

# Rola tlenu azotu w biologii roślin

**Gdy pada pytanie jakie gazy mają znaczenie dla rozwoju roślin z reguły odpowiadamy tlen i dwutlenek węgla. Okazuje się, że taka odpowiedź jest niepełna. Tlenek azotu ma również swoje miejsce w życiu rośliny. Miejsce niepoślednie co dokumentuje poniższy artykuł.**

■ ANNA MAJ, AGNIESZKA MOSTOWSKA

**T**lenek azotu (NO) jest cząsteczką występującą powszechnie w środowisku naturalnym i uczestniczącą w wielu procesach. Mają na to wpływ, między innymi, jego właściwości a zwłaszcza to, że tlenek azotu jest związkem bardzo reaktywnym, dobrze rozpuszczalnym w wodzie i swobodnie dyfundującym przez błony biologiczne. Jednak również te same cechy do niedawna uniemożliwiały dokładne zmierzenie, w warunkach laboratoryjnych, poziomu tlenu azotu i zbadanie jego roli w systemach biologicznych. Po odkryciu roli tlenu azotu w rozluźnianiu śród błonka, dokładniej zaczęto badać jego udział w procesach komórek zwierzęcych. Efekty tych badań nagrodzono Nagrodą Nobla w dziedzinie Fizjologii i Medycyny w 1998 roku.

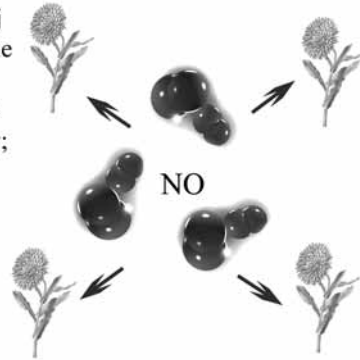
Badanie roli tlenu azotu w komórkach roślinnych może wydawać się mniej istotne i nie dające równie spektakularnych rezultatów jak badania jego wpływu na metabolizm komórek zwierzęcych. Tym niemniej, badanie działania tlenu azotu w komórkach roślinnych ma nie tylko charakter poznawczy. Wiedza zdobyta na temat roli tlenu azotu u roślin może zostać wykorzystana w praktyce. Między innymi poznanie roli tej cząsteczki w mechanizmach obronnych roślin, zwłaszcza w kontekście interakcji tlenu azotu z hormonami roślinnymi i reaktywnymi formami tlenu (ROS),

może dostarczyć użytecznych informacji, które pozwolą stworzyć skuteczniejsze, a nawet być może bardziej bezpieczne dla środowiska, środki ochrony roślin. Także wiedza o roli tlenu azotu w procesach takich jak starzenie lub dojrzewanie, może zostać wykorzystana w praktyce.

Dotychczasowe badania dowodzą, że tlenek azotu uczestniczy w wielu procesach fizjologicznych roślin. Dzięki swoim właściwościom może nie tylko być zaangażowany w ścieżki sygnałowe komórki, ale prawdopodobnie bierze też udział w komunikowaniu się komórek. Ważne jest także, że tlenek azotu, zarówno w komórkach roślinnych jak i zwierzęcych, angażuje podobne mechanizmy z udziałem cykazy guanylanowej i akonitazy oraz wtórnych przekazników, cyklicznego guanozynomonofosforanu (cGMP), cyklicznej adenozyndifosforybozy (cADPR) i jonów wapnia. W ostatnich latach intensywnie bada się, między innymi, rolę tlenu azotu w ścieżkach sygnałowych związanych z mechanizmami obronnymi i rozwojem roślin, oraz udział tlenu azotu w programowanej śmierci komórki (PCD). Podobieństwa między działaniem tej cząsteczki w komórkach roślinnych i zwierzęcych pozwala przypuszczać, że tlenek azotu działa podobnie na organizmy należące do obu tych królestw.

Metabolizm

Cytoplazma: modulacja funkcjonowania akonitazy;  
 Chloroplasty: biosynteza chlorofilu, fotofosforylacja;  
 Mitochondria: funkcjonowanie alternatywnej oksydazy, funkcjonowanie akonitazy;  
 Peroksysomy: regulacja funkcjonowania katalazy;



Wzrost i rozwój

Kielkowanie  
 Organogeneza  
 Starzenie  
 Programowana śmierć komórkowa (PCD)  
 Lignifikacja ściany komórkowej

Odpowiedzi na stres abiotyczny

Reakcje obronne wywołane przez:

- Zranienie
- Zasolenie
- Wysoką temperaturę
- Suszę
- Hypoxię

Odpowiedzi na stres biotyczny

Reakcja nadwrażliwości (HR)  
 Reakcja systemicznej odporności (SAR)

Rys. 1 Zestawienie procesów biologicznych, w których bierze udział tlenek azotu

■ **Tlenek azotu uczestniczy w przemianach biochemicznych i w różnych procesach fizjologicznych roślin (Ryc. 1).**

Badania wpływu egzogenego tlenku azotu na komórki roślinne, również w kulturach zawiesinowych, potwierdziły, że **tlenek azotu uczestniczy w przemianach biochemicznych i procesach fizjologicznych roślin**. Między innymi wykazano rolę tlenku azotu jako pośrednika w hamowaniu aktywności katalazy, peroksydazy askorbinianowej i akonitazy, regulacji kanałów jonowych w komórkach aparatów szparkowych, funkcjonowaniu mitochondriów i chloroplastów, lignifikacji ściany komórkowej, przebiegu śmierci komórkowej, akumulacji ferrytyny, starzeniu roślin i sygnalizowaniu zranienia. Wymienione przykłady ukazują różnorod-

ność procesów biologicznych, w które zaangażowany jest tlenek azotu. Są to zarówno procesy związane z rozwojem jak i prawidłowym wzrostem (np. regulacja lignifikacji ściany komórkowej), funkcjonowaniem (np. regulacja rozwarcia aparatów szparkowych), jak również zjawiskami degeneracyjnymi zachodzącymi w organizmach roślinnych (np. śmierć komórki). Dawniej uważano, że tlenek azotu działa na roślinę wyłącznie destrukcyjnie. Takie przypuszczenie opierało się na wiedzy, że tlenek azotu może reagować z centrami redox białek i błon biologicznych powodując bezpośrednio efekty toksyczne i uszkodzenia. Jednak późniejsze badania organizmów zwierzęcych ujawniły rolę tlenku azotu jako cząsteczki sygnałowej w różnych ścieżkach sygnałowych.

- **U roślin działanie tlenu azotu zależy od jego stężenia i wykazuje pewną analogię do działania nadtlenu wodoru ( $H_2O_2$ ).**

Według niektórych badaczy za regulację poziomu tlenu azotu w mezofilu może odpowiadać system fotosyntetyczny. Przypuszczają oni, że produkowany w trakcie fotosyntezy tlen reaguje z rodnikiem tlenu azotu, w wyniku czego powstaje dwutlenek azotu. Zapobiega to nagromadzeniu się tlenu azotu do poziomu, który hamowałby wzrost liścia. Wydaje się, że **działanie tlenu azotu zależy od jego stężenia i wykazuje pewną analogię do działania nadtlenu wodoru ( $H_2O_2$ )**. Nadtlenek wodoru, podobnie jak tlenek azotu, w niskim stężeniu pełni funkcję ochronną, natomiast jego wysokie stężenie, które obserwowane jest podczas nagłej produkcji reaktywnych form tlenu (ROS), powoduje szereg uszkodzeń komórki. Wiele czynników indukuje w komórce roślinnej stres oksydacyjny, który objawia się wzrostem poziomu ROS, co z kolei powoduje, między innymi, peroksydację tłuszczu, modyfikacje białek, rozrywanie łańcuchów DNA, utratę chlorofilu, wyciek jonów oraz śmierć komórki. Taki scenariusz zdarzeń może dotyczyć zarówno stresu wywołanego czynnikami abiotycznymi, np. stres suszy, jak i biotycznymi, np. atak patogenu. Podobne procesy, które zależne są od ROS i które ostatecznie prowadzą do śmierci komórki, są charakterystyczne dla procesów uczestniczących w rozwoju rośliny. Przykładem może być starzenie się liści. Udowodniono, że w wyżej wspomnianych procesach może brać udział tlenek azotu.

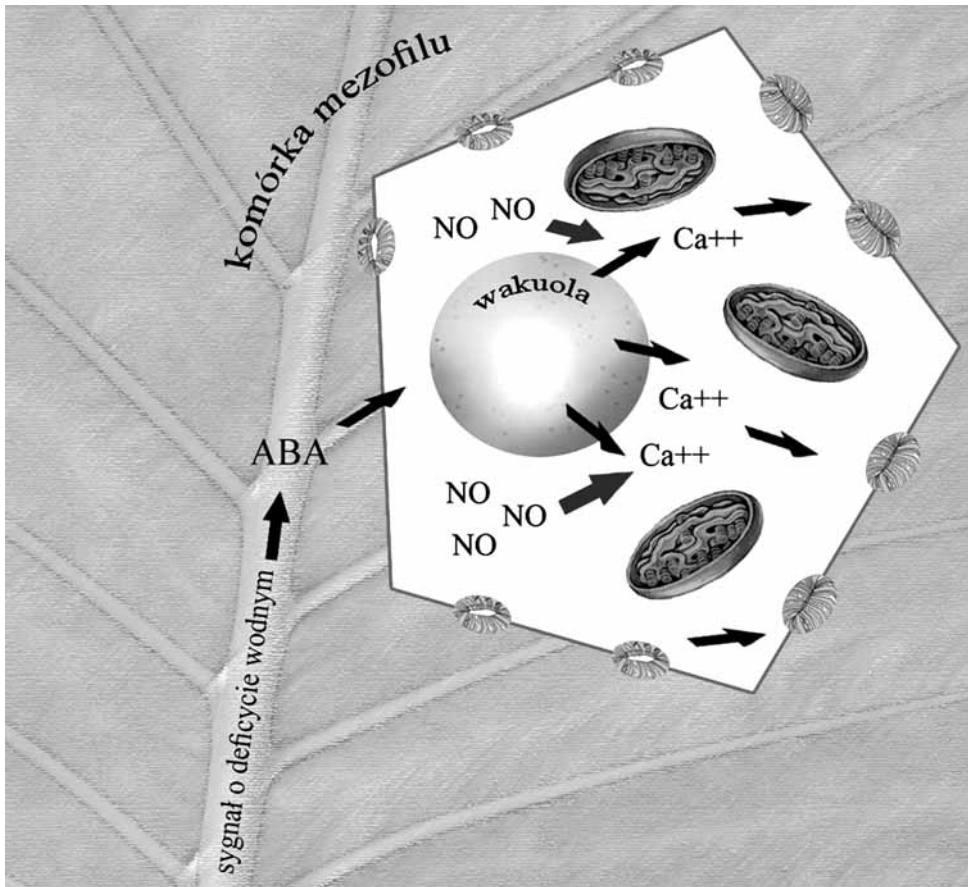
- **Zmiany stężenia tlenu azotu są naturalnym zjawiskiem towarzyszącym przemianom zachodzącym w wyniku przystosowywania się roślin do zmieniających się warunków otoczenia.**

Bardzo ciekawym aspektem działania tlenu azotu w roślinach jest istotna rola jaką wydaje się odgrywać w wielu procesach adaptacyjnych. Wyniki, szeregu prac badawczych, wykazują, że **zmiany stężenia tlen-**

**ku azotu są naturalnym zjawiskiem towarzyszącym przemianom zachodzącym w wyniku przystosowywania się roślin do zmieniających się warunków otoczenia.** Rośliny poddane działaniu egzogennego tlenu azotu, również generują zmiany adaptacyjne. Dowodzi to jednoznacznie, że cząsteczka NO pełni istotną funkcję w szlakach sygnałowych pozwalających roślinom odbierać, przetwarzać i odpowiednio reagować na bodźce pochodzące ze środowiska. Przykładem takiej roli tlenu azotu w organizmie roślinnym jest jego udział w przeciwdziałaniu negatywnym skutkom suszy.

- **Tlenek azotu stymuluje zamykanie aparatów szparkowych (Ryc. 2.).**

Możliwość pobierania wody z podłoża może być ograniczona przede wszystkim przez nadmierne zasolenie gleby lub niskie temperatury. Rośliny przystosowują się do przetrwania okresu suszy przez szereg specyficznych adaptacji. Mogą być one charakterystyczne tylko dla wybranej grupy roślin (np. gromadzące wodę sukulentu) lub dla wszystkich roślin. Najważniejszym i powszechnie znanym mechanizmem kontroli gospodarki wodnej roślin jest, zależne od warunków środowiskowych, otwieranie i zamykanie aparatów szparkowych. W czasie suszy rozwarcie aparatów szparkowych jest redukowane, co jest adaptacją rośliny do zaistniałego deficytu wody, o którego istnieniu informuje sygnał pochodzący z korzenia. W odpowiedzi na ten sygnał produkowany jest kwas abscysynowy (ABA), będący hormonem inicjującym wzrost poziomu jonów wapnia ( $Ca^{2+}$ ) w cytozolu komórek aparatów szparkowych. Wysokie stężenie cytozolowego wapnia jest sygnałem do zamykania aparatów szparkowych. Według ostatnich badań procesie w tym bierze udział także tlenek azotu. W doświadczeniach prowadzonych na kilku gatunkach roślin w warunkach suszy wykazano, że **tlenek azotu stymuluje zamykanie aparatów szparkowych**, przez co ogranicza transpirację i utratę wody. Wyniki innych eksperymentów wykazują obecność endogennego tlenu azotu,



Rys. 2. Udział tlenu azotu w zamykaniu aparatów szparkowych

uczestniczącego w zamykaniu aparatów szparkowych w ciemności.

### ■ Tlenek azotu wpływa na różne procesy wzbudzone przez światło.

Jednym z ciekawszych aspektów działania tlenu azotu jako cząsteczki sygnałowej jest jego wpływ na reagowanie roślin na bodźce świetlne. Dowiedziono, że **tlenek azotu wpływa na różne procesy wzbudzone przez światło**. Stwierdzono między innymi, że stymuluje on kiełkowanie, detiolację i hamuje wydłużanie hypokotyła i międzywęźli. Dowiedziono, że tlenek azotu indukuje kiełkowanie niektórych nasion. Mimo, że wynik doświadczenia wyraźnie wskazuje, że tlenek azotu stymuluje kiełkowanie, to nie można definitywnie przypisać

mu bezpośredniego udziału w tym procesie. Nie wiadomo czy jest on wytwarzany endogennie w nasionach, co jest raczej wątpliwe, gdyż traktowane roztworem wodnym nasiona nie wykiełkowały w ciemności. Wątpliwe jest też pierwszorzędne znaczenie tlenu azotu w procesie kiełkowania, ponieważ traktowane nim nasiona wykiełkowały na świetle. W nasionach fitochrom jest podstawowym detektorem światła odpowiedzialnym za kiełkowanie nasion znajdujących się przy powierzchni gleby. Jednak w normalnych warunkach nasiona nie zawsze są tuż przy powierzchni gleby. Jest zatem prawdopodobne, że istnieje jakiś inny mechanizm umożliwiający kiełkowanie nasionom nie mającym dostępu do światła. W tym przypadku induktorem kiełkowania mógłby

być powstający w glebie tlenek azotu. Nadal bada się, czy obecny w glebie tlenek azotu jest jedynie sztucznym induktorem, imitującym efekt działania fitochromu.

Gdy brak bodźca świetlnego lub jest on niewystarczająco silny, większość roślin podlega etiolacji, co wyraża się utratą chlorofilu. Siewki pszenicy traktowane tlenkiem azotu wykazują częściową deetiolację, co objawia się wzrostem zawartości chlorofilu. Od percepcji światła zależy także długość hypocotyli i międzywęzli. Ciemność powoduje powstawanie roślin z charakterystycznie wydłużonymi hypocotylami i międzywęzłami. Światło indukuje proces odwrotny. Eksperymentalnie dowiedziono, że tlenek azotu również ma takie działanie.

Nie są to, przypuszczalnie, wszystkie możliwe procesy, zależne od światła, w których tlenek azotu bierze udział. Wiele procesów fizjologicznych, takich jak kiełkowanie, inhibicja wzrostu hypocotyli, różnicowanie chloroplastów, ekspresja wielu jądrowych i chloroplastowych genów, zależy od światła. Zbadanie, jaka jest rola tlenu azotu w tych procesach może być niezwykle istotne w zrozumieniu szeroko pojmowanych procesów rozwojowych roślin. Przyszłość zapewne przyniesie nowe odkrycia w tej dziedzinie.

### ■ Tlenek azotu występuje w komórkach wielu roślin, a jego stężenie zależy od rodzaju organu i fazy rozwojowej rośliny.

Udowodniono także, że NO uczestniczy w procesach rozwojowych roślin. Przypisuje się mu rolę, między innymi, w procesie dojrzewania i starzenia. Dowiedziono, że **tlenek azotu jest w komórkach wielu gatunków roślin cząsteczką endogenną, a jego stężenie zależy od rodzaju organu i fazy rozwojowej rośliny.** Taką zależność wykazano eksperymentalnie w owocach. Stwierdzono, że w dojrzałym miąższu owoców jest znacznie mniej endogennego tlenu azotu niż w miąższu owoców dojrzewających. Podobne znaczne różnice w poziomie endogennego tlenu azotu stwierdzono w świeżych i wędnących kwiatach.

W świeżo ściętych kwiatach poziom tlenu azotu był znacznie wyższy od tego zmierzonego w kwiatach wędnących. Powyższe przykłady pokazują jednoznacznie, że dojrzewaniu i starzeniu towarzyszy malejący poziom tlenu azotu w tkankach podlegających tym procesom. Wysłunięto hipotezę, że tlenek azotu odgrywa w tych zjawiskach jakąś ważną rolę. Zbadano również wpływ egzogenego tlenu azotu na dojrzewanie i starzenie, zarówno organów generatywnych (kwiatów i owoców) jak i organów wegetatywnych (liści warzyw liściastych). Między innymi badano kwiaty goździka, które traktowano prekursorami etylenu, aby spowodować ich wędnięcie. Działanie na goździki tlenkiem azotu powodowało opóźnienie wędnięcia tym większe im wyższego stężenia tlenu azotu użyto. Podobny efekt hamowania zmian degeneracyjnych osiągnięto w przypadku brokułów. Przechowywanie brokułów w atmosferze z tlenkiem azotu skutkowało wydłużeniem czasu utraty wody i chlorofilu. Analogiczne wyniki osiągnięto badając wpływ tlenu azotu na inne warzywa i owoce, które w trakcie przechowywania tracą jędrność co jest jednoznacznie ze spadkiem ich wartości rynkowej. Jednoznacznie udowodniono, że atmosfera z kontrolowaną zawartością tlenu azotu przedłuża żywotność owoców i warzyw. Dane te pozwalają sądzić, że tlenek azotu spowalnia dojrzewanie i starzenie się roślin. Nie wiadomo, w jaki sposób działa endogeny tlenek azotu. W doświadczeniu, w którym goździki poddawano działaniu prekursora etylenu, związku o powszechnie znanej roli w procesie dojrzewania i starzenia, tlenek azotu zwiększał trwałość kwiatów. W eksperymencie z kwiatami goździka tlenek azotu hamował wpływ etylenu. Nie można jednak stwierdzić, że wpływał on na opóźnienie zmian degeneracyjnych bezpośrednio czy też poprzez działanie na etylen, ponieważ, mimo podania donora tlenu azotu w odpowiednio wysokim stężeniu, spadek emitowanego etylenu nie był tak znaczący jak oczekiwano.

### ■ **Udział tlenu azotu podczas realizowania programu śmierci komórki.**

Programowana śmierć komórki (PCD) jest procesem fizjologicznym, w przeciwieństwie do nekrozy, która nie jest procesem fizjologicznym i powstaje w odpowiedzi na różne, nagłe stresy takie jak chłód lub substancje toksyczne. PCD jest ściśle regulowana i dochodzi do niej w odpowiedzi zarówno na czynniki środowiskowe jak i w czasie rozwoju rośliny. Najnowsze badania wskazują na istotną **rolę tlenu azotu w programowanej śmierci komórki**. Ponieważ, poziom tlenu azotu podlega wahaniom, zależnie od czynników środowiskowych i rozwojowych, prawdopodobnie może być czynnikiem regulującym PCD zależnie od wyżej wspomnianych czynników. Opisujący powyżej udział tlenu azotu w procesach takich jak dojrzewanie czy starzenie się roślin jak również w reakcjach obronnych roślin jest niejednokrotnie bezpośrednio związany z PCD.

### ■ **Liczne badania wskazują na udział NO w różnych etapach procesów ograniczających inwazyjności patogenów (Ryc. 3.).**

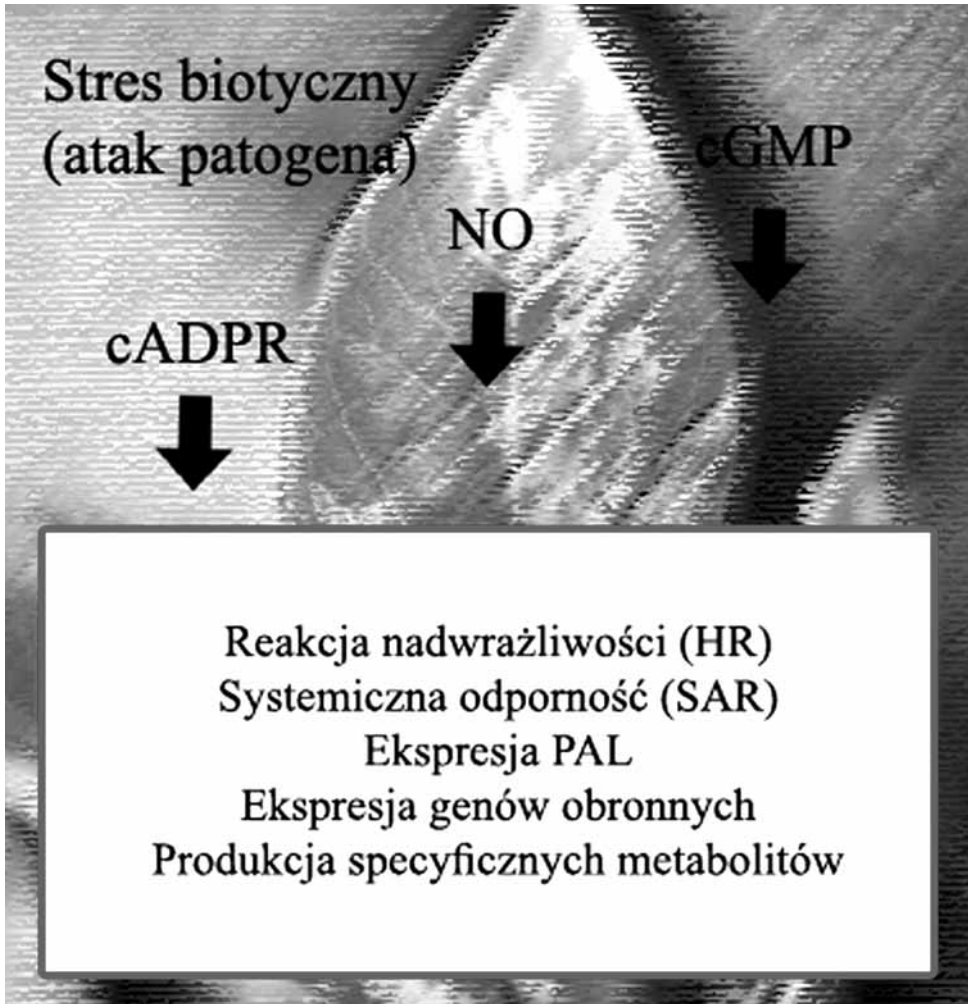
Roślina podlega wpływowi różnych stresów biotycznych, wśród których wyróżnić można atak pasożytów takich jak nicienie, owady, wirusy, bakterie, grzyby a nawet inne rośliny. W odpowiedzi na takie zagrożenia, w trakcie ewolucji rośliny wytworzyły szereg mechanizmów obronnych, a wśród nich reakcję nadwrażliwości – HR (ang. hypersensitive response), która polega na uruchomieniu programu śmierci komórki w tkance bezpośrednio przylegającej do miejsca, przez które wniknął patogen lub elicitor. Ponadto roślina może indukować ekspresję szeregu genów obronnych i produkować metabolity przeciwdziałające szkodliwemu działaniu patogena, co lokalnie ogranicza infekcję, a dodatkowo może być wspierane wytworzeniem systemicznej odporności na infekcję – SAR (ang. systemic acquired resistance) zależnej od ekspresji białek obronnych PR – (ang. pathogenesis related). W powyższych procesach istotną rolę przypisuje się

tlenkowi azotu. Między innymi ścieżki sygnałowe, prowadzące do produkcji białek PR, angażują wcześniej wspomniane wtórne przekaźniki takie jak cykliczny guanozynomonofosforan (cGMP), cykliczna adenylnodifosforyboza (cADPR) i tlenek azotu. SAR rozwija się w tej części liścia, której tkanki nie zostały bezpośrednio zainfekowane i zachodzi równocześnie ze wzrostem poziomu białek PR, dlatego białka te często są uznawane za marker SAR, a powstawanie SAR pośrednio zależy właśnie od tlenu azotu. Inną cząsteczką, której ekspresja jest w sposób znaczący indukowana w trakcie infekcji, a której zwiększenie wytwarzania zależy od tlenu azotu, jest amoniako-liaza fenyloalaniny (PAL). Jest to pierwszy enzym w szlaku fenylopropanoidowym, związanym z syntezą hamujących aktywność drobnoustrojów niskocząsteczkowych fitoaleksyn. **Liczne badania wskazują na udział NO w różnych etapach procesów ograniczających inwazyjności patogenów.**

### ■ **Akumulacja niektórych białek jest znacznie efektywniejsza, gdy tkankom roślinnym podaje się egzogenne źródło tlenu azotu.**

Pobudzanie ekspresji wybranych genów w odpowiedzi na stres, nie jest ograniczone tylko do ochrony rośliny przed patogenami. Między innymi stres wodny, występujący w warunkach suszy, aktywuje wzmoczoną produkcję odpowiednich białek. Są to tak zwane białka LEA opisane na podstawie doświadczeń, w których badano tolerancję na odwodnienie siewek pszenicy. Znaczący był w tych badaniach fakt, że **akumulacja wspomnianych białek była znacznie wydajniejsza, gdy tkankom roślinnym podano egzogenne źródło tlenu azotu**. Dostrzec można pewną analogię do opisanej wyżej, reakcji rośliny na patogen, bowiem w jednym i drugim przypadku poziom białek syntetyzowanych w odpowiedzi na specyficzny bodziec jest ściśle związany z obecnością tlenu azotu.

### ■ **Wykazano doświadczalnie, że tlenek azotu powszechnie uczestniczy w me-**



Ryc. 3. Udział tlenu azotu, cGMP i cADPR w odpowiedzi na atak patogena

**mechanizmach obronnych roślin najprawdopodobniej pełnią bardzo ważną rolę.**

Istnieje wyspecjalizowany mechanizm, zależny od posiadania przez patogen i roślinę genów, które w trakcie zarażenia pozwalają na syntezę białek tworzących specyficzny kompleks sygnalizujący, że w komórkach rośliny pojawił się patogen. Jeśli w komórce brak któregoś z komponentów kompleksu to aktywacja mechanizmów obronnych może być niemożliwa lub znacząco opóźniona. To sprawia, że patogen skuteczniej kolonizuje tkanki rośliny. Wiele roślin rozpoznaje zagrożenie atakiem patogenu niezależnie

od tworzenia wspomnianych kompleksów, co nie oznacza, że posiadają one inne mechanizmy obronne. Niezależnie od tego jak, na poziomie molekularnym, roślina dostaje sygnał o ataku patogenu, dalsze procesy prowadzące do zapobiegnięcia lub przeciwdziałania niekorzystnym skutkom jego ataku, są podobne. **Wykazano doświadczalnie, że udział tlenu azotu w mechanizmach obronnych roślin jest dosyć powszechny i najprawdopodobniej niezwykle istotny.**

- **Tlenowi azotu przypisuje się pewną rolę regulacyjną.**

Skuteczność mechanizmów uruchamianych w walce z patogenem jest równoznaczna z wielkością uszkodzenia tkanek rośliny. Istnieją mechanizmy regulacyjne precyzyjnie kontrolujące miejsce i czas zachodzenia poszczególnych procesów, Nie pozwalają one, aby destrukcyjne efekty rozprzestrzeniły się na zdrowe części rośliny. Właśnie **tlenkowi azotu przypisuje się pewną rolę regulacyjną**. Cząsteczkami o charakterze regulacyjnym mogą być też inne reaktywne formy tlenu (ROS) jak również różne enzymy i hormony. Prawdopodobnie ROS (w tym tlenek azotu jak również nadtlenek wodoru), razem z kwasem salicylowym (SA), uczestniczą w procesie, który nie pozwala, by reakcja nadwrażliwości rozprzestrzeniła się na sąsiednie, wolne od patogenu komórki. Między innymi nadtlenek wodoru ( $H_2O_2$ ) indukuje ekspresję enzymów antyoksydacyjnych w komórkach przylegających do strefy HR. Uważa się także, że reakcje obronne roślin zależą od ekspresji wybranych genów i u roślin mogą podlegać kontroli negatywnej.

### ■ Tlenek azotu może zachowywać się jak cząsteczka uczestnicząca w przenoszeniu informacji z komórki do komórki.

W czasie programowanej śmierci komórki dochodzi, między innymi, do kondensacji chromatyny, specyficznego cięcia DNA i zanikania cytoplazmy. Doświadczalnie stwierdzono, że poziom tlenu azotu wpływa na te zjawiska. Wyniki innych doświadczeń sugerują, że tlenek azotu nie jest bezpośrednim aktywatorem procesów prowadzących do śmierci komórki, na przykład w HR, ale **może pełnić funkcję cząsteczki uczestniczącej w przenoszeniu, z komórki do komórki, informacji** o rozprzestrzeniającym się HR w danej tkance. Do takich wniosków skłaniają wyniki badań, w których tlenek azotu, po zadziałaniu bodźca, został najpierw zlokalizowany w przestrzeniach międzykomórkowych, a dopiero później wykryto go w cytoplazmie komórek sąsiadujących z komórkami, które uległy programowanej śmierci komórki.

### ■ Tlenek azotu zachowuje się jak przeciwutleniacz i może zapobiegać uszkodzeniom komórki.

Intensywnie badana jest odporność roślin, zwłaszcza jej część zależna od reakcji nadwrażliwości (HR). Szczególną uwagę przykładają się do poznania roli tlenu azotu w tym procesie. Tlenek azotu może działać antagonistycznie w stosunku do ROS w trakcie realizowania programu śmierci komórki podczas rozwoju HR. Wiele danych wskazuje na to, że ochronne lub cytotoksyczne działanie tlenu azotu zależy od jego stężenia w miejscu działania oraz od obecności ROS. Niektórzy autorzy utrzymują, że gdy przeważają mechanizmy cytotoksyczne, **tlenek azotu najczęściej zachowuje się jak przeciwutleniacz i może zapobiegać uszkodzeniu komórki**.

Wyniki dotychczasowych badań dowodzą, że tlenek azotu uczestniczy w wielu procesach fizjologicznych roślin. Jednak niewiele wiemy o mechanizmach jego działania. Niewątpliwie jest to temat niezwykle ciekawy, wart wnikliwych studiów, bowiem dokładniejsze wyjaśnienie roli tlenu azotu w fizjologii roślin nie tylko pogłębi naszą wiedzę o biologii roślin, ale przypuszczalnie znajdzie również szerokie zastosowanie w praktyce.

Niniejszy artykuł autorki opracowały na podstawie pracy licencjackiej Pani Anny Maj, która powstała pod kierunkiem Pani prof. dr hab. Agnieszki Mostowskiej w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin, Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego ul. I. Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa

### PIŚMIENNICTWO

- Beligni, M. V., Lamattina, L. (2001) Nitric oxide in plants: the history is just beginning. *Plant, Cell and Environment* 24: 267–278;
- Durzan, D. J. (2002) Stress-induced nitric oxide and adaptive plasticity in conifers. *Journal of Forest Science* 7: 281–291;
- Maj, A. (2005) Rola tlenu azotu w biologii roślin, praca licencjacka wykonana pod kierunkiem prof. dr hab. Agnieszki Mostowskiej na Wydziale Biologii Uniwersytetu Warszawskiego w Zakładzie Anatomii i Cytologii Roślin;
- Wojtaszek, P. (2000) Nitric oxide in plants. To NO or not to NO. *Phytochemistry* 54: 1–4.