.* **93**: 345–351.
- FONSECA S., CHICO J. M., SOLANO R. 2009. The jasmonate pathway: The ligand, the receptor and the core signalling module. *Current Opinion in Plant Biology* **12**: 539–547.
- FOYER C. H., NOCTOR G. 2002. Photosynthetic nitrogen assimilation: inter-pathway control and signaling. W: C. H. FOYER, G. NOCTOR, (eds.), *Photosynthetic nitrogen assimilation and associated carbon and respiratory metabolism*. Advances in Photosynthesis Research, 12. Kluwer, Amsterdam, s. 1–22.
- FROMM J., FEI H. 1998. Electrical signalling and gas exchange in maize plants of drying soil. *Pl. Sci.* **132**: 203–213.
- GARDESTRÖM P., IGAMBERDIEV A. U., RAGHAVENDRA A. S. 2002. Mitochondrial functions in the light and signifi-

- cance to carbon-nitrogen interactions. W: C. H. FOYER, G. NOCTOR, (eds.), Photosynthetic nitrogen assimilation and associated carbon and respiratory metabolism. Advances in Photosynthesis Research, 12. Kluwer, Amsterdam, s. 151–172.
- GAUPELS F., FURCH A. C. U., WILL T., MUR L. A. J., KOGLER K.-H., VAN BEL A. J. E. 2008. Nitric oxide generation in *Vicia faba* phloem cells reveals them to be sensitive detectors as well as possible systemic transducers of stress signals. *New Phytol.* **178**(3): 634–646.
- GNIAZDOWSKA A. 2004. Rola tlenu azotu w metabolizmie komórki roślinnej. *Kosmos* 3–4: 343–355.
- GNIAZDOWSKA A., BOGATEK R. 2007. Regulacyjna rola tlenu azotu w kiełkowaniu nasion. *Postępy Biologii Komórki* **34**: 431–443.
- GNIAZDOWSKA A., KRASUSKA U., CZAJKOWSKA K., WIERZBICKI M., BOGATEK R. 2009. Tlenek azotu i hemoglobiny roślinne. *Postępy Biologii Komórki* **36**: 233–250.
- GOULD K. S. 2003. Free radicals, oxidative stress and antioxidants. W: B. THOMAS, D. J. MURPHY, B. G. MURRAY (eds.), Abiotic stresses, Encyclopedia of applied plant sciences. Elsevier Academic Press, New York, s. 9–16.
- GRANIER C., TARDIEU F. 2009. Multi-scale phenotyping of leaf expansion in response to environmental changes: the whole is more than the sum of parts. *Pl. Cell Environ.* **32**(9): 1175–1184.
- GRZEGORZEWSKA W., JAWORSKI K., SZMIDT-JAWORSKA A. 2009. Rola tlenu azotu w odpowiedzi roślin na stres abiotyczny. *Postępy Biologii Komórki* **36**(4): 663–678.
- GUMIŃSKI S., CZERWIŃSKI W., UNGER E., SKRABKA H. 1957. Badania nad oddychaniem korzeni. Cz. II. Wpływ niektórych związków mineralnych. *Acta Soc. Bot. Poloniae* **26**: 631–645.
- GUPTA K. J., KAISER W. M. 2010. Production and scavenging of nitric oxide by barley root mitochondria. *Pl. Cell Physiol.* **51**(4): 576–584.
- HIKOSAKA K., TERASHIMA I. 1995. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Pl. Cell Environ.* **18**: 605–618.
- HUKOWSKA-SZEMATOWICZ B., DEPTUŁA W. 2007. Biologiczna rola mikroRNA (miRNA) – nowe dane. *Postępy Biologii Komórki* **34**: 585–597.
- IGAMBERDIEV A. U., BYKOVA N. V., SHAH J. K., HILL R. D. 2010. Anoxic nitric oxide cycling in plants: participating reactions and possible mechanisms. *Physiol. Pl.* **138**(4): 393–404.
- JAKUBOWSKA A., ZIELIŃSKA E., KOWALCZYK S. 2001. Metabolizm i transport auksyn w roślinach. *Postępy Biochemii* **47**(2): 163–182.
- JANAS K. M., SZAFRAŃSKA K., POSMYK M. 2005. Melatonina w roślinach. *Kosmos* **54**: 251–258.
- JASPERS P., KANGASJÄRVI J. 2010. Reactive oxygen species in abiotic stress signaling. *Physiol. Pl.* **138**: 405–413.
- JORGENSEN R. A., ATKINSON R. G., FORSTER R. L. S., LUCAS W. J. 1998. An RNA-based information superhighway in plants. *Science* **279**: 1486–1487.
- JAWORSKI K., SWIEŻAWSKA B., SZMIDT-JAWORSKA A. 2011. Kalmodulina i białka z nią spokrewnione u roślin. *Postępy Biologii Komórki* **38**: 111–128.
- KNOBLAUCH M., PETERS W. S., EHLERS K., VAN BEL A. J. E. 2001. Reversible calcium-regulated stopcocks in legume sieve tubes. *Pl. Cell* **13**: 989–992.
- KOCH K. E. 1996. Carbohydrate-modulated gene expression in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **47**: 509–540.
- KOZIOLEK C., GRAMS T. E. E., SCHREIBER U., MATYSSEK R., FROMM J. 2004. Transient knockout of photosynthesis mediated by electrical signal. *New Phytologist* **161**(3): 715–722.
- KOZŁOWSKA M., KONIECZNY G. 2003. Biologia odporności roślin na patogeny i szkodniki. Wydawnictwo Akademii Rolniczej, Poznań.
- LANTERI M. L., GRAZIANO M., CORREA-ARAGUNDE N., LAMATTINA L. 2006. From cell division to organ shape: nitric oxide is involved in auxin-mediated root development. W: F. BALUŠKA, S. MANCUSO, D. VÖLK-MANN (eds.), Communications in plants: neuronal aspects of plant life Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 123–136.
- LENARTOWSKA M., WALCZEWSKI J., LENARTOWSKI R. 2009. Kalretikulina – budowa, lokalizacja komórkowa oraz proponowane funkcje u zwierząt i roślin. *Postępy Biochemii* **55**(4): 406–415.
- LUCAS W. J., WOLF S. 1999. Connections between virus movement, macromolecular signalling and assimilate allocation. *Current Opinion in Plant Biology* **2**: 192–197.
- MAŁOLEPSZA U. 2007. Biosynteza tlenu azotu w roślinach. *Postępy Biochemii* **53**: 263–271.
- MAASSEN A., HENNIG J. 2001. Udział tlenu azotu w odpowiedzi roślin na infekcje. *Postępy Biochemii* **47**(2): 192–199.
- MICHALAK M., CORBETT E. F., MESAELI N., NAKAMURA K., OPAS M. 1999. Calreticulin: one protein, one gene, many functions. *Biochemical Journal* **344**: 281–292.
- MICHALAK M., GROENENDYK J., SZABO E., GOLD L., OPAS M. 2009. Calreticulin, a multi-process calcium-buffering chaperone of the endoplasmic reticulum. *Biochemical Journal* **417**: 651–666.

- MILNE L. J., MILNE M. 1959. Plant Life. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, NJ.
- MOLLER I. M., SWEETLOVE L. J. 2010. ROS signalling – specificity is required. *Trends in Plant Science* **15**(7): 370–374.
- MOREAU M., LINDERMAYR C., DURNER J., KLESSIG D. F. 2010. NO synthesis and signaling in plants – where do we stand? *Physiol. Pl.* **138**(4): 372–383.
- MÜNCH E. 1930. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Verlag von Gustav Fischer, Jena.
- MURCH S. J. 2006. What is the role for melatonin in plants? W: F. BALUŠKA, S. MANCUSO, D. VOLKMANN (eds.), Communications in plants: neuronal aspects of plant life. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 137–151.
- NOTAGUCHI M., ABE M., KIMURA T., DAIMON Y., KOBAYASHI T., YAMAGUCHI A., TOMITA Y., DOHI K., MORI M., ARAKI T. 2008 Long-Distance, Graft-Transmissible action of Arabidopsis FLOWERING LOCUS T protein to promote flowering. *Pl. Cell Physiol.* **49**(11): 1645–1658.
- ORACZ K., EL-MAAROUF-BOUATEAU H., KRANNER I., BOGATEK R., CORBINEAU F., BAILLY C. 2009. The mechanisms involved in seed dormancy alleviation by hydrogen cyanide unravel the role of reactive oxygen species as key actors of cellular signalling during germination. *Pl. Physiol.* **150**: 494–505.
- PASZEWSKI A., ZAWADZKI T. 1973. Action potential in *Lupinus angustifolius* L. shoot. *J. Exp. Bot.* **24**: 804–809.
- PETERSEN M. C., JØRN HEJGAARD J., THOMPSON G. A., SCHULZ A. 2005. Cucurbit phloem serpins are graft-transmissible and appear to be resistant to turnover in the sieve element-companion cell complex. *J. Exp. Bot.* **56**: 3111–3120.
- RABER O. L. 1933. Principles of plant physiology. The Macmillan Co., New York.
- REGALADO A. 2010. Wynaleźć liść. *Świat Nauki* **11**: 72–75.
- SACHS T. 2006. How can plants choose the most promising organs? W: F. BALUŠKA, S. MANCUSO, D. VOLKMANN (eds.), Communications in plants: neuronal aspects of plant life. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 53–63.
- SHAO R., WANG K., SHANGGUAN Z. 2010. Cytokinin-induced photosynthetic adaptability of *Zea mays* L. to drought stress associated with nitric oxide signal: probed by ESR spectroscopy and fast OJIP fluorescence rise. *J. Pl. Physiol.* **167**(6): 472–479.
- SHI S.Q., SHI Z., JIANG Z. P., QI L. W., SUN X. M., LI C. X., LIU J. F., XIAO W. F., ZHANG S.-G. 2010. Effects of exogenous GABA on gene expression of *Caragana intermedia* roots under NaCl stress: regulatory roles for H₂O₂ and ethylene production. *Pl. Cell Environ.* **33**(2): 149–162.
- SHULAEV V., LEON J., RASKIN I. 1995. Is salicylic acid translocated signal of systemic acquired resistance in tobacco? *Pl. Cell* **7**: 1691–1701.
- SNEDDEN W. A., TUIN L. G., ORESNIK I. J., LAYZELL D. B. 1995. Gaba shunt in developing soybean seeds is associated with hypoxia. *Physiol. Pl.* **94**: 219–228.
- STARCK Z. 2002. Mechanizmy integracji procesów fotosyntezy i dystrybucji biomasy w niekorzystnych warunkach środowiska. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* **481**: 113–123.
- STARCK Z. 2003. Transport i dystrybucja substancji pokarmowych w roślinach. Wydaw. SGGW, Warszawa.
- STARCK Z. 2004. Plastyczność współdziałania metabolizmu azotu i węgla w niekorzystnych warunkach środowiska. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* **496**: 85–102.
- STARCK Z. 2008. Funkcja tkanek przewodzących: zaopatrzenie w substancje pokarmowe i udział w koordynacji procesów w roślinach. *Kosmos* **57**(1–2): 67–83.
- STARCK Z. 2009. Dystrybucja fotoasymilatów kluczowym procesem determinującym plon. *Postępy Nauk Rolniczych* **2**: 51–59.
- STARCK Z. 2010. Wpływ warunków stresowych na koordynację wytwarzania i dystrybucji fotoasymilatów. *Postępy Nauk Rolniczych* **1**: 9–26.
- SUWA R., HAKATA H., HARA H., EL-SHEMY H. A., ADU-GY-AMFI J. J., NGUYEN N. T., KANAI S., LIGHTFOOT D. A., MOHAPATRA P. K., FUJITA K. 2010. High temperature effects on photosynthate partitioning and sugar metabolism during ear expansion in maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Pl. Physiol. Biochem.* **48**(2–3): 124–130.
- SZENT-GYÓRGYI A., tł. J. STOLAREK. 1968. Wstęp do biologii submolekularnej. Państw. Wydaw. Nauk., Warszawa.
- SZYMAŃSKA R., STRZAŁKA K. 2010. Reaktywne formy tlenu w roślinach: powstawanie, dezaktywacja i rola w przekazywaniu sygnału. *Postępy Biochemii* **56**: 182–190.
- TAIZ L., ZEIGER E. (eds.) 2002. Plant Physiology. Third Edition, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- TAOKA K. I., HAM B. K., XOCONOSTLE-CAZARES B., ROJAS M. R., LUCAS W. J. 2007. Reciprocal Phosphorylation and Glycosylation Recognition Motifs Control NCAPP1 Interaction with Pumpkin Phloem Proteins and Their Cell-to-Cell Movemen. *Pl. Cell* **19**: 1866–1884.
- TRĘBACZ K. 1999. Mechanizmy przekazywania sygnałów w obrębie komórek i całych roślin. *Postępy Biologii Komórki* **26**: 95–108.

- TRETYN A. 1994. Wapń w komórkach eukariotycznych, występowanie, transport i komórkowy mechanizm działania. Wydaw. Naukowe PWN, Warszawa.
- TREWAVAS A. 2004. Aspects of plant intelligence: an answer to Firm. *Ann. Bot.* **93**(4): 353–357.
- TREWAVAS A. 2006. The green plant as an intelligent organism. W: F. BALUŠKA, S. MANCUSO, D. VOLKMANN (eds.), *Communications in plants: neuronal aspects of plant life*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, s. 1–18.
- TREWAVAS A. J. 2002. Concepts: Mindless mastery. *Nature* **415**: 841.
- TREWAVAS A. J. 2003. Aspects of plant intelligence. *Ann. Bot.* **92**: 1–20.
- WILL T., VAN BEL A. J. E. 2006. Physical and chemical interactions between aphids and plants. *J. Exp. Bot.* **57**(4): 729–737.