

JACEK OLEKSYN

WYMIANA GAZOWA I GOSPODARKA WODNA

ZDOLNOŚĆ ASYMILACYJNA

Buk zwyczajny należy wśród naszych drzew leśnych do gatunków charakteryzujących się stosunkowo znacznym natężeniem fotosyntezy netto (P_N).^{*} Jak wynika z porównawczego zestawienia P i s e k a (1960), średnia wartość P_N *Fagus sylvatica* wynosiła 7,5 mg CO₂ g⁻¹s.m.h⁻¹, a poszczególne gatunki drzew uszeregowane były w następującej kolejności w miarę zmniejszania się natężenia fotosyntezy: brzoza brodawkowata > BUK ZWYCZAJNY > dąb ja zielona > sosna zwyczajna > świerk pospolity > limba. Według szypułkowy > modrzew europejski > oliwka europejska > dagleztę tego samego autora średnie dzienne wartości maksymalne P_N u buka dochodzą do 12,4 mg CO₂ g⁻¹s.m.h⁻¹.

Podobne wielkości natężenia fotosyntezy netto przytacza L a r c h e r (1969). W okresie letnim, w optymalnych warunkach i przy normalnym stężeniu CO₂ w powietrzu, maksymalne wartości P_N wahały się w granicach 10—12 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹ w przeliczeniu na powierzchnię liści lub 15 mg CO₂ g⁻¹ h⁻¹ w przeliczeniu na ich suchą masę. Wszystkie przytoczone powyżej według L a r c h e r a (1969) dane dotyczą liści typu słonecznego. Należy bowiem pamiętać

^{*} Skróty i oznaczenia używane w tekście: P_N — fotosynteza netto; R_D — oddychanie ciemniowe; R_L — fotooddychanie; R_M — oddychanie mitochondrialne na świetle; Γ — stężenie kompensacyjne CO₂; PAR — promieniowanie fotosyntetyczne czynne; T/A — współczynnik transpiracji; I_K — świetlny punkt kompensacyjny; I_S — natężenie światła, przy którym osiągnięte jest wysycenie fotosyntezy; s.m. — sucha masa; ś.m. — świeża masa; l.c. — liście typu cienistego; l.s. — liście typu słonecznego.

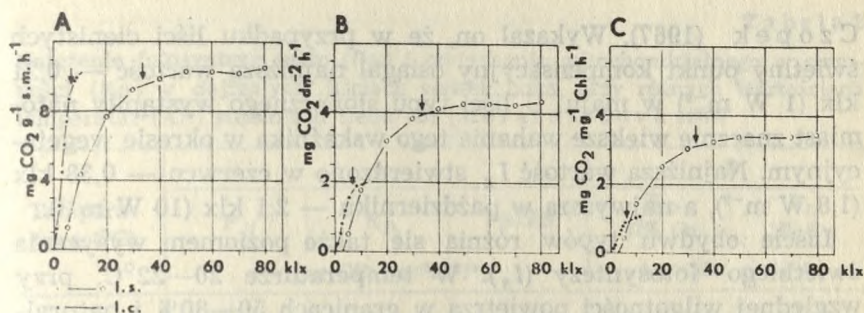
Tabela 1

Charakterystyka liści typu słonecznego i cieniściego *Fagus* i *Solidago* zestawiona na podstawie danych różnych autorów (Lorenzen 1972, według Larcher 1975)

	Typ liści	
	cienisty	słoneczny
Cechy budowy liścia	mniejsze blaszki, grubsza kutykula, mniejsza powierzchnia szparek przy większej ich ilości	
Stężenie soku komórkowego	++	+
Transpiracja	++	+
Zawartość wody	85% ś.m.	90% i więcej
Oddychanie	++	+
Świetlny punkt kompensacyjny CO ₂	wysoki	niski
Punkt wysycenia świetlnego fotosyntezy	wysoki	niski
Zawartość:		
karboksylazy RuDP	+++	+
białek rozpuszczalnych	++	+
aminokwasów i białek og.	++	+
skrobi	++	+
celulozy	+	++
ligniny	++	+
popiołu	++	+
frakcji Ca w popiele	++	+
frakcji K w popiele	+	++
tłuszczów	++	+

tać, że u buka światło jest istotnym czynnikiem modyfikującym budowę anatomiczną liści i związane z nią wykorzystanie energii słonecznej w procesie fotosyntezy. Niektóre właściwości liści buka w zależności od ich typu przedstawiono w tabeli 1.

Badania natężenia P_N wykonane przez Schulze (1970) w oświetlonej i zacienionej części korony 100-letniego drzewa *F. syl-*



Ryc. 1. Zależność między natężeniem oświetlenia i fotosyntezą netto buka przeliczoną na: gram suchej masy (A), powierzchnię (B) i zawartość chlorofilu (C) w liściach. Strzałką oznaczono punkt, w którym osiągnane jest 90% maksymalnej wartości P_N (wg Schulze 1970)

vatica wykazały, że w przeliczeniu na suchą masę wartość fotosyntezy netto liści obydwu typów jest prawie identyczna (ryc. 1a). Duże różnice wystąpiły natomiast przy przeliczeniu wartości P_N na powierzchnię liści lub zawartość chlorofilu. W pierwszym przypadku (ryc. 1b) liście typu cienistego asymilowały 1/2, a w drugim (ryc. 1c) 1/3 wartości P_N liści typu słonecznego.

CZYNNIKI ZEWNĘTRZNE FOTOSYNTAZY

Jednym z ważniejszych ekologicznych czynników asymilacji jest światło. Jak zaznaczono powyżej, buk należy do gatunków wytwarzających dwa zasadnicze typy liści — cieniste i słoneczne oraz całą gamę form przejściowych (S t a r z e c k i 1981). Różnią się one od siebie między innymi stopniem wykorzystania światła w procesie fotosyntezy. Liście typu cienistego, podobnie jak rośliny skiofityczne, zdolne są do osiągania maksymalnej wartości fotosyntezy przy niskim natężeniu oświetlenia.

Świetlny punkt kompensacyjny (I_K) liści typu cienistego *F. sylvatica* osiągany jest już przy oświetleniu 0,3 klx, podczas gdy liście typu słonecznego charakteryzują się przeszło trzykrotnie wyższą jego wartością, równą 1 klx (Retter 1965, według L a r c h e r a 1975). Badania sezonowej zmienności I_K u buka wykonał

Czopek (1967). Wykazał on, że w przypadku liści cienistych świetlny punkt kompensacyjny osiągał najniższą wartość — 0,21 klx (1 W m^{-2}) w maju. U liści typu słonecznego wystąpiły natomiast znacznie większe wahania tego wskaźnika w okresie wegetacyjnym. Najniższą wartość I_K stwierdzono w czerwcu — 0,38 klx ($1,8 \text{ W m}^{-2}$), a najwyższą w październiku — 2,1 klx (10 W m^{-2}).

Liście obydwu typów różnią się także poziomem wysycenia świetlnego fotosyntezy (I_S). W temperaturze 20—22°C, przy względnej wilgotności powietrza w granicach 50—80% i naturalnym stężeniu CO_2 w powietrzu — wysycenie świetlne fotosyntezy obserwowano u liści typu cienistego przy 10 klx*, a u słonecznego przy 30 klx (Retter 1965, według Larchera 1975). Podobne wyniki uzyskał także Schulze (1970), który stwierdził, że w okresie letnim I_S liści typu cienistego, 100-letniego osobnika buka, równy był 6—7 klx, a liści typu słonecznego 30—40 klx (ryc. 1).

Wykonane przez Czopka (1967) badania sezonowej zmienności I_S u buka wykazały także, że punkt wysycenia liści typu słonecznego był znacznie wyższy od liści typu cienistego. Punkt wysycenia świetlnego fotosyntezy wykazał tendencję wzrostową pod koniec sezonu wegetacyjnego (wrzesień, październik), osiągając wielkość 8,4 klx dla liści typu cienistego i 11,6 klx dla liści typu słonecznego. Stwierdzona przez Czopka (1967) wartość I_S liści typu słonecznego była znacznie mniejsza od odnotowywanej przez innych autorów.

Z doświadczeń wykonanych przez Masarovičová (1979) wynika, że punkt wysycenia świetlnego 3-letnich siewek buka wyniósł 235 W m^{-2} . Przy tym natężeniu oświetlenia, normalnym stężeniu CO_2 w powietrzu atmosferycznym oraz optymalnej temperaturze, wartość P_N wynosiła $144 \mu\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($\approx 5,2 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$). Natężenie fotosyntezy wzrastało liniowo w miarę wzrostu natężenia oświetlenia w zakresie 63—155 W m^{-2} . Przy wyższych wartościach natężenia oświetlenia krzywa P_N przyjmowała kształt paraboli.

* W celu wyrażenia intensywności światła w W m^{-2} można zastosować przybliżony przelicznik — 1 klx = 4 W m^{-2} .

Tabela 2

Natężenie fotosyntezy netto (P_N) i oddychania mitochondrialnego w ciemności (R_D) w dojrzałych liściach siewek buka, przy różnych wartościach temperatur (A) i stężeniach tlenu (B) (Mesarovičová 1980)

Temperatura (°C)	A			B	
	P_N	R_D	P_N/R_D	R_D 21% O ₂	R_D 3% O ₂
	(μg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)*			(μg CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	
15	90,91	24,92	3,6		
20	131,00	30,00	4,4	38,6 ± 1,5	33,6 ± 1,6
25	133,84	32,70	4,1		
30	99,44	36,32	2,7		
35	27,81	39,61**	0,7		

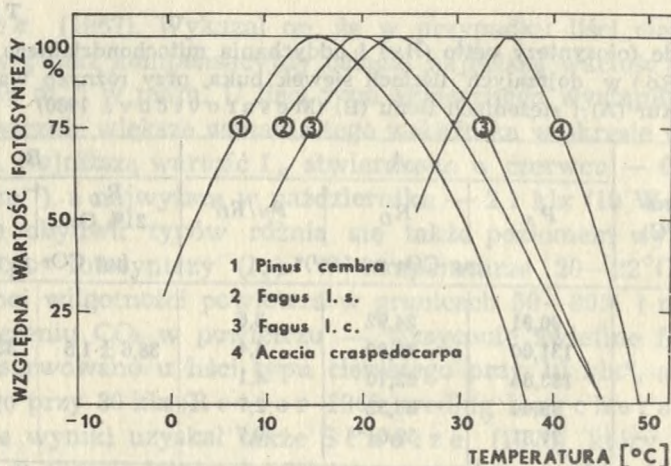
* 1 μg CO₂ m⁻²s⁻¹ ≈ 0,035 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹

** Wielkość ekstrapolowana

Natężenie procesu fotosyntezy jest w dużym stopniu uzależnione także od temperatury. Wprawdzie reakcje fotochemiczne fazy świetlnej są niezależne od tego czynnika, ale za to reakcje enzymatyczne związane z fazami świetlną i ciemniową wykazują dużą wrażliwość na zmiany temperatury. Typowa krzywa odzwierciedlająca zmiany natężenia fotosyntezy pod wpływem temperatury ma dwa charakterystyczne punkty: minimalny i maksymalny, po przekroczeniu których zahamowany jest proces fotosyntezy. Po między tymi punktami znajduje się zakres temperatur optymalnych dla fotosyntezy.

Z doświadczeń wykonanych przez Pišek i in. (1967) wynika, że minimalna temperatura, przy której może zachodzić fotosynteza buka, równa jest -5°C dla liści typu cienistego i -6,5°C dla liści słonecznych.

Temperatura optymalna dla przebiegu procesu fotosyntezy (tzn. taka, przy której osiągane jest 90—100% maksymalnej wartości przyswajania CO₂) zmienia się u buka w bardzo szerokich granicach od 10—30°C (Schulze 1970). Określone różnice występują także między liśćmi typu słonecznego i cienistego. W przypadku pierwszego typu optymalna wielkość fotosyntezy stwierdzana



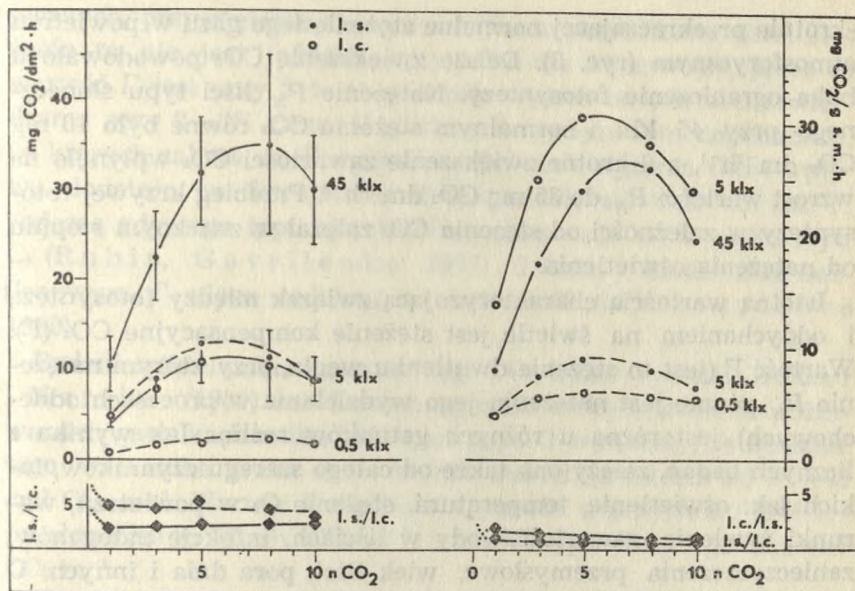
Ryc. 2. Wpływ zmiany temperatury w okresie letnim na natężenie fotosyntezy różnych gatunków drzew (różni autorzy, według Larcher 1969, 1975, zmienione)

była przy 20°C, a drugiego przy 22°C (Larcher 1969; ryc. 2). Siewki buka o przejściowym typie liści wykazywały optymalne wartości P_N przy temperaturze $19 \pm 0,5^\circ\text{C}$ (Masarovičová 1984; tab. 2).

W warunkach naturalnych młode i stare liście buka charakteryzują się szerszym optimum temperaturowym fotosyntezy, zmieniającym się w granicach 14–24°C (Schulze 1970).

Maksymalna temperatura, przy której buk zdolny jest jeszcze do asymilacji CO_2 (jest to temperatura tzw. górnego punktu kompensacyjnego), równa jest 42–43°C (Pisek i in. 1968, Schulze 1970). Dłuższe oddziaływanie tego poziomu temperatur powoduje jednakże pojawienie się pierwszych symptomów uszkodzeń.

Temperatura letalna, to jest taka, przy której połowa tkanki ulegała zniszczeniu, równa była 46°C (Pisek i in. 1969). Różnica między temperaturą letalną i maksymalną fotosyntezy wynosi więc dla tego gatunku zaledwie 3–4°C. W przypadku zimozielonych roślin liściastych waha się ona około 10°C, a dla większości gatunków liściastych równa jest 6–7°C.



Ryc. 3. Wpływ różnych stężeń CO_2 na natężenie fotosyntezy netto cienistych (l.c.) i słonecznych (l.s.) liści buka, $1n \text{ CO}_2 = 300 \text{ ppm}$ (wg Koch 1969)

Ujemny wpływ wysokich temperatur na fotosyntezę polega, jak już to było powiedziane powyżej, na inaktywacji enzymów biorących udział w tym procesie. Wprawdzie stopniowa inaktywacja rozpoczyna się już przy około 30°C , ale skutki podwyższenia temperatury są wówczas widoczne po dłuższym czasie.

Istniejące obecnie w powietrzu atmosferycznym stężenie CO_2 , które utrzymuje się na poziomie około $330 \text{ cm}^3\text{m}^{-3}$, należy uznać za jeden z głównych czynników limitujących fotosyntezę. Przeprowadzone przez licznych autorów badania wpływu podkarmiania roślin dodatkowymi ilościami dwutlenku węgla wykazały, że zależność między stężeniem CO_2 i natężeniem P_N nosi charakter krzywej logarytmicznej lub paraboli (ryc. 3).

Szczegółowe badania zależności między stężeniem CO_2 i natężeniem fotosyntezy u buka wykonał Koch (1969). Stwierdził on, że zarówno liście typu cienistego jak i słonecznego u *F. sylvatica* mają optimum fotosyntezy netto przy zawartości CO_2 od 5 do 8-

-krotnie przekraczającej normalne stężenie tego gazu w powietrzu atmosferycznym (ryc. 3). Dalsze zwiększenie CO₂ powodowało u buka ograniczenie fotosyntezy. Natężenie P_N liści typu słonecznego przy 45 klx i normalnym stężeniu CO₂ równe było 10 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹, a 8-krotne zwiększenie zawartości CO₂ wpłynęło na wzrost wartości P_N do 35 mg CO₂ dm⁻²h⁻¹. Przebieg krzywej fotosyntezy w zależności od stężenia CO₂ zależał w znacznym stopniu od natężenia oświetlenia.

Istotną wartością charakteryzującą związek między fotosyntezą i oddychaniem na świetle jest stężenie kompensacyjne CO₂ (Γ). Wartość Γ (jest to stężenie dwutlenku węgla, przy którym natężenie P_N równe jest natężeniu jego wydzielania w procesach oddychowych) jest różna u różnych gatunków roślin. Jak wynika z licznych badań, zależy ona także od całego szeregu czynników, takich jak: oświetlenie, temperatura, stężenie O₂ w powietrzu, warunki żywienia, zawartość wody w liściach, infekcje patogenów, zanieczyszczenia przemysłowe, wiek liści, pora dnia i innych. U roślin typu C₄ stężenie kompensacyjne CO₂ nie przekracza 20 cm³ m⁻³ (Canvin 1979), a u C₃ mieści się w zakresie od 35 do 145 cm³m⁻³ (Zelitch 1977).

Szczegółowe badania stężenia kompensacyjnego dwutlenku węgla u *Fagus sylvatica* wykonała Masarovičová (1983). Stwierdziła ona, że w przypadku buka wykazuje ono stosunkowo niewielką zmienność w zależności od czynników wewnętrznych (stadium rozwoju liści i roślin) i zewnętrznych (warunki klimatyczne). Wartość Γ w liściach 3-letnich siewek buka przy natężeniu napromieniowania 235 W m⁻² PAR, temperaturze 19°C, względnej wilgotności powietrza 52—70%, 21% O₂ i 330 cm³m⁻³ CO₂ w powietrzu, zmieniała się od 56,9 cm³CO₂m⁻³ w maju do 78,3 cm³CO₂m⁻³ we wrześniu.

Podobny przebieg miały sezonowe zmiany Γ w atmosferze zawierającej 2—3% O₂. Stężenie kompensacyjne CO₂ przy tej zawartości tlenu wahało się w granicach od 20,2 cm³m⁻³ w lipcu do 29,5 cm³m⁻³ we wrześniu. Zależność procesów wymiany CO₂ od stężenia tlenu w powietrzu jest złożona. Zazwyczaj normalnie przebiegający proces fotosyntezy zachodzi w warunkach aero-

bicznych, przy stężeniu O_2 wynoszącym w przybliżeniu 21%. Stężenie to nie jest jednakże optymalne dla fotosyntezy, przez co wartość Γ jest przy 21% O_2 znacznie wyższa od wartości stwierdzanej przy 2—3% tlenu. U roślin z aktywnym fotooddychaniem, do których zalicza się *F. sylvatica*, obniżenie stężenia tlenu wpływa dodatnio na fotosyntezę. Zmniejsza się wówczas wartość Γ , podczas gdy tego typu zjawiska nie obserwuje się u roślin typu C_4 (Rubin, Gavrilenko 1977). U buka w środowisku bez-tlenowym Γ ulega redukcji o około 80% (Masarovičová 1980).

Badania stężenia kompensacyjnego CO_2 , które wykonali Bauer i Martha (1981) na 32 morfologicznie i ekologicznie zróżnicowanych gatunkach roślin lądowych typu C_3 wykazały, że wielkość tego wskaźnika waha się w bardzo małych granicach od 31—43 $cm^3 CO_2 m^{-3}$. Wartość Γ dla buka wynosiła w przypadku liści typu słonecznego 37 $cm^3 CO_2 m^{-3}$, a u liści typu cienistego 38,1 $cm^3 CO_2 m^{-3}$.

W następnej pracy poświęconej stężeniu kompensacyjnemu CO_2 u roślin typu C_3 Bauer i in. (1983) zajęli się określeniem jego wewnątrzgatunkowej zmienności. W przypadku sześciu gatunków roślin stanowiących materiał badawczy w tych doświadczeniach Γ wzrastało liniowo ze spadkiem natężenia napromieniowania aż do progu krytycznego, który znajdował się nieco powyżej świetlnego punktu kompensacyjnego. Po przekroczeniu wartości progowej natężenia napromieniowania Γ zwiększyło się gwałtownie, co wskazuje, że w roślinach zaczął dominować zahamowany uprzednio przez światło proces oddychania ciemniowego. U liści *F. sylvatica* typu słonecznego punkt kompensacyjny występował poniżej 14 $W m^{-2}$ (tj. w przybliżeniu 3,5 klx), podczas gdy u liści typu cienistego obserwowano go dopiero poniżej 5 $W m^{-2}$ (1,3 klx). Badana przez tych samych autorów zależność między wielkością stężenia kompensacyjnego CO_2 a temperaturami 10—40°C dla *F. sylvatica*, *Prunus laurocerasus*, *Carica papaya* i *Spinacia oleracea* dobrze opisywało równanie: $Y = 23,71 - 0,69x + 0,06x^2$ (przy $r = 0,99$).

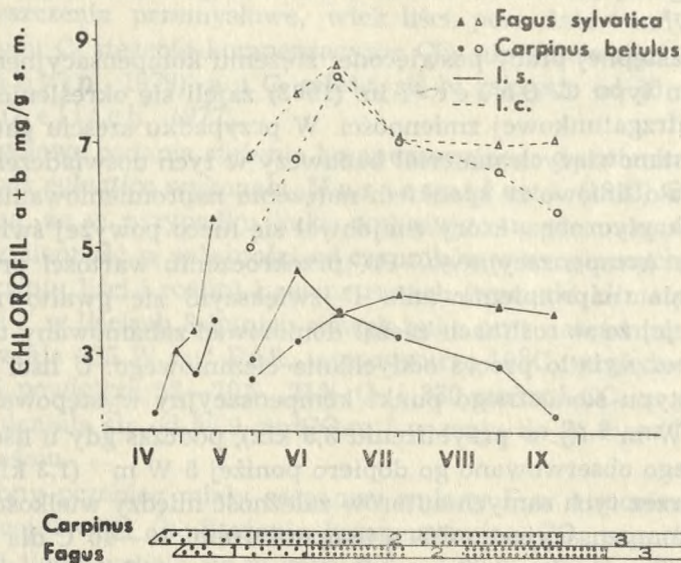
Doświadczenia Bauera i in. (1983) wykazały także, że pod

wpływem większości czynników zewnętrznych wartość Γ nie ulegała zmianie do chwili zredukowania fotosyntezy netto o więcej niż 50% od pełnej wydajności.

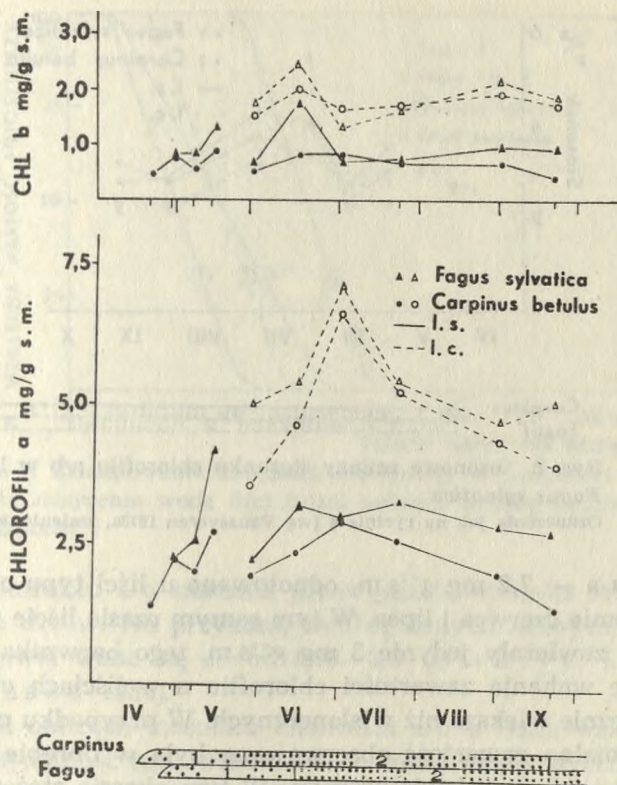
CZYNNIKI WEWNĘTRZNE FOTOSYNTETY

Natężenie fotosyntezy zależy także od wielu czynników wewnętrznych, spośród których można wymienić między innymi: zawartość barwników fotosyntetycznych, wiek liści, zaopatrzenie w składniki pokarmowe i inne.

Zagadnieniem sezonowej zmienności zawartości barwników fotosyntetycznych u buka, dębu szypułkowego i grabu pospolitego zajmował się Vanséveren (1973a). Autor ten stwierdził występowanie u buka znacznych różnic w zawartości chlorofilu u liści typu cienistego i słonecznego. U pierwszego z wymienionych ty-



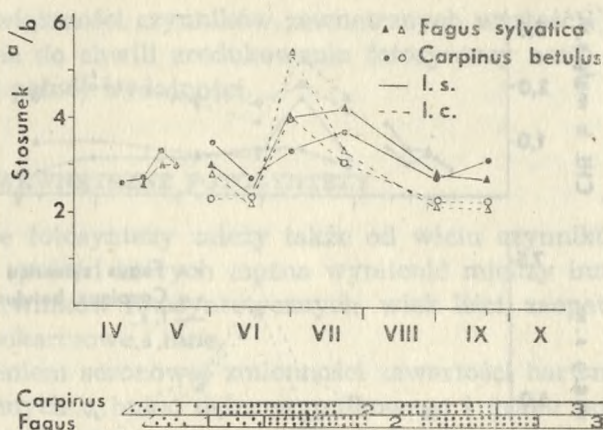
Ryc. 4. Sezonowe zmiany zawartości sumy chlorofilu a i b w liściach *Fagus sylvatica* i *Carpinus betulus*
Oś odciętych — miesiące, 1 — pojawienie się liści, 2 — całkowite ulistnienie, 3 — zółknięcie liści (wg Vanséveren 1973a, zmienione)



Ryc. 5. Sezonowe zmiany zawartości chlorofilu a i b w liściach *Fagus sylvatica* i *Carpinus betulus*
Oznaczenia jak na rycinie 4 (wg Vanséveren 1973a, zmienione)

pów odnotował on około 2-krotnie większą zawartość sumy chlorofilu a i b w przypadku przeliczenia uzyskanych wyników na jednostkę masy. Gdy przeliczenia dokonano na jednostkę powierzchni, stwierdzono odwrotną zależność. Liście typu słonecznego charakteryzowały się wówczas większą o około 25% zawartością sumy chlorofilu a i b (ryc. 4).

W ciągu okresu wegetacyjnego stwierdzono występowanie znacznych zmian w zawartości chlorofilu (ryc. 5 i 6). Były one ściśle związane ze zmianami warunków środowiska — temperaturą powietrza i opadami oraz rozwojem liści. Maksymalną zawartość



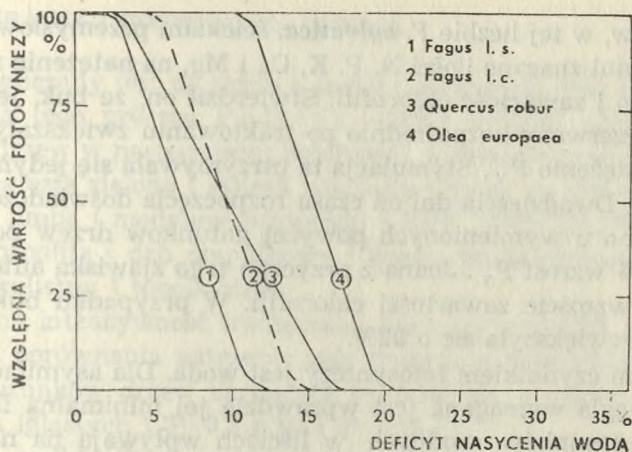
Ryc. 6. Sezonowe zmiany stosunku chlorofilu a/b w liściach *Fagus sylvatica*

Oznaczenia jak na rycinie 4 (wg Vanséveren 1973a, zmienione)

chlorofilu a — 7,2 mg g⁻¹s.m. odnotowano u liści typu cienistego na przełomie czerwca i lipca. W tym samym czasie liście typu słonecznego zawierały jedynie 3 mg g⁻¹s.m. tego barwnika (ryc. 6). Sezonowe wahania zawartości chlorofilu a w liściach cienistych były znacznie większe niż w słonecznych. W przypadku chlorofilu b maksymalna zawartość obserwowana była w obrębie obydwu typów liści już w połowie czerwca. W tym okresie stężenie chlorofilu b w liściach cienistych wynosiło 2,4, a słonecznych 1,8 mg g⁻¹s.m.

Znacznie mniejszą od podanej przez Vanséverena (1973a, b) zawartość chlorofilu u liści 4-letnich sadzonek buka odnotował Keller (1973). W przeliczeniu na suchą masę zawierały one 2,09 mg g⁻¹s.m. sumy chlorofilu a i b, a w przeliczeniu na powierzchnię liści 1,13 mg dm⁻².

Istotnym wskaźnikiem, mogącym zdaniem niektórych badaczy charakteryzować potencjalną wielkość natężenia fotosyntezy, jest stosunek chlorofilu a/b. Jak widać z ryciny 7, zależy on od wieku liści i fazy ich wzrostu. Wielkość tego stosunku zmienia się u liści typu cienistego od 2—5,3, a u liści typu słonecznego 2,5—4,2 (Vanséveren 1973 a). Przytoczone powyżej wielkości sto-



Ryc. 7. Zahamowanie natężenia fotosyntezy w zależności od deficytu nasycenia wodą liści (różni autorzy, według Larcher 1969, zmienione)

sunku chlorofilu a/b znacznie przewyższają wartości stwierdzone u innych drzew. Na przykład, według danych licznych autorów, u modrzewia waha się on od 1,96—3,5 (Oleksyn, Lorenć-Plucińska 1986).

Wyniki obliczeń stosunku chlorofilu a/b u buka wskazują na małą przydatność tego wskaźnika do celów diagnostycznych przy określaniu typu fotosyntezy (C_3 czy też C_4), jak to proponują Fry i Phillips (1976) i in.

Istotną rolę w procesie fotosyntezy odgrywają także karotenoidy. Mimo że nie absorbują one światła bezpośrednio używanego w procesie fotosyntezy, to spełniają ważną funkcję polegającą na hamowaniu fotooksydacji chlorofilu.

Liście buka zawierają w porównaniu z innymi gatunkami drzew stosunkowo dużo tych barwników. W liściach typu słonecznego stwierdzono 1,8, a w liściach typu cienistego 1,0 mg dm⁻² karotenoidów (Seybold, Weisseiler 1942, według Gabrielsen 1960). Z badań wykonanych przez tych autorów wynika, że zawartość karotenoidów wynosiła u bzu czarnego 0,8, a u leszczyny 1,0 mg dm⁻².

Keller (1973) badał wpływ traktowania sadzonek 7 gatun-

ków drzew, w tej liczbie *F. sylvatica*, ściekami przemysłowymi zawierającymi znaczne ilości N, P, K, Ca i Mg, na natężenie fotosyntezy netto i zawartość chlorofili. Stwierdził on, że buk, jedlica oraz dąb czerwony bezpośrednio po traktowaniu zwiększały o 20—35% natężenie P_N . Stymulacja ta utrzymywała się jedynie przez kilka dni. Dwadzieścia dni od czasu rozpoczęcia doświadczenia obserwowano u wymienionych powyżej gatunków drzew ponowny, około 20% wzrost P_N . Jedną z przyczyn tego zjawiska autor upatruje we wzroście zawartości chlorofili. W przypadku buka suma chlorofili zwiększyła się o 92%.

Ważnym czynnikiem fotosyntezy jest woda. Dla asymilacji dwutlenku węgla wymagana jest wprawdzie jej minimalna ilość, ale zmiany stosunków wodnych w liściach wpływają na natężenie fotosyntezy pośrednio. Wpływ ten polega na zmianie oporów dyfuzyjnych liści, zwłaszcza na skutek zamykania się aparatów szparkowych.

Wymiana CO_2 w wyniku stresu wodnego zmienia się w zależności od gatunku, a także od ekotypu roślin. Jest ona także ściśle uzależniona od wieku i pozycji liści w koronie drzewa oraz od wilgotności gleby w okresie poprzedzającym pomiary (Larcher 1969).

Liście wielu gatunków roślin więdną wtedy, gdy zawartość wody w nich wynosi 80—85% ich uwodnienia w stanie pełnego turgoru, a aparaty szparkowe zaczynają się zamykać zanim zawartość wody spadnie do poziomu powodującego więdnienie (Zelitch 1977).

Jak wynika z ryciny 7, w przypadku buka spadek natężenia P_N można już obserwować przy 4% deficycie nasycenia wodą liści typu słonecznego i 6% u liści cienistych. Fotosynteza u tego gatunku jest całkowicie zahamowana przy 12—15% deficycie nasycenia wodą.

Oprócz ujemnego oddziaływania stresu wodnego na fotosyntezę przez zamykanie się aparatów szparkowych, powoduje on także zmniejszenie szerokości komórek, co prowadzi w efekcie do zmniejszenia powierzchni liści oraz do ich przedwczesnego starzenia się.

TRANSPIRACJA I GOSPODARKA WODNA

Buk zaliczany jest do roślin o małej transpiracji. Pod względem natężenia tego procesu Polster (1967) zestawił poszczególne gatunki drzew w następującej kolejności, w miarę wzrostu transpiracji: daglezja zielona < świerk pospolity < sosna zwyczajna < wejmutka < limba < modrzew europejski < BUK ZWYCZAJNY < leszczyna pospolita < dąb szypułkowy < brzoza brodawkowata < oliwnik wąskolistny < topola biała.

Dzienna intensywność transpiracji buka wynosiła $3,9 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$ ś.m. Dla porównania natężenie tego procesu u wymienionych powyżej gatunków drzew liściastych mieściło się w granicach $3,9$ — $14,0$, a iglastych $1,3$ — $3,8 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1}$ ś.m.

Warto podkreślić, że o specyficznej, charakterystycznej dla danego gatunku wielkości transpiracji można mówić jedynie w pewnym przybliżeniu. Jednym z podstawowych czynników decydujących o wielkości tego procesu jest zdolność regulowania transpiracji przez aparaty szparkowe, która, jak wiadomo, jest ściśle skorelowana z czynnikami zewnętrznymi. Spośród tych czynników najbardziej istotne są: natężenie oświetlenia i temperatura.

Próg oświetlenia, przy którym można już obserwować reakcje fotoaktywnego otwierania aparatów szparkowych wynosi u liści buka typu słonecznego 300 lx , a u cienistego 100 lx (Pisek, Winkler 1953). Według tych samych autorów przy natężeniu oświetlenia 10 klx średni czas hydroaktywnego zamykania szparrek swobodnie wysychających liści typu cienistego wynosi 58 , a słonecznego 67 minut. Okres ten był znacznie dłuższy od stwierdzonego u sosny i świerka.

Parascan i in. (1968) stwierdzili, że zależność natężenia transpiracji liści buka od temperatury dobrze opisuje krzywa regresji o wzorze:

$$Y = \frac{x^2}{9,705 - 1,046x + 0,34x^2}$$

Maksymalna wielkość transpiracji — $165 \text{ mg H}_2\text{O g}^{-1}$ ś.m. h^{-1} osiągnięta była przy temperaturze 19°C .

Z przeprowadzonych przez Schulze (1970) pomiarów dobowych zmian intensywności transpiracji wynika, że maksymalna wartość tego procesu przypada na godziny 10—17. W godzinach popołudniowych liście typu słonecznego transpirowały 2, a cieniściego 1,4 g H₂O g⁻¹ s.m.h⁻¹. Znacznie większe różnice między obydwoma typami liści występowały przy przeliczeniu transpiracji na jednostkę powierzchni. Podobną zależność odnotowali także w przypadku buka Paganelli i Paganelli-Capelletti (1971).

Badania Piseka i Winklera (1953) wskazują, że intensywność transpiracji kutykularnej buka równa jest dla obydwu typów liści 25 mg H₂O g⁻¹ ś.m. h⁻¹. Identyczne wartości stwierdzili oni dla brzozy brodawkowatej i dębu szypułkowego. Transpiracja kutykularna buka była 16,6 razy większa od wielkości obserwowanych u sosny zwyczajnej i świerka pospolitego. Także dane Larchera (1975) świadczą o stosunkowo dużym natężeniu transpiracji kutikularnej u tego gatunku. Udział tego procesu w transpiracji ogólnej wyniósł 21%. Dla porównania — *Betula pendula*, *Picea abies* i *Pinus sylvestris* transpirowały przez kutykulę odpowiednio 12, 3 i 2,5% wody w ogólnej transpiracji.

Ważnym wskaźnikiem świadczącym o gospodarce wodnej rośliny jest subletalny deficyt wodny. Jest to wyrażona w procentach maksymalna ilość wody, którą roślina może utracić nie narażając się na śmierć. Wskaźnik ten u liści typu słonecznego wynosi 45%, a cieniściego 36% (Pisek 1956, według Polster 1967). Przytoczone w cytowanej powyżej pracy dane wskazują na to, że liście *Fagus sylvatica*, po całkowitym zamknięciu aparatów szparkowych, zdolne są do utraty bez uszczerbku jedynie niewielkiej ilości pary wodnej, w porównaniu z innymi gatunkami drzew.

Zdolne do wyparowywania wody są w pewnym stopniu także pień i pędy. Proces ten zachodzi zarówno w okresie letnim jak i zimą. Ewaporacja pary wodnej przez te organy przebiega jednakże z bardzo małym natężeniem. Polster (1967) podaje, że pędy wyparowywują w okresie wegetacyjnym wodę w ilościach mniejszych niż 1% świeżej masy, co stanowi 1/1000—1/500 wielkości ewaporacji pędów ulistnionych.

Zimą wielkości te są jeszcze mniejsze. Jednakże utrata wody w tym okresie jest niebezpieczna dla życia roślin. Szczególnie widoczne jest to w okresie zimowych odwilży, gdy wzrasta temperatura, a z nią i ewaporacja części nadziemnych drzew, przy jednoczesnym zahamowaniu pobierania wody przez system korzeniowy (O b r a z c o v a 1956, wg P o l s t e r 1967).

Jako jeden z pierwszych zagadnieniem zimowej ewaporacji wody z pędów różnych gatunków drzew zajmował się H a r t i g (1883, według I v a n o v 1925). Wykazał on, że poszczególne gatunki można zestawić w następującym szeregu w miarę zmniejszania się natężenia tego procesu: brzoza > dąb > BUK > grab > sosna czarna > sosna zwyczajna > świerk.

Szczegółowe badania ewaporacji jednorocznych pędów 60 gatunków drzew i krzewów rosnących w Arboretum Instytutu Leśnego w Leningradzie wykonał I v a n o v (1924, 1925). Stwierdził on, że w styczniu—marcu wahała się ona od 0,26—0,40 g $H_2O m^{-2}h^{-1}$, co stanowiło 0,03—0,05% świeżej masy pędów. Przyjmując za punkt odniesienia wielkość ewaporacji pędów *Larix europaea* I v a n o v (1924, 1925) odnotował, że natężenie tego procesu u buka jest 2,91 razy większe niż u modrzewia. Wartości zimowej zdolności ewaporacyjnej drzew iglastych względem modrzewia wahały się w granicach 0,30—1,09, a liściastych 0,77—8,76.

PRODUKTYWNOŚĆ A PROCESY WYMIANY GAZOWEJ

Na produkcję materii organicznej wpływa istotnie natężenie oddychania, dla którego substratem jest część asymilatów. Liście, mimo że stanowią najmniejszą część masy drzewa, charakteryzują się spośród poszczególnych jego organów najbardziej intensywnym natężeniem oddychania. Wpływa na to znaczny udział w ich budowie żywych tkanek w porównaniu ze zdrewniałymi, jak to ma miejsce w innych organach drzew.

W odróżnieniu od procesu asymilacji CO_2 , na który oddziałuje cały kompleks czynników, natężenie oddychania uzależnione jest głównie od temperatury. Jak wynika z danych M a s a r o v i-

čovej (1981b), natężenie oddychania ciemniowego (R_D) liści 3-letnich siewek buka zwyczajnego wzrasta liniowo w temperaturze 15—35°C (tab. 2). Stwierdzone przez autorkę różnice między R_D w 21 i 3% O_2 były nieznaczne (tab. 2B), co może wskazywać na to, że punkt wysycenia R_D osiągany jest już przy niskich stężeniach tlenu.

Badaniami specyficznego natężenia oddychania liści różnych gatunków roślin zajmowali się między innymi Polster (1959) oraz Pisek i Knapp (1959). Pierwszy z wymienionych autorów uszeregował pod względem natężenia tego procesu podstawowe gatunki lasotwórcze w następującej kolejności, w miarę maleńia wartości R_D : *Betula verrucosa* > *Quercus robur* > *FAGUS SYLVATICA* > *Larix decidua* > *Pinus sylvestris* > *Picea abies*.

Stosunkowo niewielkie natężenie R_D liści buka wśród drzew liściastych potwierdziły także późniejsze doświadczenia Piseka i Knappa (1959). W temperaturze 20°C słoneczne liście buka oddychały z natężeniem 1,5 mg CO_2 g⁻¹ s.m. h⁻¹, a w przeliczeniu na świeżą masę 0,67 mg CO_2 g⁻¹ h⁻¹. Dla porównania — w tych samych warunkach natężenie R_D liści innych gatunków drzew wynosiło: dla modrzewia europejskiego 2,2, słonecznych liści brzozy brodawkowatej i dębu szypułkowego 1,7, a limby 1,37 mg CO_2 g⁻¹ s.m. h⁻¹.

Z przeprowadzonych przez Masarovičovą (1981b) badań sezonowej zmienności R_D liści buka wynika, że największe natężenie tego procesu przypada na koniec maja i czerwiec (30,7 × 10⁻⁹ kg CO_2 m⁻² s⁻¹). W lipcu i szczególnie w sierpniu obserwowano spadek R_D do minimalnej wielkości 10,07 × 10⁻⁹ kg CO_2 m⁻² s⁻¹, po czym nastąpił ponowny wzrost we wrześniu. Podobne zmiany R_D w okresie wegetacyjnym obserwowali Künstle i Mitscherlich (1976, 1978) u liści jednorocznych pędów dorosłego osobnika *F. sylvatica*. Maksymalną wartość R_D stwierdzili oni w maju (1,8 mg CO_2 g⁻¹ s.m. h⁻¹), po czym miał miejsce stopniowy spadek natężenia oddychania ciemniowego aż do sierpnia, kiedy natężenie tego procesu wyniosło jedynie 0,4 mg CO_2 g⁻¹ s.m. h⁻¹.

Ważnym czynnikiem wpływającym na produktywność roślin

jest także natężenie fotooddychania. Należy bowiem pamiętać, że rośliny typu C_3 , do których zalicza się także buk, uwalniają w rezultacie tego procesu do 60% związanego w trakcie fotosyntezy dwutlenku węgla (Zelitch 1977). Doświadczenia Masarovičovej i Minarčica (1980) wykazały, że całkowite oddychanie liści *F. sylvatica* na świetle wynosi 41×10^{-9} kg CO_2 m^{-2} s^{-1} , z której to wielkości 75% przypada na natężenie fotooddychania (31×10^{-9} kg CO_2 $m^{-2}s^{-1}$). Mitochondrialne oddychanie na świetle (R_M) osiągnęło wielkość 10×10^{-9} kg CO_2 $m^{-2}s^{-1}$, stanowiąc 25% R_L i 6,5% P_N . Całkowite oddychanie na świetle liści buka równe było 26% natężenia fotosyntezy netto.

Szereg badań dotyczących zmian R_L u różnych gatunków roślin, w tej liczbie i *F. sylvatica*, wykonali także Bauer i Martha (1981) oraz Bauer i in. (1983). Stwierdzili oni występowanie istotnych statystycznie różnic w natężeniu R_L u buka w zależności od typu liści. Słoneczne liście oddychały na świetle przeszło dwukrotnie intensywniej ($1,8 \pm 0,2$ mg CO_2 $dm^{-2}h^{-1}$) w porównaniu z liśćmi cienistymi ($0,8 \pm 0,1$ mg CO_2 $dm^{-2}h^{-1}$). Autorzy ci udowodnili, że między natężeniem P_N a oddychaniem na świetle istnieje ścisła liniowa zależność, którą wyraża równanie:

$$Y = 0,329 + 0,122 x \quad (r = 0,96)$$

Dlatego też sądzą oni, że w określonych stężeniach O_2 , CO_2 oraz temperaturze, możliwym jest obliczenie natężenia oddychania na świetle większości roślin typu C_3 na podstawie pomiarów fotosyntezy netto.

Sezonowe zmiany R_L w odróżnieniu od przebiegu oddychania ciemniowego, wykazują znacznie mniejsze wahania w poszczególnych miesiącach okresu wegetacyjnego (Masarovičová 1981 b). Absolutne maksimum R_L ($34,55 \times 10^{-9}$ kg CO_2 m^{-2} s^{-1}) stwierdzono w końcu czerwca. Było ono zgodne z absolutnym maksimum P_N (Masarovičová 1981 a). W lipcu i sierpniu wystąpił niewielki spadek natężenia fotooddychania. Jedynie we wrześniu wartość R_L zmniejszyła się widocznie osiągając minimalną wielkość $24,59 \times 10^{-9}$ kg CO_2 $m^{-2}s^{-1}$.

Szczegółowe badania produktywności fotosyntetycznej buka

i kilku innych gatunków drzew rosnących w warunkach środowiska miejskiego wykonał Czarnowski (1974). Stwierdził on, że liście *F. sylvatica* charakteryzowały się znaczną produktywnością fotosyntetyczną, równą $11,0 \text{ g CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ sezon}^{-1}$. Stosunek ogólnych wielkości oddychania do produkcji fotosyntetycznej równy był dla *Fagus sylvatica* 1 : 3,6; *Acer platanoides* 1 : 4,7; *Tilia grandifolia* 1 : 2,5; a dla *Corylus avellana* 1 : 5,2. Liście buka wykazując największą wartość sezonowej produktywności fotosyntetycznej, charakteryzowały się jednocześnie największą wrażliwością na działanie toksycznych zanieczyszczeń powietrza.

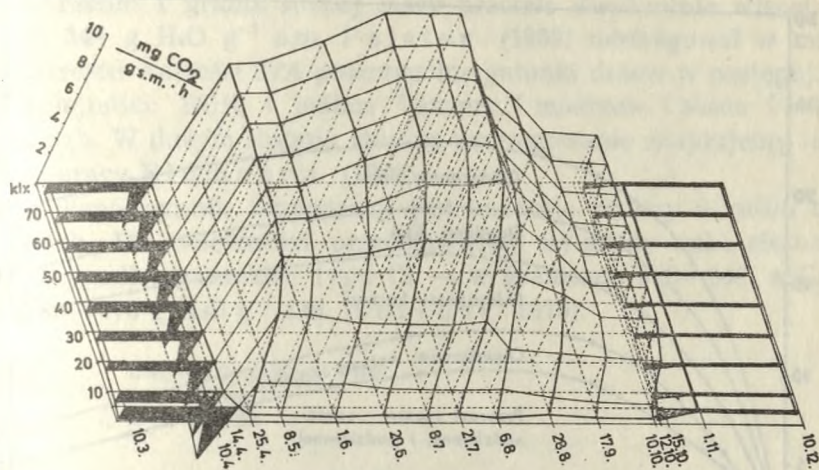
Znaczna część substancji organicznych powstających w procesie fotosyntezy zużywana jest na oddychanie nefotosyntetyzujących tkanek. Dużym natężeniem tego procesu charakteryzują się korzenie. Oddychanie tych organów, tak samo jak R_D i P_N liści, jest specyficzne u różnych gatunków roślin. Z danych Eidmanna (1943) wynika, że natężenie oddychania korzeni *Fagus sylvatica* w temperaturze 20°C wynosi $1,25 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s.m. h}^{-1}$. W tych samych warunkach natężenie oddychania korzeni innych gatunków drzew charakteryzowało się następującymi wielkościami: brzozy — 4,29, osiki — 3,5, a świerka — $1,2 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s.m. h}^{-1}$.

Wykonanie przez Eidmanna (1943) badania porównawcze pozwoliły na następujące uszeregowanie drzew w miarę wzrostu oddychania korzeni: jodła < dąb bezszypułkowy < dąb szypułkowy < świerk < BUK < dąb zielony < sosna zwyczajna < lipa < modrzew < olsza < osika < brzoza < topola.

Pomiary oddychania korzeni buka świadczą o „oszczędnym oddychaniu”, zważywszy, że niektóre gatunki drzew zużywają w trakcie tego procesu od 1/4 do 1/3 zasymilowanego węgla (Żelawski 1974).

Pączki *F. sylvatica* w okresach znacznej aktywności fizjologicznej charakteryzują się stosunkowo intensywnym oddychaniem. Największe natężenie oddychania przypada na kilkunastodniowy okres poprzedzający rozwój liści oraz wkrótce po ich opadnięciu (Schulze 1970; ryc. 8).

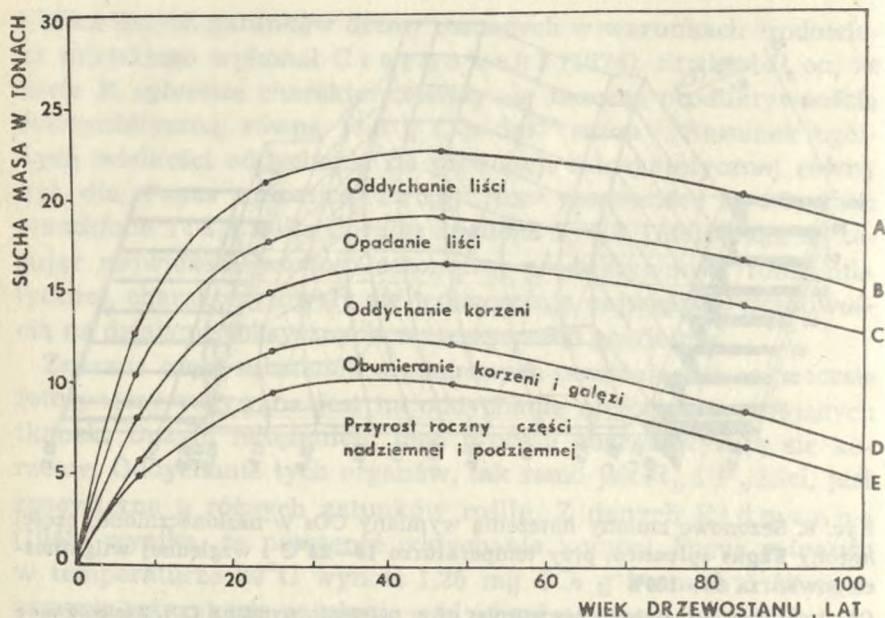
Ważną rolę w bilansie produkcji masy drzewnej odgrywa także oddychanie pędów, gałęzi i pnia. Z opracowania Möllera i in.



Ryc. 8. Sezonowe zmiany natężenia wymiany CO₂ w nasłonecznionej części korony *Fagus sylvatica*, przy temperaturze 16–22°C i względnej wilgotności powietrza 80–100%

Oś x: daty; oś y: natężenie oświetlenia; oś z: natężenie wymiany CO₂. Zacięniowane powierzchnie opisują wydzielanie CO₂ w procesie oddychania pączków (wg Schulze (1970))

(1954 według Kramer i Kozłowski 1979) wynika, że straty powstałe w rezultacie oddychania różnych organów buka wynoszą w drzewostanie do 50% powstałej w procesie fotosyntezy substancji organicznej (ryc. 9). W tej wielkości mieści się, w zależności od wieku drzewostanu, oddychanie pnia, na które zużywanych jest 16–21% produktów fotosyntezy. Ubytek substancji organicznych, powstały w rezultacie procesów dysymilacyjnych w badanych przez Möllera i in. drzewostanach w Danii, zmienił się wraz z wiekiem. Na oddychanie 25-letnie drzewa zużywały 40% produktów fotosyntezy, a 85-letnie 50%. Wraz z wiekiem zmniejszał się przyrost suchej masy drzewostanu. Nastąpiło to w rezultacie nasilającego się procesu obumierania korzeni, pędów i gałęzi, a także częściowo w wyniku spadku natężenia fotosyntezy i wzrostu oddychania. Zwiększeniu uległa także masa zdrewniałych tkanek w porównaniu z fotosyntetyzującymi.



Ryc. 9. Ilość suchej masy zużywanej w różnych procesach przez drzewostan bukowy w zależności od wieku. Na osi rzędnych podano produkcję w tonach/hektar/rok

A — produkcja fotosyntetyczna brutto, C — fotosynteza netto, E — roczny przyrost suchej masy. Powierzchnia między krzywymi A i B odpowiada stratom suchej masy na oddychanie liści, powierzchnia między B i C to straty z opadania liści, powierzchnia między B i C to straty na oddychanie korzeni, pędów i gałęzi, a powierzchnia między D i E określa straty na obumieranie korzeni i gałęzi (Möller i in. 1954, według Myczkowskiego 1976)

Oprócz oddychania ważnym czynnikiem, od którego zależy produktywność, jest gospodarka wodna rośliny. Za jeden ze wskaźników tej zależności uważany jest współczynnik transpiracji (T/A). Wskazuje on, ile wody potrzebuje roślina na wytworzenie jednostki masy. Współczynnik transpiracji charakteryzuje się dużą zmiennością, zarówno w zależności od czynników klimatycznych, edaficznych, jak i gatunku rośliny. Z badań wykonanych przez Polstera (1950) wynika, że w przypadku buka współczynnik transpiracji równy jest $169 \text{ g H}_2\text{O g}^{-1} \text{ s.m.}$ Jego wartość jest znacznie mniejsza od stwierdzanej u innych podstawowych gatunków lasotwórczych, spośród których na przykład dąb zużywa na wyt-

worzenie 1 grama suchej masy przeszło dwukrotnie więcej, bo aż 344 g H₂O g⁻¹ s.m. Polster (1959) uszeregował w miarę wzrostu wartości T/A poszczególne gatunki drzew w następującej kolejności: BUK < jedlica < świerk < modrzew < sosna < brzoza < dąb. W dużym stopniu zbieżne uszeregowanie znajdujemy także w pracy Eidmanna (1943).

Współczynnik transpiracji jest znacznie wyższy u roślin zielnych. Dla większości przedstawicieli tej grupy waha się on, w przypadku gatunków typu C₃ — w granicach 520—840, a C₄ od 280—370 g H₂O g⁻¹ s.m. (Larcher 1975).

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Bauer H., Martha P. 1981. The CO₂ compensation point of C₃ plants — A re-examination. I. Interspecific variability. Z. Pflanzenphysiol. 103: 445—450.
- Bauer H., Martha P., Kirchner-Heiss B., Mairhofer I. 1983. The CO₂ compensation point of C₃ plants — A re-examination. II. Intraspecific variability. Z. Pflanzenphysiol. 109: 143—154.
- Canvin D.T. 1979. Photorespiration: Comparison between C₃ and C₄ plants. W: Gibbs M., Latzko E. (red.). Photosynthesis II. Photosynthetic carbon metabolism and related processes. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, 6: 368—396. Springer-Verlag, Berlin.
- Czarnowski M. 1974. Photosynthetic production of tree leaves in a city habitat. Bull. Acad. Poln. Sci., Ser. Sci. Biol. 22: 603—608.
- Czopek M. 1967. Wstępne badania nad fotosyntezą i oddychaniem wybranych gatunków lasu bukowego *Fagetum carpinetum*. Studia Naturae, ser. A, 1: 115—138.
- Eidmann F.E. 1943. Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Haupt Holzarten. Schriftenreihe H. Göring-Akad. deut. Forstw. 5: 1—144.
- Fry D.J., Phillips I.D.J. 1976. Photosynthesis of conifers in relation to annual growth cycles and dry matter production. I. Some C₄ characteristics in photosynthesis of Japanese larch (*Larix leptolepis*). Physiol. Plant. 37: 185—190.
- Gabrielsen E.K. 1960. Über Lichtabsorption in Photosyntheseorga-

- nen. W: Encyclopedia of Plant Physiology 5 (2): 8—27. Springer-Verlag, Berlin — Göttingen — Heidelberg.
- Ivanov L.A. 1925. O vodnom režime drevesnych porod zimoju. Izv. Leningradskogo Lesnogo Inst. 32: 3—36.
- Iwanoff L. 1924. Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter. I. Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft. XLII (2): 44—49.
- Keller T. 1973. Über den Einfluss von Industrieklärschlamm auf die Nettoassimilation junger Forstpflanzen. Forstw. Cbl. 92: 105—111.
- Koch W. 1969. Untersuchungen über die Wirkung von CO₂ auf die Photosynthese einiger Holzgewächse unter Laboratoriumsbedingungen. Flora, B, 158: 402—428.
- Kramer P.J., Kozlowski T.T. 1979. Physiology of Woody Plants. Academic Press, New York, London, 811 str.
- Künstle E., Mitscherlich G. 1976. Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald. III. Atmung. Allg. Forst- u. J. — Ztg, 147: 169—177.
- Künstle E., Mitscherlich G. 1978. Photosynthese, Transpiration und Respiration in einem jungen Mischbestand. Angew. Bot., 52: 233—252.
- Lange O.L., Schulze E.—D. 1971. Measurement of CO₂ gas-exchange and transpiration in the beech (*Fagus sylvatica* L.). Ecological Studies, 2: 16—28. W: Methods and Results of Ecosystem Research in the German Solling Project. H. Ellenberg (red.). Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York.
- Larcher W. 1969. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. Photosynthetica 3 (2): 167—198.
- Larcher W. 1975. Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag, Berlin—Heidelberg—New York.
- Masarovičová E. 1979. Relationships between the CO₂ compensation concentration, the slope of CO₂ curve of net photosynthetic rate and the energy of irradiance. Biologia Plantarum (Praha), 21 (6): 434—439.
- Masarovičová E. 1980. Photosynthesis, photorespiration and mitochondrial respiration of *Fagus sylvatica* L. seedlings: Effects of temperature and oxygen concentration. Photosynthetica 14 (3): 321—325.
- Masarovičová E. 1981a. Seasonal curves of photosynthesis and photosynthetic productivity of European beech seedlings. Biológia (Bratislava) 36 (10): 825—832.
- Masarovičová E. 1981b. Seasonal curves of mitochondrial respiration and photorespiration of European beech seedlings. Biológia (Bratislava) 36 (10): 833—839.
- Masarovičová E. 1983. Seasonal curve of CO₂ compensation concen-

- tration of European beech seedlings. *Biológia (Bratislava)* 38 (5): 419—426.
- Masarovičová E. 1984. Gasometrical investigation into CO₂ exchange of the *Fagus sylvatica* L. species under controlled conditions. *Biologické Práce* 30 (2).
- Masarovičová E., Minarčič P. 1979. Qualitative and quantitative analysis of the *Fagus sylvatica* L. leaves. I. Anatomical characteristic and photosynthetic activity. *Biológia (Bratislava)* 34 (7): 513—521.
- Masarovičová E., Minarčič P. 1980. Qualitative and quantitative analysis of the *Fagus sylvatica* L. leaves. II. Ultrastructural characteristic and photorespiratory activity. *Biológia (Bratislava)* 35 (4): 235—242.
- Myczkowski J. 1976. *Fizjologia roślin drzewiastych*. AR Kraków. Oleksyn J., Lorenc-Plucińska G. 1986. Wymiana gazowa i gospodarka wodna modrzewi. W: *Modrzewie (Larix Mill.)*. S. Białobok (red.), PWN Warszawa—Poznań: 139—172.
- Paganelli A., Paganelli-Cappelletti E.M. 1971. Physio-ecological study on the beech (*Fagus sylvatica* L.) of the Cansiglio plateau (Venetian Pre-Alp). I. Seasonal trend in moisture status of sun and shade leaves at different exposure. *Webbia* 25 (2): 383—463.
- Parasca D., Marcu M., Loga M. 1963. Contribuții la cunoașterea regimului hidric și a fotosintezei în fâgete. *Buletinul Institutului Politehnic din Brașov*, ser. B, 10: 59—75.
- Pisek A. 1960. Immergrüne Pflanzen. W: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*: 415—459. W. Ruhland (red.), Berlin, Springer—Verlag.
- Pisek A., Knapp H. 1959. Zur Kenntnis der Respirationsintensität von Blättern verschiedener Blütenpflanzen. *Ber. Deut. bot. Ges.* 72: 287—294.
- Pisek A., Winkler E. 1953. Die Schliessbewegung der Stomata bei ökologisch verschiedenen Pflanzentypen in Abhängigkeit vom Wasser-sättigungszustand der Blätter und vom Licht. *Planta* 42: 253—278.
- Pisek A., Larcher W., Unterholzner R. 1967. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Forstschadensbereiche der Blätter. *Flora B*, 157: 239—264.
- Pisek A., Larcher W., Pack I., Unterholzner R. 1968. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. II. Temperaturmaximum der Netto-Photosynthese und Hitzeresistenz der Blätter. *Flora B*, 158: 110—128.
- Pisek A., Larcher W., Moser W., Pack I. 1969. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des

- Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereich der Netto-Photosynthese. *Flora*, B, 158: 608—630.
- Polster H. 1950. Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. Bayer. Landw. Verl. München.
- Polster H. 1967. Transpiration. W: Gehölzphysiologie. (red. H. Lyr, H. Polster, H.J. Fiedler) VEB Gustaw Fischer Verlag, Jena: 163—183.
- Rubin B.A., Gavrilenko V.F. 1977. Biochimija i fizjologija fotosinteza. Izd. Moskovskogo Universiteta.
- Schulze E.—D. 1970. Der CO₂-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren in Freiland. *Flora*, B, 159: 177—232.
- Starzecki W. 1981. Effect of environmental factors on the structure and function of assimilative organs. *Pol. ecol. Stud.* 7 (3—4): 415—432.
- Venséveren J.P. 1973a. Variations saisonnières de la teneur en chlorophylles des feuilles de la strate arborescente. *Bull. Soc. Roy. Bot Belgique* 106 (2): 279—288.
- Venséveren J.P. 1973b. Évolution saisonnière de la masse foliaire, de la quantité de chlorophylles et de l'index foliaire. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 106 (2): 289—303.
- Zelitch I. 1977. Fotosynteza, fotooddychanie a produktywność roślin. Warszawa, PWRiL.
- Żelawski W. 1974. Wymiana gazowa i gospodarka wodna. W: Topole (*Populus* L.): 184—204. S. Białobok (red.), PWN, Warszawa—Poznań.

GASEOUS EXCHANGE AND WATER RELATIONS

Summary

In the chapter results are presented from investigations of the assimilation ability of beech, on the influence of external and internal factors on photosynthesis and on the transpiration and water management in the tree. The relationship between wood productivity and gaseous exchange processes is discussed. In view of the fact that beech is one the trees characterized by variability in the anatomical structure of leaves, individual results are presented and discussed separately for different leaf types.