

ROZDZIAŁ 5

PODSTAWY FIZJOLOGII

5.1. Wymiana gazowa i gospodarka wodna

(Jacek Oleksyn)

Ze względu na znaczny zasięg i ważne znaczenie gospodarcze, świerk pospolity jest od wielu lat obiektem wszechstronnych badań naukowych. Asymilacja CO₂ i gospodarka wodna – kluczowe elementy wpływające na produktywność roślin – zajmują w tych badaniach istotne miejsce. Jak wynika z danych zgromadzonych w Forestry Abstracts, największej bazie informacji bibliograficznych dotyczących szeroko rozumianego leśnictwa, od 1939 roku do końca 1996 roku opublikowano przeszło 800 prac, w których mniej lub bardziej szczegółowo zajmowano się wymianą gazową i gospodarką wodną świerka.

Do postępu badań w tym kierunku znacznie przyczynił się również rozwój nowych technik badawczych i powszechna dostępność produkowanych seryjnie analizatorów CO₂ w podczerwieni, które umożliwiają jednoczesne wykonywanie w warunkach laboratoryjnych lub polowych pomiarów wymiany CO₂ i transpiracji liści, oraz obliczanie oporów dyfuzyjnych. W chwili obecnej tego typu aparatura znajduje się w większości pracowni ekofizjologicznych, a pomiary wymiany CO₂ stały się rutynowym elementem w badaniach ekofizjologicznych. Znaczny postęp w badaniach stosunków wodnych w roślinie osiągnięto także po wprowadzeniu do badań komory ciśnieniowej skonstruowanej przez SCHOLANDERA-HAMMELA oraz przenośnych porometrów dyfuzyjnych.

Innym elementem, który wpłynął na wzrost zainteresowania biologią świerka pospolite-

go jest masowo obserwowane od końca lat 1970-tych uszkodzenia drzewostanów wywołane działaniem toksycznych zanieczyszczeń przemysłowych (patrz także rozdz. 13.1 i 13.2). Gatunek ten charakteryzuje się dużą wrażliwością na szkodliwe zanieczyszczenia. Oczekiwano więc, że badania podstawowych procesów fizjologicznych umożliwią poznanie mechanizmów ujemnego oddziaływania zmienionego przez człowieka środowiska na drzewostany świerkowe, jak i pozwolą na opracowanie nowych metod wczesnej indykacji wpływu zanieczyszczeń przemysłowych. Szczególnie intensywnie badania podstawowych procesów fizjologicznych, zachodzących w drzewostanach świerkowych skażonych przez przemysł, prowadzono w Niemczech, gdzie gatunek ten jest głównym drzewem leśnym. Uzyskane wyniki podsumowane zostały w monografii „Forest Decline and Air Pollution. A Study of Spruce (*Picea abies*) on Acid Soils” (SCHULZE i wsp. 1989).

Podsumowania wiadomości na temat ekologii, fotosyntezy i gospodarki wodnej świerka można znaleźć, między innymi, w opracowanej przez Instytut Dendrologii PAN w Kórniku monografii Świerk pospolity (rozdział autorstwa SZANIAWSKIEGO, ŻELAWSKIEGO i WIERZBICKIEGO 1977) oraz w monografii Die Fichte, SCHMIDT-VOGTA (1986). Dlatego też w niniejszym rozdziale pragnę, tam gdzie jest to wskazane, przedstawić w szerszym zakresie wyniki badań z ostatniego dwudziestolecia, które nie mogły być uwzględ-

nione we wspomnianych powyżej opracowaniach monograficznych. Czytelnikom zainteresowanym odnalezieniem prac o fotosyntezie i oddychaniu świerka (i innych gatunków iglastych) opublikowanych w latach 1891–1981 polecam zestawienia LINDERA (1979, 1981), stanowiące wartościowe źródło informacji na ten temat.

5.1.1. Zdolność asymilacyjna

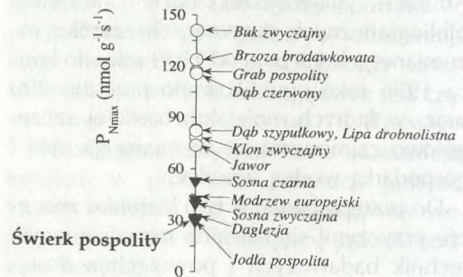
Poszczególne gatunki roślin różnią się znacznie maksymalnym natężeniem fotosyntezy, określanym od pewnego czasu w ekofizjologii mianem pojemności fotosyntetycznej (P_{Nmax}). *Pojemność fotosyntetyczną możemy zdefiniować jako obserwowane w naturalnych warunkach maksymalne natężenie asymilacji CO_2 przy optymalnej temperaturze, odpowiednim zaopatrzeniu w wodę i wysycającym natężeniu promieniowania świetlnego, oraz naturalnej zawartości dwutlenku węgla w powietrzu atmosferycznym.*

Najniższymi wartościami P_{Nmax} – od 0,3 do $10 \mu mol CO_2 m^{-2}s^{-1}$ (we wszystkich przypadkach, gdy dane podawane są w przeliczeniu na powierzchnię liści, dotyczą one jedynie ich oświetlonej części, a nie całej powierzchni) charakteryzują się mchy, porosty i paprocie (LARCHER 1995). Najwyższymi zaś rośliny o typie fotosyntezy C_4 z P_{Nmax} – od 50 do $70 \mu mol CO_2 m^{-2}s^{-1}$. Na przykład pojemność fotosyntetyczna kukurydzy – typowego przedstawiciela roślin C_4 – wynosi około $55 \mu mol CO_2 m^{-2}s^{-1}$ (LARCHER 1995).

Drzewa i krzewy uważa się powszechnie za grupę roślin o niskiej pojemności fotosyntetycznej (JARVIS i JARVIS 1964; NELSON 1984). Rośliny drzewiaste wyróżniają się jednak znaczną zmiennością P_{Nmax} osiągającą wartości od 2 do $25 \mu mol CO_2 m^{-2}s^{-1}$. Generalnie drzewa liściaste wykazują większy zakres zmienności P_{Nmax} (od 2 do $>25 \mu mol CO_2 m^{-2}s^{-1}$) od drzew iglastych (od 2 do $10 \mu mol CO_2 m^{-2}s^{-1}$). Obszerne zestawienia danych o pojemności fotosyntetycznej

różnych gatunków roślin można znaleźć w opublikowanych w ostatnich latach pracach przeglądowych (CEULEMANS i SAUGIER 1991; TESKEY i wsp. 1994; LARCHER 1995).

W większości tego typu zestawieniach świerk pospolity, wraz z innymi gatunkami iglastymi, znajduje się w grupie gatunków o najmniejszych wartościach P_{Nmax} rzędu $2-3 \mu mol CO_2 m^{-2}s^{-1}$ (CEULEMANS i SAUGIER 1991). Wykonane przez nas pomiary P_{Nmax} czternastu gatunków drzew (rosnących w doświadczeniu założonym w latach 1969/1970 przez S. SZYMAŃSKIEGO w LZD Siemianicach koło Kępna) potwierdziły małe natężenie tego procesu u świerka pospolitego (OLEKSYN i wsp. 1997a; ryc. 5.1). Świerk pospolity z natężeniem $P_{Nmax} = 29 \text{ nmol } g^{-1}s^{-1}$, wraz z daglezią i jodłą pospolitą, charakteryzował się 4–5-krotnie mniejszym natężeniem asymilacji CO_2 niż brzoza czy buk.



Ryc. 5.1. Pojemność fotosyntetyczna (P_{Nmax}) 14 gatunków drzew rosnących na powierzchni doświadczałnej w LZD Siemianice. Pomiary wykonano w sierpniu 1995 roku, wiek drzew 25 lat (OLEKSYN i wsp. 1997a)

Charakteryzując pojemność fotosyntetyczną poszczególnych gatunków drzew trzeba jednak pamiętać, że nie jest ona stałą wielkością. P_{Nmax} może się zmieniać w zależności od stadium rozwoju rośliny, pory dnia czy roku. Na wymianę CO_2 ma również wpływ wiele czynników zewnętrznych. Procesy fotochemiczne uzależnione są głównie od natężenia promieniowania słonecznego, a procesy biochemiczne od stężenia dwutlenku węgla, temperatury, zaopa-

trzenia w substancje mineralne i wodę. W ostatnim stuleciu czynnikiem modyfikującym wymianę CO₂ stały się zanieczyszczenia przemysłowe, które mogą wpływać na wszystkie ogniwa procesów metabolicznych odpowiedzialnych za wiązanie i uwalnianie dwutlenku węgla. Mogą one również wpływać na ten proces pośrednio, na przykład poprzez uszkodzenie systemów korzeniowych, które może prowadzić do upośledzenia zaopatrzenia roślin w wodę i składniki mineralne.

5.1.2. Zmienność natężenia asymilacji CO₂ w zależności od pory roku, położenia pędów w koronie i wieku drzew

Mimo stosunkowo niskiego, w porównaniu do drzew liściastych, natężenia asymilacji CO₂, drzewa iglaste charakteryzują się intensywnym przyrostem i dużymi zdolnościami konkurencyjnymi. Przyczyną tego upatruje się w znacznie dłuższym sezonie wegetacyjnym. Świerk pospolity i inne gatunki iglaste, w odróżnieniu od drzew liściastych, mogą efektywnie fotosyntetyzować zarówno wczesną wiosną jak i późną jesienią. Badania sezonowej zmienności natężenia asymilacji CO₂ 45-letniego świerka pospolitego, wykonane przez KULL i KOPPEL (1984) w Estonii wykazały, że maksymalne natężenie tego procesu, u jednorocznych igieł, było równe lub bliskie zeru jedynie od grudnia do początków marca. W pozostałych miesiącach natężenie asymilacji CO₂ wahało się od 3 do 15 nmol CO₂ g⁻¹s⁻¹. W kilkudniowym okresie zimowego ocieplenia, gdy temperatura wzrosła do +3°C, natężenie fotosyntezy osiągało wartość 0,9 nmol CO₂ g⁻¹s⁻¹ (KULL i KOPPEL 1984). Przy podobnych warunkach świetlnych w okresie letnim i jesiennym, natężenie fotosyntezy netto było wyższe 10–15 razy w porównaniu do wartości stwierdzanych zimą.

Młode igły świerka w krótkim okresie czasu osiągają pełnię zdolności fotosyntety-

cznej, która znacznie przewyższa asymilację CO₂ starszych igieł (KULL i KOPPEL 1984). Czas osiągania maksymalnego natężenia fotosyntezy przez igły bieżącego rocznika u zimozielonych roślin iglastych jest zróżnicowany. Na przykład igły bieżącego rocznika *Picea glauca* (CLARK 1961), *Pseudotsuga menziesii* (BRIX 1971), *Pinus radiata* (ROOK i CORSON 1978) i *Pinus heldreichii* (OLEKSYN i wsp. 1997b) bardzo szybko osiągają wysokie wartości P_{Nmax} i wyprzedzają w natężeniu tego procesu igły starsze, podczas gdy u *Pinus nigra* (EL AOUNI i MOUSSEAU 1974), *P. sylvestris* (LINDER i TROENG 1980) czy *Abies amabilis* (TESKEY i wsp. 1984) wzrost ten jest relatywnie wolniejszy, a wartości maksymalne nie osiągają do końca sezonu wegetacyjnego poziomu odnotowanego u igieł jednorocznych.

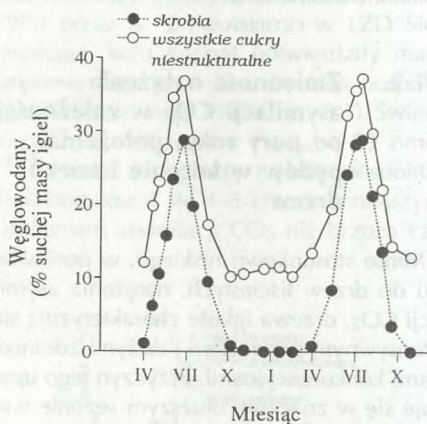
W okresie, w którym igły świerka osiągają maksimum fotosyntetyczne, mają one już 95% finalnej długości, ale jedynie 50% finalnej masy (KULL i KOPPEL 1984). Dane te wskazują na to, że pierwszeństwo w rozwoju, we wczesnych etapach wzrostu igieł, mają struktury fotosyntetyczne, a dopiero w dalszej kolejności tkanki, które nie są aktywne fotosyntetycznie. Dlatego też, gdy natężenie fotosyntezy przeliczane jest na masę igieł, po osiągnięciu maksymalnej wielkości w pierwszej połowie sezonu wegetacyjnego, następuje stopniowe zmniejszanie się natężenia asymilacji CO₂ – co jest związane ze wzmocnionym przyrostem w tym okresie czasu nefotosyntetyzujących tkanek igieł. Spadek ten nie jest widoczny wówczas, gdy fotosynteza obliczana jest na jednostkę powierzchni igieł.

Po okresie zimowym regeneracja zdolności fotosyntetycznych igieł świerka następuje powoli, co wskazuje na występowanie jakościowych zmian aparatu asymilacyjnego. W rezultacie tych zmian, nawet w końcu okresu wegetacyjnego, natężenie asymilacji CO₂ igieł jednorocznych nie osiąga wartości z roku ubiegłego. Przyczyną tego zjawiska nie należy upatrywać wyłącznie w zmianach powstałych w okresie zimowym, ale i w postępujących wraz z wiekiem

zmianach anatomiczno-fizjologicznych oraz zwiększaniem się wzajemnego zacielenia igieł. U drzew iglastych wraz z wiekiem igieł zmniejsza się w nich zawartość wody, azotu i wzrasta zawartość fenoli (OLEKSYN i wsp. 1997b). Zarówno zawartość wody jak i azotu w igłach stanowią kluczowy element wpływający na zmniejszenie atrakcyjności igieł dla owadów (MATTSON 1980; HATCHER 1990). Tego typu inwestycje w strukturę igieł i związki ochraniające należą do koniecznych zabezpieczeń roślin zimozielonych przed owadami. Wpływają one jednak ujemnie na zdolność asymilacyjną starszych igieł.

W sumie, ze względu na znaczną długość okresu utrzymywania się igieł u świerka pospolitego, udział igieł bieżącego rocznika w bilansie fotosyntetycznym jest stosunkowo niewielki. SCHULZE i współpracownicy (1977) stwierdzili, że u 89-letniego świerka pospolitego igły bieżącego rocznika były odpowiedzialne jedynie za 15% rocznej produkcji fotosyntetycznej drzewa (tab. 5.1). Około 50% rocznej produkcji fotosyntetycznej dostarczały igły 1–3-letnie, a resztę (35%) igły starszych roczników. Badania SCHULZE i współpracowników (1977) wykazały również, że oświetlona część koron dostarcza około 70% asymilatów, a pozostałe 30% części zacielenione i o przejściowym typie oświetlenia.

Sezonowe zmiany aktywności fotosyntetycznej dobrze odzwierciedla zmienność zawartości węglowodanów w igłach. Szczegółowo badaniem zawartości skrobi i innych cukrów niestrukturalnych zajmował się LINDER (1995) w północnej Szwecji. Okazało się, że zawartość skrobi w jednorocznych igłach waha się od 0% w miesiącach zimowych do przeszło 30% suchej masy igieł pod koniec lata (ryc. 5.2). Wahania



Ryc. 5.2. Sezonowe zmiany zawartości skrobi i innych cukrów niestrukturalnych (wyrażonych jako % całkowitej suchej masy) w igłach świerka pospolitego z północnej Szwecji. Badania wykonano na jednorocznych igłach w latach 1991 i 1992 (wg LINDER 1995, zmienione)

Tabela 5.1. Roczna wielkość asymilacji CO₂ (w kg CO₂ rok⁻¹), 25-metrowego drzewa świerka pospolitego w wieku 89 lat (wg SCHULZE i wsp. 1977)

Część korony	Wysokość od ziemi (m)	Wiek igieł (lata)					Razem	%
		>4	3	2	1	0		
Śloneczna (górna część)	23,0–25,6	7,9	4,5	8,4	8,1	8,6	37,5	25,9
(dolna część)	20,5–22,9	23,5	7,8	13,4	11,4	9,0	65,1	45,0
Cienista (górna część)	18,0–20,4	15,6	4,3	7,1	5,3	3,9	36,2	25,0
(dolna część)	15,5–17,9	2,7	0,5	0,7	0,6	0,5	4,9	3,4
Przełściowa	13,8–15,4	0,5	0,1	0,1	0,1	0,1	1,0	0,7
Razem		50,2	12,2	29,7	25,6	22,1	144,7	100,0

zawartości wszystkich cukrów rozpuszczalnych są znacznie mniejsze, a ich poziom nie przekracza nigdy 10% suchej masy igieł. Dane uzyskane przez LINDERA (1995) wskazują, że w szczytowym okresie sezonu wegetacyjnego do 40% suchej masy igieł stanowią niestrukturalne węglowodany.

Większość pomiarów, w których porównywano natężenie asymilacji CO₂ siewek świerka pospolitego z natężeniem tego procesu u dorosłych osobników wskazuje na to, że jego intensywność jest prawie dwukrotnie większa u siewek (KULL i KOPPEL 1987; KATRUŠENKO 1987). W przeliczeniu na suchą masę igieł, natężenie fotosyntezy netto u 1–10-letnich drzew waha się w granicach od 50 do 65 nmol CO₂ g⁻¹s⁻¹ (NEUWIRTH 1968a; TRANQUILLINI i HAVRANEK 1985; OLEKSYN i wsp. 1998), podczas gdy u dorosłych osobników na ogół nie przekracza 25 nmol CO₂ g⁻¹s⁻¹ (PISEK i TRANQUILLINI 1954; NEUWIRTH 1963; SCHULZE i wsp. 1977; KULL i KOPPEL 1987). Mechanizm powodujący powstanie wspomnianych różnic w natężeniu asymilacji CO₂ w zależności od wieku drzew nie jest jeszcze w pełni poznany.

Natężenie fotosyntezy zmienia się również w obrębie korony. Te jej części, które eksponowane są na działanie promieniowania słonecznego o dużej intensywności, wytwarzają igły typu słonecznego, a pozostałe igły cieniste. Igły typu cienistego, ze względu na większą zawartość w nich chlorofilu i specyficzną budowę anatomiczną, są w stanie lepiej wykorzystywać energię słoneczną, osiągając pozytywny bilans wymiany CO₂ przy niższych natężeniach światła (PISEK i TRANQUILLINI 1954). Igły te charakteryzują się jednocześnie mniejszym natężeniem fotosyntezy przy wyższych natężeniach światła.

Badania wykonane przez MAREKA i współpracowników (1989) na 32-letnich drzewach *Picea abies* wskazują na istnienie gradientu efektywności fotosyntetycznej od wierzchołków korony do ich podstaw. Podobnie KATRUŠENKO (1982) badając dzienną wymianę CO₂ w 90-letnim drzewostanie świerkowym (o zapasie 508 m³ ha⁻¹, wyso-

kości 28 m i I klasie bonitacji) stwierdził, że dolna część korony asymiluje o około 50% mniej intensywnie niż część wierzchołkowa.

Poszczególne części koron drzew rosnących na skraju lasu, ze względu na jednorodność oświetlenia, nie wykazują różnic w natężeniu asymilacji CO₂ (NEUWIRTH 1968b). Badania NEUWIRTHA (1968b) i SCHULZE i współpracowników (1977) potwierdzają istotny wkład igieł typu cienistego w bilansie fotosyntetycznym drzew. Dzieje się tak głównie dzięki znacznemu udziałowi tego typu igieł w strukturze koron.

U świerka, podobnie jak i u innych gatunków drzew, w żadnej części korony nie występuje zjawisko dłuższego utrzymywania się negatywnego bilansu wymiany CO₂ (gdy natężenia asymilacji jest mniejsze niż natężenie oddychania). Poszczególne pędy są w tym względzie na własnym rozrachunku. Te z nich, które nie są w stanie utrzymać pozytywnego bilansu wymiany CO₂ zamierają.

5.1.3. Zmienność wewnątrzgatunkowa

Na zdolność asymilacyjną wpływa również pochodzenie roślin. W procesie ewolucji populacje pochodzące z chłodnych warunków klimatycznych, na północy zasięgu lub ze stanowisk wysokogórskich, przystosowały się do bardziej efektywnego pobierania azotu, od którego w znacznym stopniu zależy natężenie asymilacji CO₂. Dlatego w doświadczeniach prowiencyjnych, gdy wymiana CO₂ badana jest w stałej temperaturze i wyrównanych warunkach glebowych, rośliny z północy oraz gór zazwyczaj charakteryzują się większym natężeniem tego procesu. PELKONEN i LUUKKANEN (1974) stwierdzili, że wartości fotosyntezy netto, oddychania ciemniowego, fotooddychania i punktu kompensacyjnego CO₂ dwóch populacji świerka pospolitego z północny Finlandii (>68°N) były istotnie większe od wartości obserwowanych u popu-

lacji z południa tego kraju (60°N). Również GROSS i HETTESHEIMER (1983), którzy badali wymianę CO_2 u czterech populacji z Rumunii, Węgier, północnej Norwegii i Szwecji, w 18-letnim doświadczeniu proveniencyjnym w Niemczech stwierdzili, że skandynawskie populacje wyróżniały się większym natężeniem fotosyntezy i oddychania. Wspomniany trend, szczególnie w przypadku oddychania ciemnowego, utrzymywał się w przeciągu całego sezonu wegetacyjnego.

Istnienie różnic w natężeniu asymilacji CO_2 między odległymi geograficznie populacjami nie wyjaśnia występującej między nimi zmienności parametrów wzrostowych (NEUWIRTH 1969; OLEKSYN i wsp. 1998). Brak zależności (lub nawet ujemna korelacja) między cechami biometrycznymi i natężeniem fotosyntezy, wskazuje na to, że różnice w przyroście biomasy nie wynikają z natężenia asymilacji CO_2 , a są rezultatem oddziaływania innych czynników. Wśród nich istotne znaczenie może mieć na przykład fotoperiod czy też genetycznie uwarunkowane różnice w alokacji biomasy między

częścią nadziemną i podziemną roślin (OLEKSYN i wsp. 1992a, b).

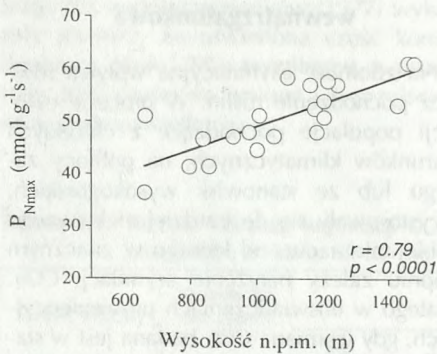
Podobne trendy wykazane zostały także w przypadku populacji świerka pospolitego pochodzących z różnych wysokości nad poziomem morza, hodowanych w warunkach niżowych (150 m n.p.m.). Natężenie $P_{N\max}$ wzrastało liniowo wraz z wysokością pochodzenia nasion, zmieniając się od 35 do 60 $\text{nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s}^{-1}$ (ryc. 5.3).

Również ALEKSANDROV i NAIDENOVA (1992), którzy badali natężenie fotosyntezy 20 bułgarskich populacji świerka pospolitego w doświadczeniu zlokalizowanym na 550 m n.p.m., stwierdzili wzrost natężenia fotosyntezy wraz ze wzrostem wysokości, z której pochodziły nasiona. Maksymalne natężenie fotosyntezy obserwowano u populacji pochodzących z 1600 m n.p.m.

Trzeba pamiętać, że w przypadku wykonywania pomiarów *in situ* genetycznie uwarunkowana większa zdolność asymilacyjna populacji z chłodnych regionów jest maskowana przez lokalne warunki. Uwidacznia się ona jedynie w przypadku hodowli różnych ekotypów w wyrównanych warunkach zaopatrzenia w substancje mineralne i w tych samych warunkach termicznych.

Populacje wysokogórskie charakteryzują się genetycznie uwarunkowanym, niższym optimum temperaturowym fotosyntezy niż populacje z mniejszych wysokości. TRANQUILLINI i HAVRANEK (1985) eksponując doniczekowane, 4–5-letnie siewki świerka pospolitego pochodzące z wysokości powyżej 1200 m n.p.m. i poniżej 1000 m n.p.m. wykazali, że optimum temperaturowe fotosyntezy zmniejsza się o $0,25\text{--}0,65^{\circ}\text{C}$ na 100 m wysokości.

Reasumując, wyniki populacyjnego zróżnicowania świerka pospolitego wskazują na to, że osobniki pochodzące z chłodnych warunków klimatycznych charakteryzują się większym natężeniem wymiany CO_2 , mniejszą dynamiką przyrostów, krótszym okresem wegetacyjnym, większą proporcjonalną alokacją biomasy do części podziemnej oraz większą zawartością w igłach azotu i barwników fotosyntetycznych

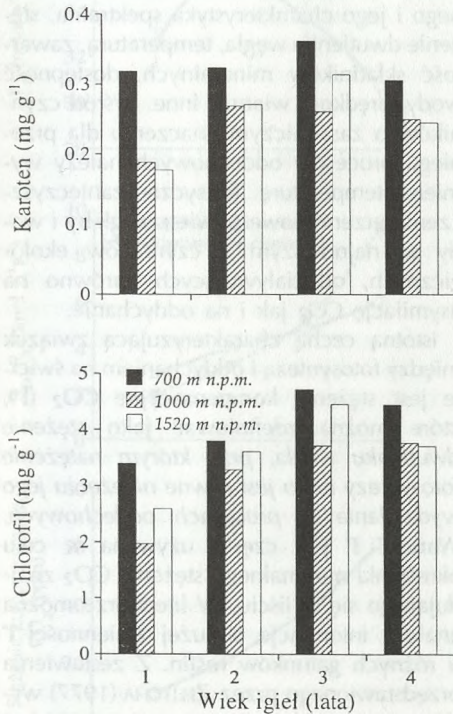


Ryc. 5.3. Zależność pojemności fotosyntetycznej bieżącego rocznika igieł 21 górskich populacji świerka pospolitego w doświadczeniu proveniencyjnym na terenie LZD Siemianice. Każdy punkt na wykresie reprezentuje średnią dla jednej proveniencji. Pomiary wykonano w warunkach połowych między 31 lipca i 2 sierpnia 1995 r. (temperatura 27°C , $1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR, 65% wilgotności względnej powietrza i 374 ppm CO_2). (OLEKSYN i wsp. 1998)

(OLEKSYN i wsp. 1998). Wszystkie wymienione powyżej czynniki wpływają na wzrost aktywności metabolicznej, która stanowi istotny czynnik w przystosowaniu się populacji do chłodnych warunków klimatycznych.

5.1.4. Chlorofil

Zawartość chlorofilu w jednorocznych igłach świerka waha się od 3 do 6 mg g⁻¹ suchej masy igieł (OLEKSYN i wsp. 1998). Zwiększa się ona wraz z wiekiem, osiągając



Ryc. 5.4. Zależność zawartości chlorofilu a+b i karotenoidów od wieku igieł i wysokości drzewostanu nad poziomem morza (barwniki określano w sierpniu 1988, dane przedstawiono w przeliczeniu na suchą masę) (BERMADINGER i wsp. 1989)

maksymalne wartości w igliwiu 3–4-letnim (SZANIAWSKI i wsp. 1977; CEL'NIKER i MALKINA 1994; BERMADINGER i wsp. 1989, ryc. 5.4). Podobną zależność od wieku igieł wykazuje również karoten (ryc. 5.4).

Z przeglądu literatury wykonanego przez CEL'NIKER i MALKINĘ (1994), poświęconego zmienności zawartości chlorofilu u różnych drzew leśnych, wynika, że drzewostany świerka pospolitego (I klasy bonitacji) mają średnio 1,9 kg chlorofilu w 1 t suchej masy igieł. Dla porównania zawartość chlorofilu w aparacie asymilacyjnym innych gatunków wynosiła u sosny zwyczajnej – 2,0 kg t⁻¹, osiki – 6,5 kg t⁻¹, brzozy brodawkowatej – 7,7 kg t⁻¹ i dębu szypułkowego – 7,8 kg t⁻¹. Przyjmując za 100% zawartość chlorofilu w drzewostanach I klasy bonitacji, drzewostany innych klas miały odpowiednio: II klasy – 93%, III klasy – 86%, a IV – 71%. W porównaniu do igieł typu słonecznego, igły typu cieniowego mają średnio o 84% więcej chlorofilu, a igły typu przejściowego o 41%. Autorki te obliczyły także współczynnik wydajności 1 kg chlorofilu – to jest masy węgla, którą akumulował 1 kg chlorofilu w ciągu roku. Okazało się, że wielkości te wynosiły dla brzozy – 322, dębu – 310 i świerka – 215 kg C kg⁻¹ chlorofilu. Stosunkowo niskie wartości tego współczynnika u świerka wynikają z dużej masy starych roczników igieł, które są fotosyntetycznie mało produktywne.

Spśród składników mineralnych na zawartość chlorofilu największy wpływ mają magnez i azot. Wskazują na to liczne doświadczenia, w których siewki świerka hodowano przy różnych poziomach tych pierwiastków w podłożu. Największe zmiany zawartości chlorofilu i innych parametrów fizjologicznych, na podłożach deficytowych w Mg, występują zazwyczaj w najstarszych igłach. Powodem tego jest przemieszczanie magnezu z igieł starszych do rosnących igieł bieżącego rocznika, gdzie jest on wykorzystywany do syntezy chlorofilu (ZOETTL i HUETTL 1986; LANGE i wsp. 1987). Dla przykładu w doświadczeniach BAILLON i współpracowników (1988) stwierdzono,

że 4-tygodniowa hodowla siewek świerka pospolitego na płynnej pożywce, z której wyeliminowano Mg, spowodowała zmniejszenie zawartości chlorofilu o 18% w igłach 1-letnich, a jedynie o 8% w igłach bieżącego rocznika.

POLLE i współpracownicy (1992), którzy badali przyczyny zamierania świerków w górskich rejonach Bawarii (Niemcy), stwierdzili, że zawartość chlorofilu w igłach zmniejszała się z wysokością nad poziomem morza. Zmniejszenie się zawartości chlorofilu korespondowało ze wzrostem stężeń ozonu i spadkiem temperatur w sezonie wegetacyjnym. Podobne wyniki uzyskali również (BERMADINGER i wsp. 1989) (ryc. 5.4). Istotnym czynnikiem, który miał wpływ na zmniejszanie się zawartości barwników fotosyntetycznych wraz z wysokością nad poziomem morza był zapewne spadek dostępności azotu w glebach. W przypadku badania świerków z różnych wysokości w jednakowych warunkach, przy dobrej dostępności azotu, obserwuje się dodatnią korelację między wysokością nad poziomem morza badanej proveniencji i zawartością azotu w igłach (OLEKSYN i wsp. 1998).

Wraz z opracowaniem metody oraz upowszechnieniem się aparatury do określania stanu, w jakim znajduje się chlorofil, przy pomocy pomiarów jego fluorescencji, pojawiło się wiele prac, w których autorzy określali wpływ różnego rodzaju stresów na jego stan i funkcjonowanie. Szczególnie wiele badań poświęconych zostało wpływowi na chlorofil niskich temperatur (BOLHAR-NORDENKAMPF i LECHNER 1988; STRAND 1995; BAUER i wsp. 1992; STRAND i LUNDMARK 1995; WESTIN i wsp. 1995; BAUER i wsp. 1994; KALINA i wsp. 1994; WELANDER i wsp. 1994), niskich temperatur i światła (HANSEN 1992; ORLANDER 1993; SPUNDA i wsp. 1993) oraz deficytu substancji pokarmowych (BAILLON i wsp. 1988; HAGG i wsp. 1992; DREYER i wsp. 1994; SCHWAB i wsp. 1994b).

Na zawartość chlorofilu wpływać mogą również zanieczyszczenia przemysłowe (patrz też rozdział 13.2). Eksperymentalnie wykazano, że spadek fluorescencji chloro-

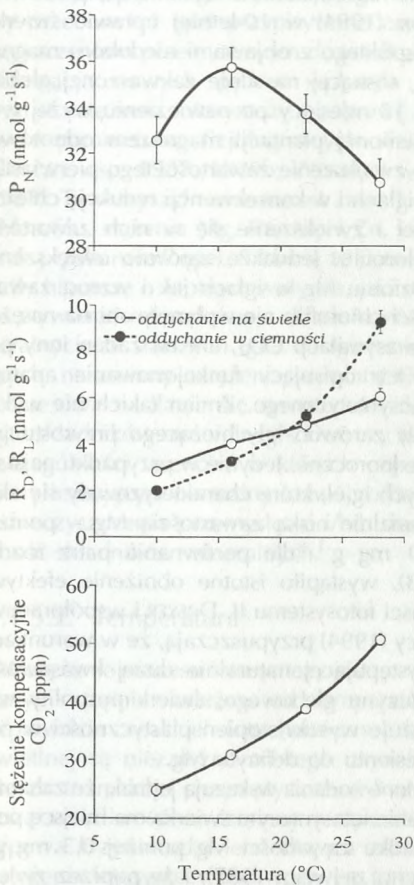
filu następuje pod wpływem działania jonów glinu (SCHWAB i wsp. 1994a), ozonu (BARNES i DAVISON 1988; EVANS i wsp. 1992; GODDE i BUCHOLD 1992; RUTH i WEISEL 1993; DRENKARD i wsp. 1994), wysokich stężeń CO₂ (HEBER i wsp. 1994), promieniowania UV-B i kadmu (DUBE i BORNMAN 1992), oraz toksycznych emisji z silników samochodowych (ZIEGLER-JONS i wsp. 1990)

5.1.5. Czynniki zewnętrzne wymiany CO₂

Asymilacja CO₂ znajduje się pod wpływem wielu czynników zewnętrznych, takich jak: natężenie promieniowania słonecznego i jego charakterystyka spektralna, stężenie dwutlenku węgla, temperatura, zawartość składników mineralnych, dostępność wody, prędkość wiatru i inne. Wśród czynników o zasadniczym znaczeniu dla przebiegu procesów oddechowych należy wymienić temperaturę. Toksyczne zanieczyszczenia przemysłowe powietrza, gleby i wody są najnowszym z czynników ekologicznych, oddziałujących zarówno na asymilację CO₂ jak i na oddychanie.

Istotną cechą charakteryzującą związek między fotosyntezą i oddychaniem na świetle jest stężenie kompensacyjne CO₂ (Γ), które można zdefiniować jako *stężenie dwutlenku węgla, przy którym natężeniu jego fotosyntezy netto jest równe natężeniu jego wydzielania w procesach oddechowych*. Wartość Γ jest często używana w celu określania minimalnego stężenia CO₂ znajdującego się w liściu. W literaturze można znaleźć informacje o dużej zmienności Γ u różnych gatunków roślin. Z zestawienia przedstawionego przez ZELITCHA (1977) wynika, że Γ waha się w granicach 2–145 ppm. Na podstawie analizy tych danych ZELITCH (1977) doszedł do wniosku, że gatunki wydajne fotosyntetycznie charakteryzują się niskimi wartościami Γ (poniżej 10 ppm CO₂), a wiele pospolitych roślin uprawnych ma punkty kompensacyjne w zakresie od 40 do 50 ppm CO₂ w 25°C,

przy czym wartości te ulegają podwojeniu przy wzroście temperatury o 10°C. Generalnie, u roślin typu C₄, stężenie kompensacyjne CO₂ nie przekracza 20 ppm, a u roślin typu C₃ jest powyżej 25 ppm (ZELITCH 1977). Γ zależy również od takich czynników, jak oświetlenie, temperatura, stężenie O₂ w powietrzu, warunki żywienia, zawartość wody w liściach, infekcje patogenów, zanieczyszczenia przemysłowe, wiek liści i pora dnia (BAUER i MARTHA 1981, BAUER i wsp. 1983).



Ryc. 5.5. Zależność między temperaturą powietrza i natężeniem fotosyntezy netto (PN), oddychania ciemniowego (RD), fotooddychania (RL) i stężenia kompensacyjnego CO₂ w świerka pospolitego (LUUKKANEN 1978, zmienione)

Szczegółowe badania stężenia kompensacyjnego CO₂ różnych klonów świerka pospolitego wykonał LUUKKANEN (1978). Stwierdził on, że Γ wahało się, w zależności od temperatury, od ≈25 do ≈50 ppm CO₂ (ryc. 5.5). Zanieczyszczenia przemysłowe mogą zwiększać wartość Γ . BENNER i współpracownicy (1988), badając świerki w różnym stopniu uszkodzone przez zanieczyszczenia przemysłowe w Niemczech, stwierdzili, że stężenie kompensacyjne CO₂ 2-letnich igieł pochodzących z drzew zdrowych wahało się w granicach od 62 do 70 ppm, podczas gdy igły z drzew uszkodzonych miały Γ w granicach od 68 do 86 ppm. Γ igieł 3-letnich w przypadku obydwu grup drzew było większe o przeszło 10%.

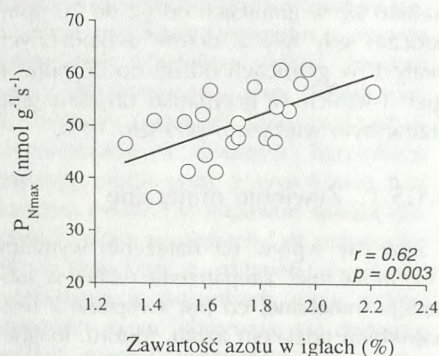
5.1.5.1. Żywienie mineralne

Znaczny wpływ na natężenie wymiany CO₂ może mieć zaopatrzenie rośliny w substancje mineralne, co jest związane z bezpośrednim udziałem azotu, fosforu, magnezu, żelaza i manganu w reakcjach fotosyntetycznych. Dodatkowo żywienie mineralne może mieć wpływ pośredni na asymilację, poprzez zmiany metabolizmu roślin. Eksperymentalnie wykazano, że deficyt substancji mineralnych wpływa u świerka pospolitego na zmniejszenie zawartości chlorofilu i karotenoidów, spadek natężenia asymilacji CO₂ i zmniejszenie przewodnictwa szparkowego (HAGG i wsp. 1992).

Zasadnicze znaczenie w procesie asymilacji CO₂ ma zaopatrzenie roślin w azot. Znaczna część tego pierwiastka w igłach zawarta jest w karboksylazie rybulozodwufosforanowej – enzymie odpowiedzialnym za reakcje wiązania CO₂. Ogółem blisko 50% azotu w igłach związane jest bezpośrednio z reakcjami fotochemicznymi i wiązaniem CO₂ w fotosyntezie (MOONEY 1986). Dlatego też nie stanowi zaskoczenia fakt istnienia ściślej korelacji między pojemnością fotosyntetyczną roślin i zawartością azotu w igłach. Trzeba jednakże mieć na uwadze, że dobra zależność między zawartością azotu w igłach a asymilacją CO₂ istnieje

jedynie wówczas, gdy inne czynniki (na przykład światło czy woda) nie limitują fotosyntezy.

Wykonane przez nas pomiary, w których badano zależność między zawartością azotu, a natężeniem fotosyntezy netto, w igłach 21 górskich populacji świerka pospolitego, rosnących w doświadczeniu proveniencyjnym, wykazały istnienie ścisłej zależności między tymi parametrami (OLEKSYN i wsp. 1998) (ryc. 5.6). Zmiany w zawartości azotu



Ryc. 5.6. Zależność między zawartością azotu w igłach 21 górskich populacji świerka pospolitego w doświadczeniu proveniencyjnym na terenie LZD Siemianice. Każdy punkt na wykresie reprezentuje średnią dla jednej proveniencji. (OLEKSYN i wsp. 1998)

wyjaśniały blisko 40% zmienności natężenia fotosyntezy badanych populacji. Podobną zależność obserwował również KELLER (1971), hodując 6-letnie sadzonki świerka pospolitego przy różnych poziomach azotu w podłożu. Zależność między zawartością azotu w igłach świerka i natężeniem fotosyntezy może być częściowo maskowana. Igły lepiej zaopatrzone w azot charakteryzują się bowiem większą suchą masą, która jest ujemnie skorelowana z natężeniem asymilacji CO₂ (KELLER 1971).

Niejednoznaczne są wyniki badań wpływu deficytu magnezu na wymianę gazową świerka. Badania wpływu trzech stężeń magnezu, od optymalnego do wybitnie deficytowego, wykonane zostały na sześciolat-

nich siewkach świerka przez MEHNE-JAKOBS (1995). W doświadczeniach tych wykazano, że P_{Nmax} jednorocznych igieł było istotnie mniejsze w obydwu wariantach z niskim poziomem Mg. Podobne objawy obserwowano u najmłodszych igieł w wariantach z najmniejszym poziomem magnezu. W przypadku roślin hodowanych w warunkach umiarkowanego deficytu Mg, natężenie fotosyntezy w okresie letnim było redukowane bez zmniejszenia w igłach zawartości chlorofilu.

Podobnych zależności nie potwierdzają natomiast badania DREYER i współpracowników (1994) w 10-letniej uprawie świerka pospolitego z objawami niedoboru magnezu, rosnącej na silnie zakwaszonej glebie. W 18 miesięcy po nawiezieniu wyżej wymienionej plantacji magnezem odnotowano zwiększenie zawartości tego pierwiastka w igłach i w konsekwencji redukcję chloroz igieł i zwiększenie się w nich zawartości chlorofilu. Jednakże zarówno zwiększenie poziomu Mg w igłach jak i wzrost zawartości chlorofilu nie wpłynęły ani na natężenie asymilacji CO₂, ani na żaden inny parametr opisujący funkcjonowanie aparatu fotosyntetycznego. Zmian takich nie wykazały zarówno igły bieżącego przyrostu jak i jednoroczne. Jedynie w przypadku najstarszych igieł, które charakteryzowały się ekstremalnie niską zawartością Mg – poniżej 0,1 mg g⁻¹ (dla porównania patrz rozdz. 5.3), wystąpiło istotne obniżenie efektywności fotosystemu II. DREYER i współpracownicy (1994) przypuszczają, że w warunkach występującej naturalnie dużej kwasowości odczynu glebowego, świerk pospolity wykazuje wysoki stopień plastyczności w odniesieniu do deficytu Mg.

Inne badania wskazują jednak, że zahamowanie fotosyntezy u świerka ma miejsce przy spadku zawartości Mg poniżej 0,3 mg g⁻¹ (SCHULZE i wsp. 1987), i że poprzez zwiększenie zawartości Mg w igłach, w rezultacie nawożenia, można istotnie zwiększyć natężenie asymilacji CO₂ (BEYSCHLAG i wsp. 1987).

Deficyt Mg nie wydaje się indukować zmian w przewodnictwie szparkowym

(ZIMMERMANN i wsp. 1988). Igły świerka pobierane z drzewostanów w różnym stadium zamierania, które charakteryzowały się różną zawartością Mg, były zdolne do reagowania na zmiany oświetlenia i wilgotności, mimo że miały obniżone natężenie asymilacji CO₂.

Jedną z przyczyn, mających wpływ na wspomnianą wcześniej większą wrażliwość starszych igieł, jest retranslokacja z nich substancji mineralnych do igieł młodszych (patrz też podrozdz. 5.1.4). Eksperymentalne usunięcie pąków wierzchołkowych u świerka pospolitego wykazującego objawy przebarwień igieł przypisywane zanieczyszczeniom przemysłowym dowiodło, że eliminacja nowych pędów wpłynęła na wzrost natężenia fotosyntezy i poprawę innych parametrów fizjologicznych drzew (LANGE i wsp. 1987, 1989b; WEIKERT i wsp. 1989). Towarzyszył temu wzrost zawartości chlorofilu, stężenia Mg, Ca, Mn i Zn, oraz brak przebarwień igieł. Badania te potwierdziły hipotezę o istotnym wpływie, jaki może wywierać retranslokacja składników mineralnych ze starszych igieł do igieł młodszych, na zmiany natężenia wymiany CO₂ i okresowe nasilanie się symptomów deficytu składników mineralnych. Dotyczy to w szczególności terenów, w których czynnikiem limitującym normalny rozwój roślin są zanieczyszczenia przemysłowe i/lub dostępność składników mineralnych.

5.1.5.2. Temperatura

Natężenie procesu fotosyntezy jest w znacznym stopniu zależne od temperatury. Wprawdzie reakcje fotochemiczne fazy świetlnej są niezależne od tego czynnika, ale za to reakcje enzymatyczne 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. Pomiędzy tymi punktami znajduje się zakres temperatur optymalnych dla fotosyn-

tezy. LUUKKANEN (1978), który badał zmiany natężenia fotosyntezy netto igieł świerka z czterech populacji stwierdził, że maksimum fotosyntezy obserwowano w 18°C (ryc. 5.5). Różnice w optimum temperaturowym fotosyntezy mogą być zależne od pochodzenia nasion. Świerk pospolity z górnej granicy lasu charakteryzował się optimum temperaturowym niższym o 3°C od świerków z dolin (TRANQUILLINI 1979). Różnica ta nie była zależna od warunków świetlnych.

VAPA-AVUORI i współpracownicy (1992) badali wpływ różnych temperatur podłoża (5, 8, 12, 16 i 20°C) przy stałej temperaturze powietrza na wzrost i wymianę gazową sosny i świerka. Stwierdzili oni, że spadek temperatury podłoża poniżej 8°C całkowicie hamował wzrost korzeni, podczas gdy wyższe temperatury powodowały wykładniczy ich wzrost. Asymilacja CO₂ była u obydwu gatunków silnie hamowana przez niskie temperatury w strefie korzeniowej. Okazało się, że w przypadku świerka (ale nie sosny) asymilacja CO₂ była limitowana przez Rubisco – kluczowy enzym w szlaku metabolicznym fotosyntezy i oddychania.

Minimalna temperatura, przy której może jeszcze zachodzić proces fotosyntezy u świerka (punkt kompensacyjny dla niskiej temperatury), wynosi około -5°C (SALAGIANU i ATANASIU 1962; PISEK i wsp. 1967). Fotosynteza przy niskich temperaturach ma miejsce wyłącznie do czasu powstania kryształków lodu w igłach, kiedy to natężenie tego procesu spada gwałtownie. Wznowienie procesu fotosyntezy po okresie zimowym lub przymrozkach jest procesem powolnym i zależy głównie od tego, na działanie jak niskiej temperatury rośliny były eksponowane i w przeciągu jak długiego okresu.

U roślin poddanych działaniu wysokich temperatur zmiany w natężeniu fotosyntezy netto i funkcjonowaniu fotosystemu II należą do pierwszych, fizjologicznych objawów zaburzeń w funkcjonowaniu organizmu. Maksymalna temperatura, w której u drzew iglastych zachodzi fotosynteza netto

(temperaturowy punkt kompensacyjny), waha się w granicach 35–42°C (LARCHER 1995). W przypadku świerka temperaturowy punkt kompensacyjny wynosi około 37°C, a temperatura letalna, przy której połowa tkanki ulega zniszczeniu, około 46°C (PISEK i wsp. 1968).

Przymrozki nocne powodują odwracalne obniżenie natężenia fotosyntezy u roślin iglastych (HÄLLGREN i wsp. 1990, 1991). Spadek natężenia tego procesu związany jest, jak sugerują wyżej wymienieni autorzy, z inhibicją asymilacji CO₂ na poziomie mezofilu, a nie z zaburzeniami w funkcjonowaniu aparatów szparkowych. Po nocach z przymrozkami często występują dni z intensywnym natężeniem promieniowania słonecznego. W związku z tym, zaabsorbowana przez aparat fotosyntetyczny energia świetlna, która nie może być w rezultacie ograniczenia procesu fotosyntezy w całości wykorzystana, często prowadzi do fotoinhibicji (więcej wiadomości na ten temat podano w następnym podrozdziale). W okresie jesienno-zimowym, zarówno niskie temperatury jak i fotoinhibicja mają zasadnicze znaczenie w zahamowaniu natężenia asymilacji CO₂ (STRAND 1995).

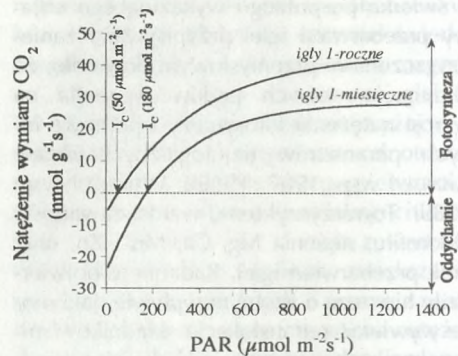
5.1.5.3. Światło

Do Ziemi dociera promieniowanie słoneczne o częstotliwości od 290 do 3000 nm. Rośliny są w stanie wykorzystać w procesie fotosyntezy jedynie około 12% zakresu tego widma, w przedziale od 380 do 710 nm, które nosi nazwę promieniowania fotosyntetycznie czynnego (PAR¹). Około 45% energii słonecznej docierającej do Ziemi stanowi promieniowanie fotosyntetycznie czynne, które może osiągnąć maksymalną wartość około 2000 μmol m⁻²s⁻¹.

Światło jest jednym z najważniejszych czynników ekologicznych, wpływających na asymilację CO₂. Jednocześnie charakteryzuje się ono bardzo dużą zmiennością

czasową i przestrzenną. Dla przykładu natężenie promieniowania świetlnego docierającego do roślin dna lasu może ulec przeszło 100-krotnej zmianie w przeciągu kilku sekund. Podobnie raptowne zmiany zachodzą w przypadku zasłaniania światła przez chmury. Znaczne różnice w warunkach świetlnych występują także w zależności od siedliska, jak i w obrębie koron drzew.

Wpływ natężenia światła na wymianę CO₂ świerka pospolitego przedstawiono na rycinie 5.7. Przy niskich natężeniach światła



Ryc. 5.7. Zależność między natężeniem światła fotosyntetycznie czynnego (PAR) a natężeniem wymiany CO₂ 1-letnich i 1-miesięcznych igieł świerka pospolitego. Pomiary wykonano w końcu maja (oryg.)

uwalnianie powstającego w rezultacie oddychania dwutlenku węgla jest większe niż jego pochłanianie w rezultacie fotosyntezy. *Natężenie światła, przy którym asymilacja CO₂ równoważy CO₂ uwalniane w procesach oddechowych nazywamy* świetlnym punktem kompensacyjnym (I_c). Wszystkie czynniki wpływające na natężenie oddychania (na przykład wiek igieł czy temperatura powietrza) wpływają na wielkość I_c. Na rycinie 5.7 przedstawiono zależność między natężeniem promieniowania fotosyntetycznie czynnego, a wymianą CO₂ igieł świerka pospolitego w różnym wieku.

¹ Skrót od *photosynthetically active radiation*. W literaturze często podaje się 400 do 700 nm jako zakres światła fotosyntetycznie czynnego.

Widać na niej, że wartość świetlnego punktu kompensacyjnego młodych, intensywnie rosnących, 1-miesięcznych igieł wyniosła $180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR i była przeszło trzykrotnie większa niż igieł 1-roczych. Jak już wcześniej wspomniano, w procesie rozwoju igły przystosowują się do warunków świetlnych danego miejsca w koronie, wytwarzając tak zwane liście typu cienistego i liście typu słonecznego. Liście typu cienistego mają zdolność do bardziej efektywnego wykorzystywania światła w fotosyntezie i charakteryzują się niższą wartością I_c niż liście typu słonecznego. Generalnie świerk należy do gatunków dobrze znoszącym ocienienie, jednakże nie jest typowym skiofitem (SZANIAWSKI i wsp. 1977).

Natężenie fotosyntezy wzrasta liniowo wraz ze zwiększaniem się natężenia światła tylko do pewnego momentu, po przekroczeniu którego wzrost ten jest całkowicie lub częściowo zahamowany (ryc. 5.7). *Natężenie światła przy którym osiągnane jest wysycenie fotosyntezy nazywamy punktem wysycenia świetlnego (I_s)*. Z przeprowadzonych przez nas badań w warunkach polowych wynika, że świetlne wysycenie fotosyntezy występuje przy 30–40% maksymalnego natężenia światła słonecznego, to jest przy $600\text{--}800 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR (ryc. 5.7).

ORLANDER (1993) badał jednoczesny wpływ niskich temperatur i intensywnego oświetlenia na powstawanie uszkodzeń u dwuletnich siewek świerka. Badania fluorescencji chlorofilu wykazały, że tego typu ekspozycja wpływa na uszkodzenie fotosystemu II, wywołane interakcją niskich temperatur (do -6°C) i światła o znacznej intensywności. Dlatego też autor postuluje możliwość efektywnego zmniejszenia uszkodzeń wywołanych przez przymrozki poprzez cieniowanie roślin i niedopuszczanie w ten sposób do uszkodzeń fotoinhibicyjnych.

FUCHS i współpracownicy (1977), którzy badali zmienność sezonową natężenia fotosyntezy świerka w zależności od oświetlenia, temperatury i wilgotności powietrza stwierdzili, że to właśnie niedostateczne natężenie promieniowania świetlnego jest

głównym czynnikiem ograniczającym asymilację CO_2 u dojrzałych drzew. Stwierdzili oni, że asymilacja CO_2 (w odniesieniu do maksymalnie możliwej) była zredukowana o 42% przez niskie natężenie oświetlenia, o 28% przez temperaturę i tylko w 2% w wyniku nieodpowiedniego bilansu wodnego igieł.

5.1.5.4. Stężenie CO_2

Stężenie CO_2 w powietrzu atmosferycznym wzrosło w ciągu ostatnich dwustu lat od 278 ppm w 1750 roku, do 355 ppm w chwili obecnej. Za główną przyczynę tego wzrostu uważa się spalanie paliw kopalnych, zużycie których w przeliczeniu na węgiel kamienny osiągnęło około 5 miliardów ton rocznie, oraz wypalanie lasów. Przypuszcza się, że trend ten utrzyma się również w XXI wieku, a dwukrotny poziom przedindustrialny (560 ppm) osiągnięty zostanie w latach 2040–2140 (HARRINGTON 1987). Zwiększenie stężenia dwutlenku węgla w powietrzu atmosferycznym może mieć istotny wpływ na produktywność roślin, bezpośrednio poprzez stymulację fotosyntezy, lub też pośrednio – poprzez zmiany klimatyczne.

U roślin typu C_3 współczesne stężenie CO_2 limituje enzymy odpowiedzialne za przemianę nieorganicznego węgla w węglowodany. Ze względu na duże potencjalne znaczenie spodziewanych zmian CO_2 i innych elementów globalnych zmian klimatycznych, badaniom tym poświęcono w ostatnich latach wiele uwagi. Stwierdzono, że przy krótkotrwałych ekspozycjach, wzrost stężenia CO_2 do 700 ppm powoduje u roślin typu C_3 (do których należą wszystkie nasze drzewa leśne), stymulację fotosyntezy rzędu 50% (DIXON i wsp. 1994). Jednakże wzrost natężenia fotosyntezy nie zawsze utrzymuje się przez dłuższy okres czasu.

Badania wykonane przez MORTENSENA (1994b) wykazały, że całkowita biomasa siewek świerka pospolitego, hodowanych przez 35 lub 45 dni w atmosferze 700 ppm CO_2 , zwiększyła się o 19% w porównaniu

do siewek wyrosłych przy 350 ppm. Wzrost biomasy nie był jednakże bezpośrednio związany ze wzrostem natężenia asymilacji CO₂, ale odbywał się dzięki zwiększeniu powierzchni asymilacyjnej roślin. Powierzchnia ta była o 16% większa w wariancie doświadczenia z wyższym stężeniem CO₂. Wzrost stężenia CO₂ może również oddziaływać na wymianę gazową roślin poprzez indukcję innego typu zmian morfologicznych. Jedną z nich jest spadek gęstości aparatów szparkowych, który może oddziaływać zarówno na pochłanianie CO₂, jak i na bilans wodny roślin. Badania wykonane na materiałach zielnikowych zgromadzonych w ciągu ostatnich 250 lat (w tym czasie wystąpił 25% wzrost stężenia CO₂) wykazały u większości roślin 20–45% spadek gęstości aparatów szparkowych (WOODWARD 1987; PEÑUELAS i MATAMALA 1990). Gęstość aparatów szparkowych malała szybciej w okresie początkowo wolnego zwiększania się poziomu atmosferycznego CO₂, w porównaniu do obserwowanego w ostatnich kilkudziesięciu latach szybkiego wzrostu CO₂. Stwierdzono również, że gęstość szparek maleje wraz ze wzrostem wysokości nad poziomem morza i związanym z nią spadkiem stężenia CO₂ (KÖRNER i wsp. 1979), oraz że eksperymentalne zmniejszenie stężenia dwutlenku węgla poniżej 340 ppm powoduje wzrost gęstości szparek (WOODWARD 1987). Jednakże dwuletnia ekspozycja 5-letnich sadzonek świerka na działanie 700 ppm CO₂ nie wykazała, by zwiększenie poziomu tego gazu miało wpływ na gęstość szparek, przynajmniej w tak krótkim przedziale czasowym (DIXON i wsp. 1995).

5.1.5.5. Zanieczyszczenia przemysłowe

Czynnikami które wpływają (zazwyczaj ujemnie) na asymilację CO₂ są zanieczyszczenia przemysłowe (patrz też rozdz. 13.2). Mimo że intensywne badania oddziaływa-

nia zanieczyszczeń prowadzone są już od wielu lat, pozostało jeszcze szereg zagadnień, które w dalszym ciągu nie są ostatecznie wyjaśnione. Jednym z nich jest oddziaływanie zanieczyszczeń na drzewa w realistycznych stężeniach – takich jakie mają miejsce w regionach występowania chronicznych uszkodzeń. Ze względu na problemy metodyczne mało poznany jest również wpływ zanieczyszczeń na wymianę gazową dorosłych drzew, gdzie parametry ekofizjologiczne kontrolują pochłanianie zanieczyszczeń.

WIESER i HAVRANEK (1994) badali wpływ, jaki mają niskie stężenia ozonu na wymianę gazową dorosłych drzew świerka pospolitego. Ekspozowali oni przez dwa sezony wegetacyjne oddzielne gałęzie *in situ* na działanie O₃ w trzech wariantach: kontrola (powietrze z naturalnym stężeniem ozonu, które waha się od 10 do 40 ppb²), kontrola + 60 ppb O₃, oraz kontrola + 90 ppb O₃ (tego rodzaju stężenia ozonu spotyka się często w regionach przemysłowych, TJOELKER i wsp. 1994). Po dwóch sezonach wegetacyjnych nie stwierdzono istotnych zmian wymiany gazowej w wariancie – kontrola + 60 ppb O₃. Jedynie w wariancie – kontrola + 90 ppb O₃ natężenie fotosyntezy netto i przewodnictwo szparkowe uległy zmniejszeniu. Jednakże spadku natężenia asymilacji CO₂ nie można było w całości wytłumaczyć zmniejszeniem się przewodnictwa szparkowego, co może świadczyć o tym, że zamykanie aparatów szparkowych nie było jedyną przyczyną powodującą spadek fotosyntezy. Badania te wykazały również, że O₃ w niewielkim stężeniu nie ogranicza asymilacji CO₂ dorosłych drzew świerka pospolitego, tak jak się to często obserwuje się u młodych siewek.

W doświadczeniu, w którym 6 populacji świerka pospolitego z różnych wysokości ekspozowano przez 12 tygodni na działanie 120 ppb O₃, stwierdzono, że po 4 tygodniach ekspozycji, drzewa charakteryzujące się większym natężeniem wymiany gazowej

² ppb = części na miliard (skrót od *parts per billion*).

wykazywały istotny spadek natężenia asymilacji CO₂ i zawartości barwników fotosyntetycznych (HAVRANEK i wsp. 1990). W tym samym czasie osobniki o mniejszym natężeniu wymiany gazowej różniły się jedynie nieznacznie w porównaniu do kontroli. Na istnienie tego typu zależności wskazują również wykonane przez nas wcześniejsze porównania natężenia wymiany gazowej różnych populacji sosny zwyczajnej z ich wrażliwością na działanie dwutlenku siarki i innych gazowych zanieczyszczeń powietrza (OLEKSYN i BIAŁOBOK 1986). Także badania BÖRTITZA i VOGLA (1972) wykonane na dwóch drzewach świerka pospolitego, różniących się stopniem uszkodzenia przez dwutlenek siarki wykazały, że w okresie wolnym od SO₂ wrażliwy osobnik charakteryzował się większym natężeniem asymilacji CO₂, niż osobnik tolerancyjny. Należy więc przypuszczać, że drzewa o większym natężeniu wymiany CO₂ są generalnie bardziej wrażliwe na działanie gazowych zanieczyszczeń powietrza. Wydaje się jednak, że prawidłowość ta nie ma znaczenia w przypadku oddziaływania na rośliny zanieczyszczeń poprzez glebę (REICH i wsp. 1994).

Jednoczesne oddziaływanie niskich stężeń ozonu i stresu wodnego powodowało obniżenie natężenia fotosyntezy u ośmioletnich drzew świerka pospolitego (THIEC i wsp. 1994). Jednakże nie obserwowano interakcji między stresem suszy i ozonu. Przypuszcza się, że lekki stres wodny może uodparniać rośliny na działanie O₃ poprzez ograniczenie wymiany gazowej i związane z tym mniejsze pochłanianie ozonu.

Ozon (tak samo jak i gazy przemysłowe) może wpływać na podwyższanie świetlnego punktu kompensacyjnego (WALLIN i wsp. 1992a). Główny wpływ na to ma zwiększenie się oddychania ciemniowego. Badania te wykazały również, że wpływ ozonu na efektywność fotosyntetyczną był większy przy większym oświetleniu. Natężenie fotosyntezy netto 1–3-letnich igieł świerka zmniejszało się wraz wiekiem igieł i stężeniem ozonu (WALLIN i wsp. 1992b).

Oprócz wspomnianego już zaburzenia w funkcjonowaniu aparatów szparkowych, spadek natężenia asymilacji CO₂ pod wpływem działania ozonu może być również rezultatem spadku aktywności Rubisco i prawdopodobnie bezpośredniego zahamowania w łańcuchu transportu elektronów (DRENKARD i wsp. 1994).

W okresie ostatnich 15–20 lat w wielu krajach przemysłowych często obserwuje się u drzew iglastych przedwczesną utratę igieł lub ich chlorozy. W większości przypadków zjawisko to było związane z oddziaływaniem różnego rodzaju zanieczyszczeń przemysłowych. Wykazano, że poprzez redukcję stopnia obciążenia środowiska przez toksyczne gazy lub po zastosowaniu odpowiedniego nawożenia, drzewa wykazujące wspomniane symptomy regenerowały je po pewnym czasie. Zdaniem BEYSCHLAGA i współpracowników (1994) tego typu regeneracja może wskazywać, że wcześniejsze opadanie igieł nie jest objawem nieodwracalnego uszkodzenia drzew, a reprezentuje strategię adaptacyjną, pozwalając im na przetrwanie przez jakiś okres czasu stresu wywołanego przez zanieczyszczenia, poprzez redukcję powierzchni organów asymilacyjnych eksponowanych na ich działanie. Wykazano, że utrata do 20% masy igieł u dojrzałych drzew świerka pospolitego nie ma znaczącego wpływu na produkcję drewna (BEYSCHLAG i wsp. 1994). W gęstych drzewostanach utrata części starszych igieł powodowała nawet przejściową, trwającą przez kilka lat, stymulację produkcji biomasy. Utrata części starszych, mniej produktywnych igieł, nie odbija się zapewne ujemnie w bilansie fotosyntetycznym całych drzew. Dzieje się tak dzięki wzmożeniu natężenia fotosyntezy pozostałych igieł pod wpływem lepszego ich oświetlenia.

Regeneracja koron po ustaniu działania czynników stresowych pozostawia otwartym pytanie: „W jakim celu zdrowe drzewa świerka pospolitego utrzymują do siedmiu roczników igieł, jeśli dla zapewnienia normalnej produkcji fotosyntetycznej w pełni wystarczają trzy lub cztery roczniki?”.

Zdaniem BEYSCHLAGA i współpracowników (1994) utrzymywanie większej niż potrzeba do normalnego funkcjonowania drzew ilości igieł przez świerk może być strategią adaptacyjną, pozwalającą na odcienianie konkurencji, lub też jest cechą uwarunkowaną genetycznie. Nasze badania (REICH i wsp. 1996a) nie wydają się jednak potwierdzać hipotezy o genetycznym uwarunkowaniu długości okresu utrzymywania igieł przez świerk pospolity i sosnę zwyczajną. Dlatego też za bardziej prawdopodobną należy uznać pierwszą z wymienionych hipotez.

Ujemny wpływ na proces fotosyntezy mają również metale ciężkie. GODBOLD i współpracownicy (1985b) badali wpływ związków rtęci, ołowiu, kadmu i cynku na siewki świerka w kulturach hydroponicznych. Stwierdzili oni, że kadm w toksycznych stężeniach w pożywce, wpływał na spadek natężenia fotosyntezy, oddychania i transpiracji igieł. Spadek natężenia fotosyntezy wynikał głównie z obniżenia zawartości chlorofilu i zaburzeń w pracy aparatów szparkowych. W innym doświadczeniu 7-tygodniowa ekspozycja siewek świerka na działanie $HgCl_2$ i CH_3HgCl w różnych stężeniach istotnie redukowała natężenie asymilacji CO_2 (GODBOLD i HUTTERMAN 1988). Również i w tym przypadku, spadek natężenia fotosyntezy związany był z ujemnym wpływem związków rtęci na zawartość chlorofilu i indukowaniem przez ten związek zamykania się aparatów szparkowych. Autorzy przypuszczają, że spadek zawartości chlorofilu i zmniejszanie się natężenia transpiracji nie były rezultatem bezpośredniego oddziaływania Hg, a wynikały z uszkodzenia korzeni, które doprowadziło do upośledzenia zaopatrzenia igieł w wodę i substancje mineralne.

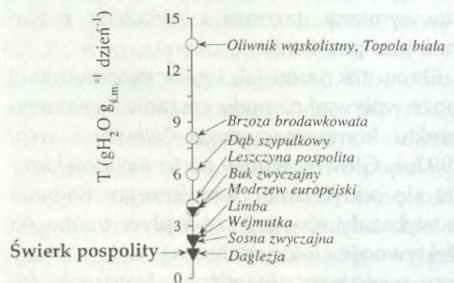
W warunkach skażonego środowiska mamy na ogół do czynienia z jednoczesnym oddziaływaniem wielu czynników toksycznych. W celu poznania wpływu, jaki może mieć kwasowość podłoża i SO_2 na asymilację CO_2 , JURAT i współpracownicy (1986) eksponowali przez okres 7 tygodni trzylet-

nie siewki świerka na działanie $140 \mu g SO_2 m^{-3}$. Siewki, hodowane na kwaśnej glebie bielicowej, w odróżnieniu od siewek hodowanych na glebie normalnej, nie wykształciły mikoryz, miały upośledzony rozwój systemów korzeniowych i części nadziemnej, oraz wykazywały drastyczny spadek zawartości wapnia i magnezu w korzeniach. Kombinacja kwaśnej gleby i SO_2 miała większy wpływ na natężenie fotosyntezy i zawartość chlorofilu w igłach, niż oddziaływanie każdego z wymienionych czynników stresowych oddzielnie.

5.1.6. Transpiracja i gospodarka wodna

Woda jest jednym z najistotniejszych czynników środowiska, mających wpływ na wzrost i rozwój drzew. Dlatego też wielu autorów uważa, że zaopatrzenie w wodę ma większy wpływ na rośliny, niż wszystkie inne czynniki razem wzięte (BOYER 1982; KRAMER 1986b). Może ona oddziaływać zarówno bezpośrednio jak i pośrednio, oddzielnie oraz w interakcji z wieloma innymi czynnikami, takimi jak temperatura czy dostępność składników mineralnych.

Świerk pospolity zaliczany jest do drzew o małym natężeniu transpiracji. Z zestawienia danych literaturowych przedstawionego przez POLSTERA (1967) wynika, że dzienne natężenie transpiracji świerka wynosiło $1,4 g H_2O g_{s.m.}^{-1}$ (ryc. 5.8). Natężenie transpiracji



Ryc. 5.8. Dzielne zróżnicowanie natężenia transpiracji 12 gatunków roślin drzewiastych (POLSTER 1967)

gatunków liściastych jest wyższe i mieści się w granicach 3.9–14, a iglastych 1.3–3.8 g H₂O g_{s.m.}⁻¹ dzień⁻¹ (POLSTER 1967).

Warto podkreślić, że o specyficznym, charakterystycznym dla danego gatunku natężeniu transpiracji można mówić jedynie w pewnym przybliżeniu. Spośród czynników wpływających na wielkość tego procesu podstawowe znaczenie ma zdolność regulowania transpiracji przez aparaty szparkowe, która jest skorelowana z czynnikami zewnętrznymi. Do czynników najbardziej istotnych w regulacji pracy szparek należą natężenie oświetlenia i temperatura.

HAVRANEK (1972) badał wpływ różnych temperatur gleby na transpirację 3-letnich sadzonek świerka pospolitego. Stwierdził on, że obniżenie temperatury gleby z 25 do 15°C powodowało 20-procentową redukcję transpiracji. Dalszy spadek temperatury gleby do 5°C indukował zamykanie się aparatów szparkowych i powodował drastyczne obniżenie natężenia transpiracji. Wyniki te wskazują na to, że w chłodnych warunkach klimatycznych – na stanowiskach wysokogórskich i na północy zasięgu – można się spodziewać występowania okresowych (wczesną wiosną i jesienią) zaburzeń w gospodarce wodnej roślin.

Natężenie transpiracji świerków zmienia się w zależności od wysokości drzewostanów nad poziomem morza. W badaniach wykonanych w masywie górskim Riła (Bułgaria), NEUWIRTH i współpracownicy (1966) stwierdzili liniową zależność transpiracji świerka od niedosytu wilgotności powietrza. Natężenie transpiracji w sierpniu wyniosło 49% na wysokości 1600 m n.p.m. i 39% na 2000 m n.p.m., w porównaniu do przyjętej za 100% transpiracji na wysokości 1320 m n.p.m.

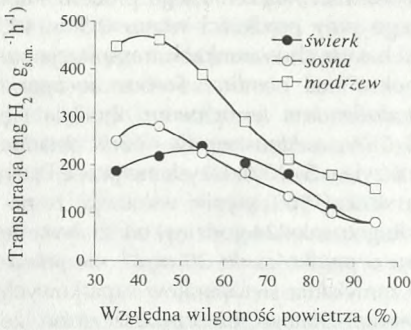
Badania wpływu prędkości wiatru na natężenie transpiracji świerka pospolitego i pięciu innych gatunków roślin drzewiastych wykonał TRANQUILLINI (1969). Zmiany prędkości wiatru w szerokim zakresie od 1,5 do 20 m s⁻¹ powodowały u sadzonek świerka jedynie nieznaczne obniżenie natężenia transpiracji, które nie przekraczało

10% wartości natężenia tego procesu mierzonego przy prędkości wiatru 0,5 m s⁻¹. W tych samych warunkach transpiracja sadzonek *Pinus cembra*, *Sorbus aucuparia* i *Rhododendron ferrugineum* obniżyła się o 35–55%, a *Alnus viridis* i *Larix decidua* zwiększyła o 5–20%. Uzyskane przez TRANQUILLINIEGO (1969) wyniki wskazują, że nawet długotrwałe (24 godziny) oddziaływanie wiatru o prędkości do 20 m s⁻¹ nie powoduje zamykania się aparatów szparkowych u świerka. Dlatego też przypuszcza on, że silne wiatry, na działanie których narażone są świerki w górnej granicy lasu, nie mają zapewne większego wpływu na natężenie transpiracji.

Badania dziennego maksimum transpiracji różnych gatunków drzew w pobliżu Innsbrucka wykazały brak różnic w natężeniu tego procesu u roślin pochodzących z 800 i 1950 m n.p.m. (BERGER-LANDEFELDT 1936; PISEK i CARTELLIERI 1936, za TRANQUILLINI 1979). Na obydwu wysokościach natężenie transpiracji równe było 0,3 g H₂O g_{s.m.}⁻¹ h⁻¹.

PROTOPOPOV (1975) badał tendencje zmian natężenia transpiracji świerka pospolitego i kilku innych gatunków drzew leśnych z północy Rosji pod wpływem różnych względnych wilgotności powietrza. Maksymalne natężenie transpiracji świerka pospolitego – 234 mg H₂O g_{s.m.}⁻¹ h⁻¹ obserwowano przy 51–60% względnej wilgotności powietrza (ryc. 5.9). W przypadku modrzewia europejskiego i sosny zwyczajnej maksymalne natężenie transpiracji miało miejsce przy 41–50% wilgotności. W porównaniu do świerka maksymalne natężenie transpiracji modrzewia było wyższe o 50%, a sosny zwyczajnej o 17% (ryc. 5.9).

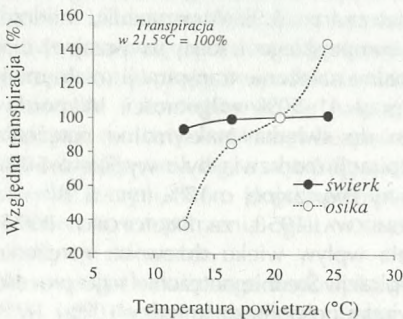
GULIDOVA (1958, za PROTOPOPOV 1975) badała wpływ wieku drzew na natężenie transpiracji. Średnie natężenie tego procesu u świerka pospolitego (między 10⁰⁰ i 16⁰⁰, w zakresie temperatur od 11 do 30°C) wyniosło – 106 mg H₂O g_{s.m.}⁻¹ h⁻¹ w 100-letnim drzewostanie, 170 mg H₂O g_{s.m.}⁻¹ h⁻¹ w 20-letnim i 210 mg H₂O g_{s.m.}⁻¹ h⁻¹ w 5–10-letnim. Podobne zmiany natężenia



Ryc. 5.9. Wpływ względnej wilgotności powietrza na natężenie transpiracji świerka pospolitego, sosny zwyczajnej i modrzewia europejskiego (PROTOPOPOV 1975)

transpiracji wraz z wiekiem drzew wymieniona autorka stwierdziła także w przypadku brzozy i osiki.

Badania wpływu temperatury powietrza (GULIDOVA 1958, za PROTOPOPOV 1975) na natężenie transpiracji świerka pospolitego i innych gatunków drzew wskazują na to, że niezależnie od warunków świetlnych, temperatury powietrza poniżej 11°C bardzo silnie ograniczają natężenie tego procesu. Przyjmując za 100% natężenie transpiracji w przedziale temperaturowym od 19 do 22°C, świerk pospolity wykazuje jedynie niewielkie (do 7%) wahania natężenia



Ryc. 5.10. Zależność między temperaturą powietrza i względnym natężeniem transpiracji świerka pospolitego i osiki. Za 100% przyjęto natężenie transpiracji w temperaturze 19–22°C (GULIDOVA 1958, za PROTOPOPOV 1975)

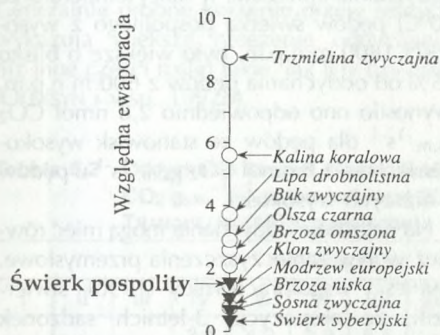
transpiracji przy zmianie temperatury od 11 do 26°C (ryc. 5.10). Dla kontrastu, w tym samym przedziale temperaturowym zmiany natężenia transpiracji osiki sięgają 44% (ryc. 5.10).

Badania transpiracji koron dojrzałych drzew świerka pospolitego i modrzewia badali SCHULZE i współpracownicy (1985). Wykazali oni, że transpiracja rozpoczyna się 2–3 godziny przed początkiem przemieszczania się wody w ksylemie, zmniejsza się w godzinach południowych (przed wystąpieniem maksimum przepływu wody przez ksylem) i ulega zahamowaniu wieczorem, na 2–3 godziny przed ustaniem transportu wody przez ksylem. W godzinach porannych, przed rozpoczęciem transportu wody w ksylemie, transpiracja odbywa się dzięki wodzie zmagazynowanej. Ogólna zawartość tego typu wody w drewnie korony świerka została obliczona na 8.7 kg, co odpowiadało ok. 14% dziennej wielkości transpiracji.

Zdolne do wyparowywania wody są także pień i łodygi. Ewaporacja pary wodnej przez te organy zachodzi we wszystkich porach roku. Jednakże natężenie tego procesu jest stosunkowo niewielkie. POLSTER (1967) podaje, że pędy wyparowywują w okresie wegetacyjnym wodę w ilościach mniejszych niż 1% świeżej masy, co stanowi od 1/1000 do 1/5000 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 ewaporacja części nadziemnych drzew, przy jednoczesnym zahamowaniu pobierania wody przez system korzeniowy. Na utratę wody w okresie zimowym ma również wpływ prędkość wiatru. Wrażliwość drzew na zimową desykcję jest tym większa, im większa jest ich zimowa zdolność ewaporacyjna (CZARNOWSKI 1989).

Zimowa ewaporacja wody z pędów różnych gatunków drzew badana jest od końca XIX wieku. W 1883 roku HARTIG wykazał (za IVANOV 1925), że poszczególne gatunki moż-

na zestawień w następującym szeregu w miarę zmniejszania się natężenia tego procesu: brzoza > dąb > buk > grab > sosna czarna > sosna zwyczajna > ŚWIERK POSPOLITY.



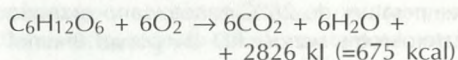
Ryc. 5.11. Względna zimowa wartość ewaporacji jednorocznych pędów roślin drzewiastych. Za punkt odniesienia przyjęto wielkość ewaporacji modrzewia europejskiego (IVANOV 1925, zmienne)

Badania względnej zimowej ewaporacji jednorocznych pędów 60 gatunków drzew i krzewów wykonał IVANOV (1925). Przyjmując za punkt odniesienia wielkość ewaporacji modrzewia europejskiego stwierdził on, że natężenie tego procesu u świerka jest 1,5 razy większe niż u wyżej wymienionego gatunku. Wartości zimowej zdolności ewaporacyjnej drzew iglastych względem modrzewia wahały się w granicach 0,30–1,09, a liściastych 0,77–8,76 (ryc. 5.11).

5.1.7. Produktywność a procesy wymiany gazowej

Na produkcję materii organicznej wpływa istotnie natężenie oddychania, dla którego substratem jest część asymilatów. Igły, mimo że stanowią stosunkowo niewielką część masy drzewa, charakteryzują się obok korzeni znacznym natężeniem oddychania. Wpływa na to duży udział w ich budowie żywych tkanek w porównaniu z tkankami zdrewniałymi (jak to ma miejsce w innych organach).

Oddychaniem nazywamy procesy, w których zmagazynowana w zredukowanych związkach węglowych energia (wyprodukowana w procesie fotosyntezy) zostaje uwolniona w rezultacie utleniania w formie, która może być zużyta w asymilacji, procesach wzrostowych i utrzymaniu struktur komórkowych. Proces ten może być przedstawiony sumarycznie przy pomocy następującego wzoru:



Oprócz typu organu rośliny natężenie oddychania zależy również od wielu czynników wewnętrznych i zewnętrznych, wśród których podstawowe znaczenie mają stadium rozwoju i czynniki środowiska. Generalnie daje się zauważyć związek między natężeniem oddychania, a produktywnością poszczególnych grup roślin. W porównywalnych warunkach środowiska rośliny zielne wykazują blisko dwukrotnie większe natężenie oddychania ciemniowego niż drzewa liściaste, które z kolei charakteryzują się średnio pięciokrotnie większym natężeniem oddychania od drzew iglastych (LARCHER 1995).

Badaniami specyficznego natężenia oddychania liści różnych gatunków roślin zajmowali się między innymi PISEK i KNAPP (1959). Uszeregowali oni badane rośliny drzewiaste pod względem natężenia tego procesu w następującej kolejności, w miarę zmniejszania się natężenia oddychania:

brzoza brodawkowata > dąb szypułkowy > buk zwyczajny > różanecznik alpejski > limba > kosodrzewina > ŚWIERK POSPOLITY.

Natężenie oddychania świerka pospolitego (w temperaturze 20°C) w badaniach PISEKA i KNAPPA (1959) wahało się w granicach od 2,5 do 7,3 nmol CO₂ g⁻¹ s.m. s⁻¹.

Istotny wpływ na produktywność roślin może mieć również fotooddychanie. LUUKKANEN (1978), który badał zależność procesów wymiany gazowej od temperatury, stwierdził, że fotooddychanie zmienia się niemal liniowo z temperaturą (ryc. 5.5).

Wzrost ten wyniósł 113% przy wzroście temperatury od 10 do 28°C i był mniejszy niż obserwowany na ogół u innych roślin iglastych.

Oddychanie ciemniowe, tak samo jak i fotooddychanie, jest ściśle uzależnione od temperatury. W doświadczeniach wykonanych przez LUUKKANENA (1978), oddychanie ciemniowe w temperaturze 10°C wyniosło $2 \text{ nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s.m.s}^{-1}$ a przy podniesieniu temperatury do 28°C zanotowano przeszło czterokrotny wzrost RD do ponad $9 \text{ nmol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s.m.s}^{-1}$ (ryc. 5.5).

Minimum temperaturowe oddychania ciemniowego igieł jest o kilka stopni mniejsze od minimum temperaturowego fotosyntezy (TRONQUILLINI 1979). KELLER (1965), który badał oddychanie ciemniowe kilku gatunków drzew iglastych stwierdził, że ma ono jeszcze miejsce nawet przy temperaturze -8°C . PISEK i WINKLER (1958) wykazali, że natężenie oddychania ciemniowego świerka pospolitego w okresie zimowym, w temperaturze $0-5^\circ\text{C}$, równe jest połowie oddychania obserwowanego w okresie letnim.

Oddychanie od dawna jest uznawane za niezwykle istotny czynnik w ekofizjologii roślin przystosowanych do chłodnych warunków klimatycznych. Istnieją dowody na to, że rośliny pochodzące z tego typu środowisk charakteryzują się większym zapotrzebowaniem energetycznym i większym natężeniem oddychania ciemniowego, niż rośliny z terenów cieplejszych (MOONEY 1963; TRANQUILLINI 1979; LECHOWICZ i wsp. 1980; FRIEND i WOODWARD 1990; REICH i wsp. 1996b; OLEKSYN i wsp. 1998). Jest to szczególnie widoczne, gdy natężenie oddychania ciemniowego różnych ekotypów mierzone było w jednakowych warunkach środowiska (glebowych, ciepłych, zaopatrzenia w składniki mineralne), co wskazuje na genetyczne uwarunkowanie tej cechy.

PISEK i WINKLER (1958) stwierdzili, że oddychanie ciemniowe igieł świerka pospolitego pochodzącego z 1840 m n.p.m. było wyższe zarówno w lecie jak i zimą od oddychania świerków z 580-900 m n.p.m. Różnice te były szczególnie duże w okresie

letnim, kiedy różnica między oddychaniem świerków z obydwu wysokości sięgała 50%. Również dane przedstawione przez LARCHEIRA (1961) wskazują na to, że natężenie oddychania (mierzone w stałej temperaturze 20°C) pędów świerka pospolitego z wysokości 1800 m n.p.m. było większe o blisko 35% od oddychania pędów z 600 m n.p.m. Wynosiło ono odpowiednio $2,8 \text{ nmol CO}_2 \text{ g.s.m.}^{-1}\text{s}^{-1}$ dla pędów ze stanowisk wysokogórskich i $-1,8 \text{ nmol CO}_2 \text{ g.s.m.}^{-1}\text{s}^{-1}$ u pędów z niższych wysokości.

Na natężenie oddychania mogą mieć również wpływ zanieczyszczenia przemysłowe. BARNES i współpracownicy (1990), stwierdzili, że ekspozycja 3-letnich sadzonek świerka pospolitego na działanie $200 \mu\text{g O}_3 \text{ m}^{-3}$ stymulowała (w zależności od rodzaju podłoża) o 40-58% natężenie oddychania igieł. Wzrost natężenia tego procesu powodował zmniejszenie się puli węglowodanów w igłach, które może prowadzić do spadku mrozoodporności roślin.

Znaczna część substancji organicznych powstających w procesie fotosyntezy zużywana jest na oddychanie nefotosyntetyzujących tkanek. Dużym natężeniem tego procesu charakteryzują się korzenie. Z danych EIDMANNA (1943) wynika, że natężenie oddychania korzeni świerka pospolitego w temperaturze 20°C wynosi $4 \text{ nmol CO}_2 \text{ g.s.m.}^{-1}\text{s}^{-1}$. W tych samych warunkach natężenie oddychania korzeni innych gatunków drzew charakteryzowało się następującymi wielkościami: buka - 4.1, brzozy - 14.2 i osiki - 11.6 $\text{nmol CO}_2 \text{ g.s.m.}^{-1}\text{s}^{-1}$.

Wykonane przez EIDMANNA (1943) badania porównawcze pozwoliły na następujące uszeregowanie poszczególnych gatunków drzew w miarę wzrostu oddychania korzeni:

jadła < dąb bezszypułkowy < dąb szypułkowy < ŚWIERK POSPOLITY < buk zwyczajny < daglezia zielona < sosna zwyczajna < lipa < modrzew < olsza < osika < brzoza < topola.

Oddychanie korzeni świerka pospolitego charakteryzuje się dynamiką sezonową.

Z zestawienia danych literaturowych wykonanego przez TRANQUILLINIEGO (1979) wynika, że maksymalne wartości oddychania korzeni świerka występują w okresie wiosennym i pierwszej połowy lata (tab. 5.2). Generalnie drobne korzenie drzew leśnych wykazują większe natężenie oddychania niż inne części roślin takie, jak igły czy pień (OLEKSYN i wsp. 1992b).

zanego z procesami wzrostu kambium do oddychania na jego podtrzymanie wyniósł u świerka 30:70% na początku maja, 40:60% na początku czerwca i 75:25% w końcu lipca. Powolny spadek natężenia oddychania pnia po zakończeniu okresu przyrostu na grubość, jak i szybsza na wiosnę aktywacja oddychania w koronie drzewa niż u jego podstawy, wskazują na to,

Tabela 5.2 Oddychanie korzeni siewek świerka pospolitego w różnych miesiącach roku (w $\text{nmol CO}_2 \text{ g}_{\text{s.m.}}^{-1} \text{ s}^{-1}$, w temperaturze 20°C). Dane według różnych autorów zestawione przez TRANQUILLINI (1979, zmienione)

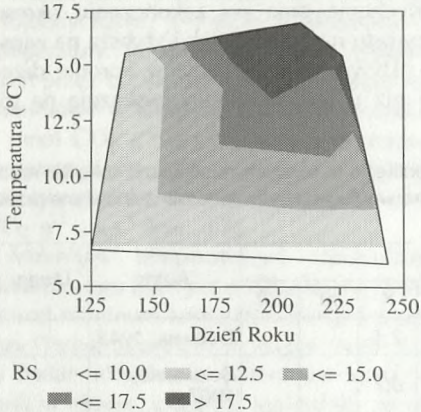
Miesiąc roku												Autor	Uwagi
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
			3,4	4,2	1,9	5,6	4,1		2,1			EIDMANN, 1943	
						2,0			0,7			SCHWENKE, 1967	
							2,1					TRANQUILLINI, 1979	
					5,8	2,9					2,2	KELLER, 1967	500 m n.p.m.
					5,8	4,7	2,4				2,0	KELLER, 1967	1800/2000 m.
0,9	1,5	1,6										ECCHER, 1972	

Istotną rolę w bilansie wymiany CO_2 u drzew odgrywa oddychanie pnia. Wykazuje ono charakterystyczną rytmikę sezonową, która odpowiada dynamice przyrostu pnia na grubość (KULL i FREY 1984; MALKINA i TSEL'NIKER 1990). Dlatego też natężenie oddychania w okresie, w którym kambium jest nieaktywne, można uważać za natężenie oddychania na podtrzymanie procesów życiowych w tej części rośliny, podczas gdy w okresie aktywności kambium oddychanie związane jest zarówno z procesami wzrostowymi jak i oddychaniem na podtrzymanie. Badania sezonowej zmienności wymienionych komponentów oddychania pni dębu szypułkowego, sosny wycyzajnej i świerka pospolitego wykazały jednak, że wielkość oddychania na podtrzymanie procesów życiowych jest większa w okresie wiosennym niż jesiennym (MALKINA i CEL'NIKER 1990). Stosunek oddychania pnia zwią-

że natężenie oddychania regulowane jest przez poziom asymilatów, czyli substratów (KULL i FREY 1984). Dlatego też do chwili pojawienia się potoku asymilatów, transportowanych z korony drzewa w kierunku korzeni możliwe jest jedynie oddychanie na podtrzymanie. W związku z tym, że prędkość przemieszczania asymilatów wynosi około 10 cm na godzinę, to pokonanie 10 m wysokości zajmuje około 4 dni. Jednakże w okresie wiosennym zużycie asymilatów jest bardzo duże, co oznacza, że w pierwszych tygodniach wiosny nie docierają one prawie całkowicie do dolnych części pnia.

Obok czynników rozwojowych zasadniczy wpływ na natężenie oddychania pnia ma temperatura. Sezonową zmienność oddychania pnia 95-letniego drzewa świerka pospolitego, w zależności od aktywności kambialnej, temperatury powietrza i usytuowa-

nia badali (KULL i FREY 1984). Stwierdzili oni, że oddychanie (w przeliczeniu na 1 m² powierzchni pnia) jest nieco większe na



Ryc. 5.12. Zależność natężenia oddychania (RS) pnia świerka pospolitego od temperatury i terminu w okresie wegetacyjnym. Wartości RS podano w mg CO₂ dm⁻² h⁻¹ (KULL i FREY 1984, zmienione)

wysokości 2,5 m niż na wysokości 11,5 m. Jedynie w okresie wiosennym oddychanie na 11,5 m przewyższało wartości stwierdzone na niższej wysokości. Różnice te były

istotnie skorelowane z dynamiką przyrostów na grubość pnia na różnych wysokościach. Zależność między temperaturą powietrza i natężeniem oddychania w sezonie wegetacyjnym przedstawia rycina 5.12.

Oprócz oddychania ważnym czynnikiem, od którego zależy produktywność jest gospodarka wodna rośliny. Za jeden ze wskaźników tej zależności uważany jest współczynnik transpiracji, który wskazuje ile wody potrzebuje roślina na wytworzenie jednostki masy. Współczynnik ten wykazuje dużą zmienność, zarówno w odniesieniu do czynników klimatycznych, edaficznych jak i gatunku rośliny. Z badań wykonanych przez POLSTERA (1967) wynika, że w przypadku świerka pospolitego współczynnik transpiracji równy jest 231 g H₂O g⁻¹ s.m.. Uszeregował on poszczególne gatunki drzew w następującej kolejności w miarę spadku współczynnika transpiracji:

dąb > brzoza > sosna > modrzew > ŚWIERK > dagleżja > buk.

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 240 do 370 g H₂O g⁻¹ s.m..

5.2. Hormonalna regulacja wzrostu i rozwoju (Stanisława Pukacka)

Wzrost i rozwój roślin kontrolowany jest przez niskocząsteczkowe związki, znajdujące się w komórkach w stosunkowo niskich stężeniach, działające w miejscach odległych od miejsca ich syntezy, zwane fitohormonami lub regulatorami wzrostu. Hormony roślinne dzielą się na pięć zasadniczych grup: auksyny, gibbereliny, cytokininy, kwas abscysynowy i etylen. Ostatnio za regulatory wzrostu uznaje się również poliaminy. Badaniom hormonów roślinnych poświęcono wiele prac, na tle których te

dotyczące drzew leśnych, a w szczególności drzew szpilkowych, zajmują niewielki procent. Z kolei spośród drzew szpilkowych najwięcej prac z zakresu hormonalnej regulacji wzrostu i rozwoju wykonano na sośnie zwyczajnej. Opracowanie niniejsze zawiera większość danych, dotyczących roli hormonów roślinnych w regulacji wzrostu i rozwoju świerka pospolitego [*Picea abies* (L.) KARST.], jakie ukazały się w ostatnim dwudziestolecu, co pozwoli na ocenę aktualnego stanu badań w tej dziedzinie.