

BARBARA KIELISZEWSKA-ROKICKA

4. WYMIANA GAZOWA I GOSPODARKA WODNA

Wymiana dwutlenku węgla (CO_2), tlenu (O_2) i pary wodnej między rośliną i atmosferą jest regulowana przez wzajemne oddziaływanie czynników zewnętrznych i wewnętrznych. To oddziaływanie zachodzi w dłuższym czasie (dni, tygodnie) poprzez różnicowanie powierzchni liści i rozwój aparatu fotosyntetycznego oraz w krótkim czasie (godziny, dni) poprzez regulację zdolności asymilacyjnej i zmianę rozwartości szparek.

4.1. ZDOLNOŚĆ ASYMILACYJNA

Grab zwyczajny charakteryzuje się niższą zdolnością asymilacyjną niż wiele innych drzew liściastych. Wartości natężenia fotosyntezy netto liści *Carpinus betulus* przy maksymalnym natężeniu światła ($P_{N\max}$) stanowiły 60-67% wartości $P_{N\max}$ liści *Quercus cerris* (dąb burgundzki) (Marek i in. 1989). Fotosynteza netto określa szybkość pobierania CO_2 przez liście i jest wyrażana w mg CO_2 na jednostkę suchej masy i jednostkę czasu lub w mg CO_2 na jednostkę powierzchni liścia i jednostkę czasu.

W zestawieniu porównawczym zdolności asymilacyjnej drzew podanym przez Larchera (1969) grab nie został wprawdzie ujęty, ale o zdolności asymilacyjnej tego gatunku możemy wnioskować pośrednio. Wśród gatunków drzew uszeregowanych według zmniejszającego się natężenia fotosyntezy wspomniany wyżej *Quercus cerris*, u którego Marek i wsp. (1989) stwierdzili wyższe natężenie fotosyntezy niż u *Carpinus betulus*, zajmował daleką pozycję: *Populus tremuloides* > *Fraxinus excelsior* > *Betula pendula*

> *Salix purpurea* > *Quercus petraea* > *Quercus pubescens* > *Fagus sylvatica* > *Quercus robur* > *Morus alba* > *Quercus conferta* > *Quercus alba* > *Quercus cerris* > *Betula nana*.

Natężenie fotosyntezy netto (P_N) jest funkcją oświetlenia (x_1), temperatury liścia (x_2), stężenia dwutlenku węgla (x_3) i stężenia tlenu (x_4) w powietrzu. P_N określa się jako różnicę między natężeniem fotosyntezy brutto i natężeniem fotooddychania. Empiryczny model wymiany dwutlenku węgla został opracowany na podstawie badań młodych siewek buka w warunkach kontrolowanych (Julinyová i Masarovičová 1984).

$$P_N = P_G - R_L$$

$$P_G = f(x_1, x_2, x_3, x_4)$$

$$R_L = R_L' + R_M$$

$$R_M = 0,25 R_D$$

gdzie: P_N – natężenie fotosyntezy netto, P_G – natężenie fotosyntezy brutto, R_L – całkowite oddychanie na świetle obejmujące także oddychanie mitochondrialne, R_L' – fotooddychanie, R_M – oddychanie mitochondrialne na świetle, R_D – oddychanie ciemniowe.

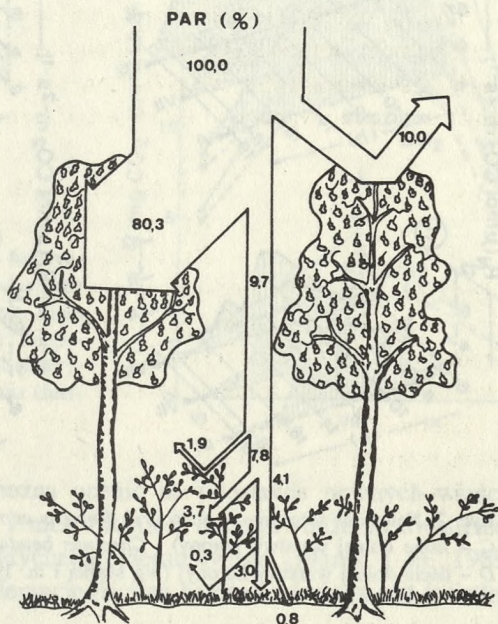
Zdolność asymilacyjna liści zależy też od takich czynników zewnętrznych, jak wilgotność powietrza, prędkość wiatru, dostępność wody i związków pokarmowych oraz od cech morfologicznych i anatomicznych liści.

4.2. CZYNNIKI ZEWNĘTRZNE FOTOSYNTETY

4.2.1. ŚWIATŁO

Aktywność fotosyntetyczna liści jest bardzo silnie zdeterminowana przez warunki oświetlenia. Światło fotosyntetycznie czynne PAR (Photosynthetically Active Radiation), które w przypadku roślin zielonych obejmuje zakres 400-700 nm, stanowi średnio 45% całkowitego promieniowania słonecznego. Według Czarnowskiego (1973) wartość ta może się zmieniać od 38 do 58%, zależnie od warunków pogodowych, głównie zachmurzenia. W lesie grądowym w północnej części Puszczy Niepołomickiej (*Quercus robur* – *Carpinus betulus* – *Tilia cordata*) z całkowitej ilości światła czynnego fotosyntetycznie padającego na korony drzew około 10%

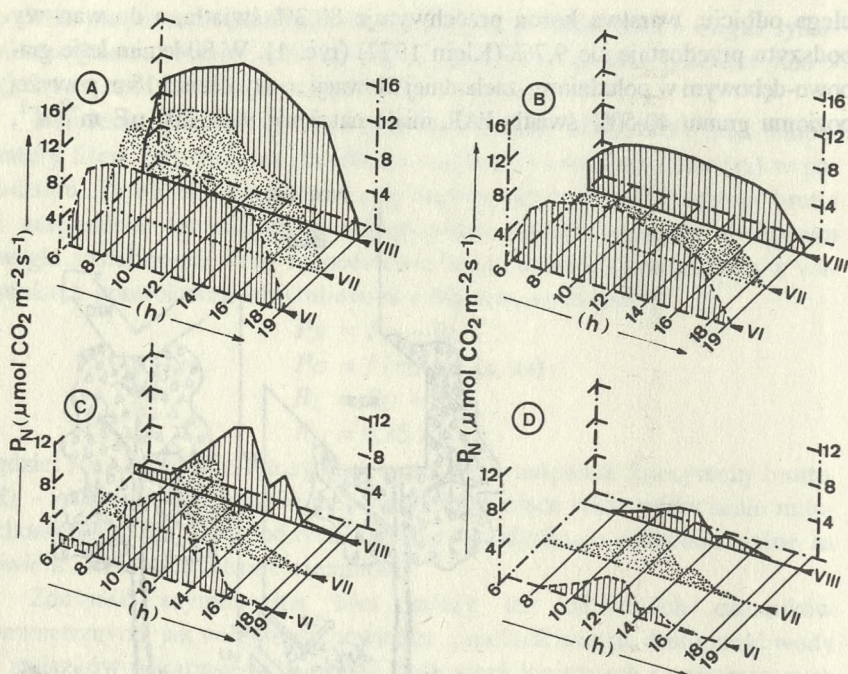
ulega odbiciu, warstwa koron przechwytuje 80,3% światła, a do warstwy podszytu przedostaje się 9,7% (Klein 1977) (ryc. 1). W 80-letnim lesie grabowo-dębowym w południowo-zachodniej Słowacji na wysokości 18 m powyżej poziomu gruntu 40-50% światła PAR miało natężenie 900-1200 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$,



Ryc. 1. Model pionowego rozmieszczenia światła czynnego fotosyntetycznego w lesie grabowym północnej części Puszczy Niepołomickiej (wg Kleina 1977)

a na wysokości 13 m 80-85% światła PAR miało natężenie 100 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lub niższe (Eliaś i in. 1989). W lipcu w bezchmurny dzień o godzinie 12⁰⁰ w południe na górną powierzchnię korony *C. betulus* padało światło o natężeniu 33 000 Lux, podczas gdy w dolnej części korony natężenie światła wynosiło 1500-2500 Lux (Huzulák 1977).

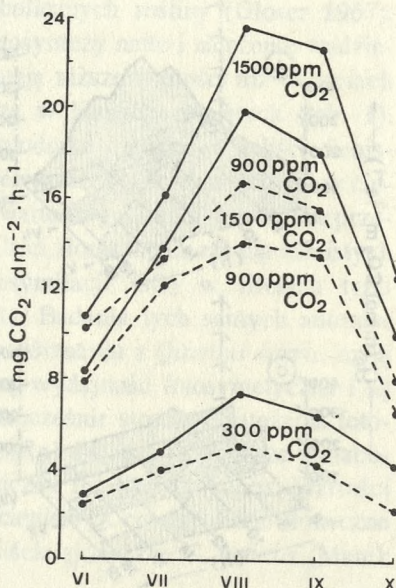
W badaniach nad fotosyntezą drzew liściastych stosuje się zwykle podział korony na dwie główne warstwy: górną – słoneczną i dolną – cieniłą, chociaż niektórzy autorzy wyróżniają jeszcze warstwę pośrednią. Porównanie właściwości fotosyntetycznych tych warstw pozwala zrozumieć udział różnych typów listowia w fotosyntezie całego drzewa. Marek i wsp. (1989), mierząc zmiany fotosyntezy w ciągu dnia, stwierdzili, że liście war-



Ryc. 2. Natężenie fotosyntezy netto (P_N) *Quercus cerris* (A – liście górnej warstwy korony, C – liście dolnej warstwy korony) i *Carpinus betulus* (B – liście górnej warstwy korony, D – liście dolnej warstwy korony) (wg Marka i in. 1989)

stwy słonecznej szybko osiągały wysoką stałą wartość P_N , która utrzymywała się przez większą część dnia. Liście warstwy cienistej natomiast tylko w południe (1-2 godziny) osiągały wartość zbliżoną do P_N liści warstwy słonecznej. Natężenie fotosyntezy obniżało się lekko w okresie od czerwca do sierpnia (ryc. 2). Starzecki (1981) zarejestrował w liściach *Carpinus betulus* w Nowej Hucie i Puszczy Niepołomickiej wzrost natężenia fotosyntezy netto od czerwca do sierpnia i następnie obniżanie wartości P_N od sierpnia do października (ryc. 3).

Liście nasłonecznione i cieniste różnią się zdolnością wykorzystywania światła w procesie fotosyntezy. Liście zacienione (nazywane też cienistymi) osiągną maksymalną wartość fotosyntezy przy niższym natężeniu światła niż liście nasłonecznione (nazywane słonecznymi). Stopień adaptacji liści



Ryc. 3. Zmiany sezonowe natężenia fotosyntezy netto w liściach *Carpinus betulus* przy różnych stężeniach CO₂ w atmosferze. Linia ciągła – zachodnia część Puszczy Niepołomickiej (25 km od Krakowa), linia przerywana – Park Branice (Kraków – Nowa Huta) (wg Starzeckiego 1981)

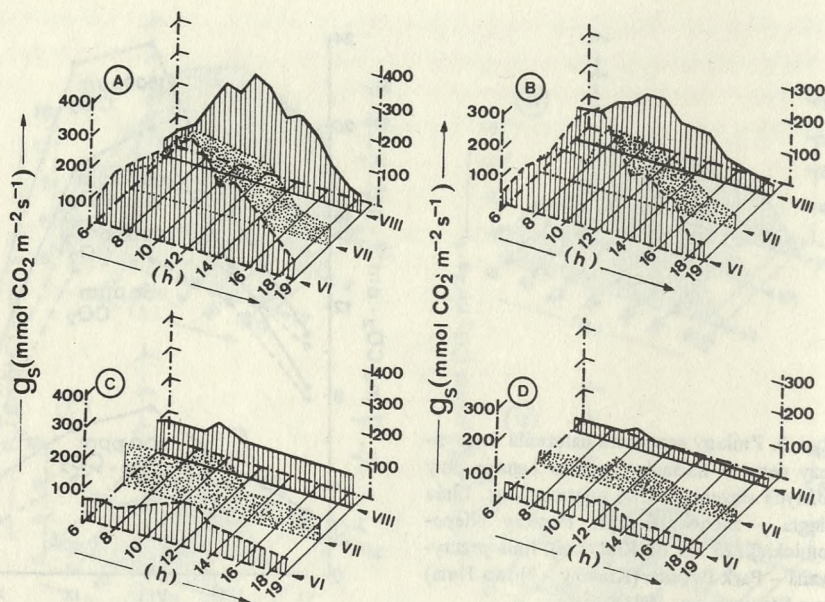
do warunków oświetlenia można ocenić na podstawie pewnych właściwości, jak zdolność szparek i mezofilu liści do przewodzenia dwutlenku węgla i tlenu, szybkość oddychania ciemniowego (Marek i in. 1989) (tab. 1). Cechą określającą tolerancję liści na natężenie światła jest świetlny

Tabela 1

Cechy fotosyntetyczne liści *Carpinus betulus* mierzone latem 1987 (czerwiec, lipiec, sierpień) (wg Marka i in. 1989b)

	Liście słoneczne			Liście cieniste		
	VI	VII	VIII	VI	VII	VIII
P_{Nmax}	12,1	10,8	8,2	10,9	8,1	6,6
K	17,6	18,2	19,8	12,1	14,2	15,4
a	19,2	22,1	16,8	12,2	13,8	15,3
g_m	23,7	41,2	42,5	13,9	14,5	15,7
R_D	0,67	0,66	0,65	0,49	0,50	0,36
P_N/R_D	18,0	16,4	12,6	22,2	16,2	18,3

P_{Nmax} – natężenie fotosyntezy netto przy maksymalnym natężeniu światła ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); K – kompensacyjne natężenie przepływu fotonów światła ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); a – wydajność fotosyntetyczna ($\text{mol}^{-1} \text{ CO}_2$); g_m – przewodnictwo mezofilu ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); R_D – natężenie oddychania ciemniowego ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).



Ryc. 4. Przewodnictwo szparek (g_s) *Quercus cerris* (A – liście górnej warstwy korony, C – liście dolnej warstwy korony) i *Carpinus betulus* (B – liście górnej warstwy korony, D – liście dolnej warstwy korony) (wg Marka i in. 1989)

punkt kompensacyjny. Jest to takie natężenie światła, przy którym następuje zrównanie szybkości oddychania i fotosyntezy, co oznacza wymianę gazową równą zero. Dla liści słonecznych świetlny punkt kompensacyjny ma wyższą wartość niż dla liści cienistych.

Marek i wsp. (1989) stosując wzory matematyczne Marshalla i Biscoe (1980) oraz Kotvalta i Háka (1987) obliczali kompensacyjne natężenie przepływu światła poprzez liście (K), natężenie fotosyntezy netto przy maksymalnym natężeniu światła (P_{Nmax}) natężenie oddychania ciemniowego (R_D). Wartości określające kompensacyjne natężenie przepływu fotonów światła były niższe dla liści cienistych grabu, co wskazuje na ich większą tolerancję na zacielenie, niż liści słonecznych. Stosunek natężenia fotosyntezy netto (P_N) do natężenia oddychania ciemniowego (R_D) uważa się

za wskaźnik ekonomii przemian metabolicznych rośliny (Gloser 1967). W liściach cienistych grabu natężenie fotosyntezy netto i natężenie wydzielania CO₂ w oddychaniu ciemniowym mają niższe wartości niż w liściach słonecznych, wartości P_N/R_D są wyższe w liściach cienistych (tab. 1). Wskazuje to na bardziej oszczędną gospodarkę metabolizmu liści cienistych. Przewodnictwo szparek jest znacznie wyższe w słonecznych niż w cienistych liściach grabu (ryc. 4). Również wartości g_m , charakteryzujące przewodnictwo mezofilu liści, są wyższe dla liści słonecznych niż dla cienistych i wskazują na lepsze warunki dla asymilacji CO₂ w liściach typu słonecznego (Marek i in. 1989) (tab. 1). Badania tych samych autorów pokazały, że liście *Carpinus betulus* w porównaniu z *Quercus cerris*, mają niższą aktywność fotosyntetyczną, niższą wydajność fotosyntetyczną i są bardziej tolerancyjne na zacinienie. Jednocześnie stosunek natężenia fotosyntezy do oddychania ciemniowego (P_N/R_D) świadczy o tym, że metabolizm liści *C. betulus* jest mniej ekonomiczny niż liści *Q. cerris*. Wartości P_N/R_D uszeregowano następująco: liście cieniste *Q. cerris* > liście słoneczne *C. cerris* > liście cieniste *C. betulus* > liście słoneczne *C. betulus* (Marek i in. 1989).

4.2.2. DWUTLENEK WĘGLA

4.2.2.1. STĘŻENIE KOMPENSACYJNE CO₂

Przy stałym natężeniu światła stan dynamicznej równowagi pomiędzy asymilacją CO₂ i oddychaniem następuje przy stężeniu kompensacyjnym CO₂. Stężenie kompensacyjne CO₂ jest ważnym fizjologicznym parametrem charakteryzującym zależności między fotosyntezą a oddychaniem na świetle. Jest to takie stężenie CO₂ w powietrzu, przy którym nie obserwuje się wymiany gazowej netto. Punkt kompensacyjny CO₂ jest funkcją fotooddychania i oddychania ciemniowego.

W dojrzałych liściach roślin typu C₃ przy normalnym stężeniu O₂ w powietrzu i optymalnych, porównywalnych warunkach (oświetlenie, temperatura, wilgotność gleby i powietrza, dostępność związków pokarmowych), wartości kompensacyjnego stężenia CO₂ są bardzo zbliżone. Bauer i Martha (1981) stwierdzili, że wartości stężenia kompensacyjnego CO₂ dla szeregu gatunków, w tym drzew liściastych, wynosiły od 31 do 40 $\mu\text{l CO}_2 \text{ l}^{-1}$

powietrza ($36,2 \mu\text{l l}^{-1} = 71 \text{ mg m}^3$). Małe zróżnicowanie wartości stężenia kompensacyjnego CO_2 wskazuje na ścisłą zależność między natężeniem fotosyntezy i fotooddychania w liściu i potwierdza przypuszczenie, że fotooddychanie jest regulowane przez równoległy w czasie proces fotosyntezy (Ogren i Bowes 1971). Przy normalnym stężeniu tlenu w powietrzu i temperaturze 20°C u różnych roślin typu C_3 istnieje liniowa zależność między fotosyntezą netto a fotooddychaniem.

Na wielkość stężenia kompensacyjnego wpływają wszystkie czynniki, które mają znaczenie dla przebiegu fotosyntezy, jak światło, temperatura powietrza, stężenie O_2 w powietrzu, zawartość wody w liściach, zawartość chlorofilu, wiek liści, pora roku, pora dnia, nawożenie azotowe, zanieczyszczenie powietrza. Wartość kompensacyjnego stężenia CO_2 zmienia się znacząco wówczas, gdy wartość natężenia fotosyntezy netto zmienia się o ponad 50% w stosunku do potencjalnej aktywności fotosyntetycznej liści (Bauer i in. 1983).

4.2.2.2. WPLYW STĘŻENIA CO_2 NA FOTOSYNTEZĘ

Średnie stężenie CO_2 w atmosferze wynosi około $350 \text{ cm}^3/\text{m}^3$. Wewnątrz lasu dębowo-grabowego średni poziom CO_2 w powietrzu, obliczony dla wszystkich warstw lasu, waha się w ciągu doby od 330 do 384 ppm (Eliáš i in. 1989). Stężenie dwutlenku węgla w powietrzu wewnątrz lasu i ponad koronami drzew jest wynikiem przepływu CO_2 oraz rozmieszczenia i aktywności organizmów oddychających i fotosyntetyzujących. Dobowe stężenia CO_2 są skorelowane z natężeniem promieniowania słonecznego, temperaturą powietrza i prędkością wiatru (Eliáš i in. 1989). Strumień przepływu CO_2 przez las liściasty wzrasta liniowo wraz z promieniowaniem słonecznym (Verma i in. 1986), a dobowy odpływ CO_2 z najniższych pięter lasu jest skorelowany z temperaturą powietrza (Baldocchi i in. 1986). Natomiast natężenie produkcji i odbioru CO_2 zależy od rozmieszczenia tkanek oddychających i fotosyntetyzujących, od parametrów wymiany CO_2 i od mikroklimatu panującego w koronie drzewa (Jarvis i Sandford 1986).

Najwyższy poziom CO_2 w lesie dębowo-grabowym notowano w nocy na wysokości 1 m powyżej poziomu gruntu (430 ppm CO_2), a najniższy (poniżej 300 ppm CO_2) w południe, wokół liści drzew na wysokości 14-17 m ponad powierzchnią ziemi (Eliáš i in. 1989). Duda i wsp. (1970) podają

dla tego samego stanowiska zróżnicowanie stężeń CO₂ od 320 do 410 ppm. W ciągu dnia dwutlenek węgla wydzielany przez oddychające organizmy glebowe i występujące w najniższym piętrze lasu jest zużywany w procesie fotosyntezy przez liście gatunków wyższych pięter lasu (Balocchi i in. 1986). W tym czasie poziom CO₂ ponad lasem liściastym jest najwyższy (Verma i in. 1986), a aktywność fotosyntetyczna (P_N) wyższych warstw lasu dębowo-grabowego osiągała maksymalne wartości (Marek i in. 1989). W nocy las jest ogromnym źródłem dwutlenku węgla, którego stężenie osiąga najwyższe wartości w ciągu doby we wszystkich warstwach lasu dębowo-grabowego (Eliáš i in. 1989).

Związany z zanieczyszczeniem powietrza wzrost stężenia CO₂ w otoczeniu koron drzew od 300 do 1500 ppm zwiększał trzykrotnie natężenie fotosyntezy netto (P_N) w liściach *Carpinus betulus* (Starzecki 1981) (ryc. 3). W liściach drzew rosnących na stanowisku w Nowej Hucie, bardziej skażonym dwutlenkiem siarki (0,35 mg SO₂ m⁻³ powietrza dzień⁻¹), wartości P_N były niższe przy wszystkich stężeniach CO₂ niż w liściach drzew rosnących w mniej skażonej Puszczy Niepołomickiej (0,011-0,035 mg SO₂ m⁻³ powietrza dzień⁻¹).

Stwierdzono, że drzewa leśne poddane długotrwałemu działaniu atmosfery wzbogaconej w CO₂ wykazują szereg reakcji świadczących o przystosowaniu się do nowych warunków wzrostu. Reakcje adaptacyjne zachodzą z różną szybkością – od kilku godzin do kilku tygodni, a nawet generacji (Eamus i Jarvis 1989, wg Sowińskiego i in. 1991). U wielu roślin uprawnych obserwowano wzmoczenie fotosyntezy w początkowym okresie wzrostu w atmosferze wzbogaconej w CO₂, a następnie stopniowy spadek natężenia tego procesu (Sage i in. 1989). Długotrwałe działanie CO₂ w podwyższonym stężeniu prowadzi do obniżenia aktywności asymilacyjnej i zwiększenia aktywności oddechowej. Stwierdzono, że u grabów rosnących w rejonach silnie zanieczyszczonych (Park Branice w Nowej Hucie) natężenie fotosyntezy netto liści w latach 1975 i 1976 było o 61 i 52% (kolejno) niższe niż liści drzew tego gatunku rosnących w lasach oddalonych od źródeł emisji przemysłowych. Jednocześnie stosunek P_N/R_D liści grabów z rejonów stosunkowo czystych był równy 7,0, a liści grabów z silnie zanieczyszczonego parku w Nowej Hucie był równy 2,8 (Starzecki 1981).

4.2.3. TEMPERATURA

Larcher (1969) przedstawił zależność procesów fotosyntezy i oddychania od temperatury. Pobieranie dwutlenku węgla jest hamowane, gdy organy asymilacyjne zaczynają zamarzać. Maksimum temperatury dla fotosyntezy netto jest to najwyższa temperatura, przy której cała ilość CO₂ wydzielonego w procesie oddychania jest zasymilowana. Jest to punkt kompensacyjny dla wysokiej temperatury.

Reakcje fotochemiczne fotosyntezy są prawie niezależne od temperatury. Wpływa ona jedynie na reakcje fazy ciemnej poprzez aktywację lub hamowanie związanych z tą fazą enzymów. Od temperatury zależne są również enzymy związane z procesem oddychania. Dla drzew liściastych strefy umiarkowanej minimum temperatury, przy której zachodzi asymilacja CO₂, określa się na -3 do -1°C, optimum temperatury dla natężenia fotosyntezy netto na 15 do 25°C, a maksymalną temperaturę, przy której pobierany jest dwutlenek węgla na 40 do 45°C (Larcher 1975). Temperatura powietrza wewnątrz korony drzewa może wzrosnąć nawet o 25% w stosunku do temperatury mierzonej w stacji meteorologicznej, położonej w pobliżu stanowiska leśnego. Miejsce maksymalnej temperatury zależy od pory dnia oraz daty (Smolen i Matejka 1982). Słoneczna warstwa korony *Carpinus betulus*, w której temperatura powietrza była w lipcu o kilka stopni Celsjusza wyższa niż w warstwie cienistej (Eliáš i in. 1989), wykazywała jednocześnie wyższą aktywność fotosyntetyczną netto (Marek i in. 1989).

4.2.4. WILGOTNOŚĆ POWIETRZA

Wysoka wilgotność względna powietrza (około 70%) sprzyja pobieraniu CO₂. Jeżeli na skutek niedostatku wilgoci w glebie lub wysokiej temperatury powietrza połączonej z silnym wiatrem względna wilgotność powietrza obniża się do poziomu około 30%, następują zakłócenia w aktywności fotosyntetycznej roślin (Larcher 1969). W lesie grabowo-dębowym w Słowacji (Eliáš i in. 1989) względna wilgotność powietrza w lipcu zmniejszała się w ciągu dnia wraz ze wzrostem temperatury powietrza. Na wysokości górnej powierzchni korony grabów (około 19 m) względna wilgotność powie-

trza wahała się od około 85% o godzinie 6⁰⁰ do około 30% o godzinie 15⁰⁰. Jednocześnie natężenie fotosyntezy netto liści warstwy słonecznej *C. betulus* było w lipcu niższe niż np. w czerwcu i sierpniu (Marek i in. 1989).

4.3. CZYNNIKI WEWNĘTRZNE FOTOSYNTEZY

Liście poszczególnych warstw korony drzewa są oświetlane światłem o różnej intensywności i padającym pod różnym kątem. Budowa anatomiczna i cechy fizjologiczne liści słonecznych i cienistych są przystosowane do optymalnego wykorzystania energii słonecznej w procesie fotosyntezy. Różnice w budowie liści nasłonecznionych i zaciemnionych u drzew zaobserwował Schramm (1912). Charakterystykę budowy liści grabu przedstawia tabela 2.

Tabela 2
Charakterystyka budowy liści *Carpinus betulus* w części nasłonecznionej i zaciemnionej (wg Schramma 1912)

Cechy budowy liścia	Liście	
	słoneczne	cieniste
Grubość blaszki μm	183	93
Grubość miękiszu palisadowego (a) μm	97	26
Grubość miękiszu gąbczastego (b) μm	41	38
Współczynnik mezofilu (a/b)	2,37	0,69
Liczba komórek górnej skórki w 1 mm^2	1336	456
Liczba komórek dolnej skórki w 1 mm^2	2430	1580
Liczba szparek w 1 mm^2	365	170
Długość nerwów w 1 mm^2 (mm/mm^2)	9,8	6,9

Eliáš (1979a) scharakteryzował liście słoneczne i cieniste *Carpinus betulus* w 80-letnim lesie grabowo-dębowym w południowo-zachodniej Słowacji, stosując współczynniki uwzględniające zawartość wody w liściach, powierzchnię liści oraz ich świeżą i suchą masę (tab. 3).

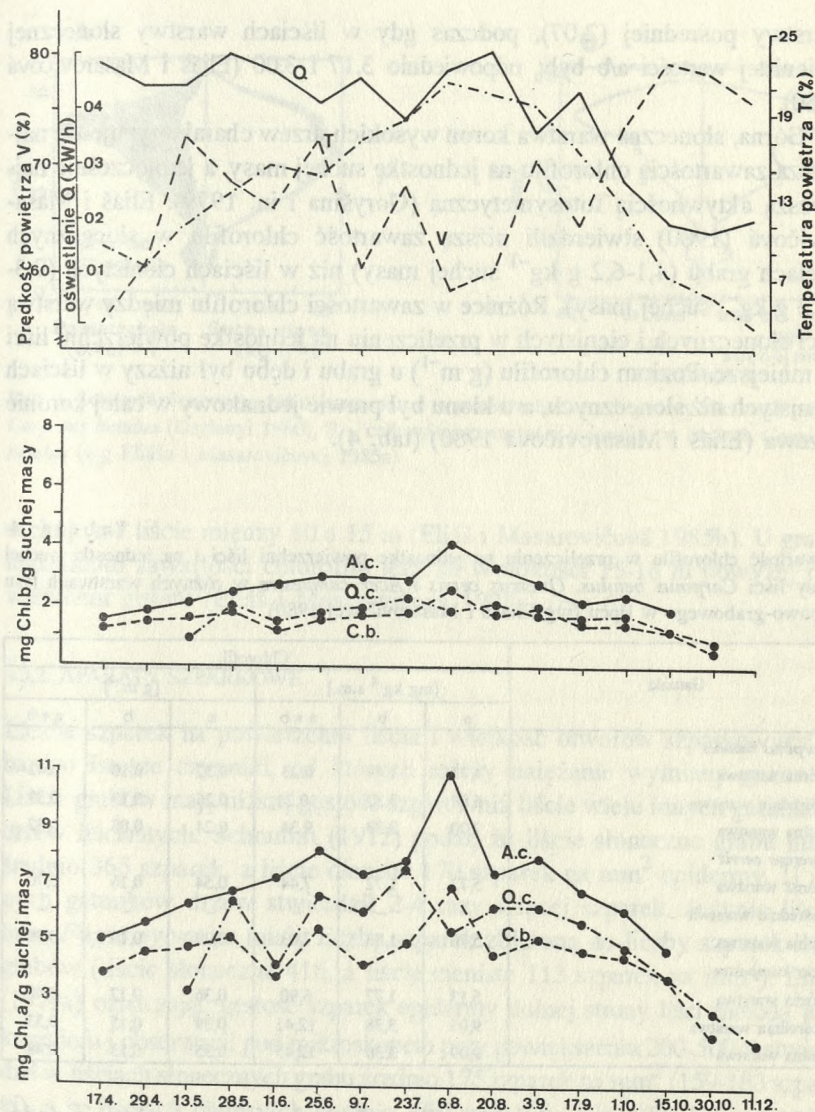
Tabela 3
Charakterystyka liści słonecznych i cienistych grabu (*Carpinus betulus*) i klonu polnego (*Acer campestre*) (wg Eliáša 1979a)

Współczynnik	Liście słoneczne		Liście cieniste	
	grab	klon	grab	klon
Potencjalne uwodnienie (zawartość wody wyrażona w % suchej masy)	100	130	170	200
Stopień soczystości liścia (mg wody podczas wysycenia/cm ² liścia)	8	10	5	6
Stopień zwartości liścia (mg suchej masy/cm ² pow.)	8	10	3	3
Specyficzna powierzchnia liścia (mm ² /mg suchej masy)	13	13	22	28
Rozwój powierzchni liścia (mm ² pow./mg świeżej masy)	6,5	5,5	12	11
Gęstość szparek (liczba szparek/mm ²)	175	388	85	189

4.3.1. ZAWARTOŚĆ CHLOROFILU

Ilość chlorofilu w liściach uważa się za jedną z cech wyrażających potencjalną zdolność asymilacyjną rośliny lub zbiorowiska roślinnego. Duda i Masarovičová (1976) prowadzili badania zawartości chlorofilu a i b w liściach trzech dominujących gatunków (*Carpinus betulus*, *Acer campestre*, *Quercus cerris*) w lesie dębowo-grabowym w Słowacji. Drzewa miały około 50 lat i 16-18 m wysokości. Autorzy stwierdzili istnienie korelacji między średnim poziomem chlorofilu a+b w liściach a czynnikami klimatycznymi: temperaturą powietrza, całkowitym nasłwieteniem i szybkością wiatru. Chlorofil a był bardziej wrażliwy na zmiany czynników zewnętrznych niż chlorofil b. W związku z tym stosunek chlorofilu a/b ulegał wahaniom w czasie sezonu wegetacyjnego (ryc. 5). Zauważyć można zależności między ilością chlorofilu a i stadium rozwojowym drzew. Absolutne maksimum zawartości chlorofilu zaznaczyło się w okresie zakładania organów generatywnych, co u graba przypadało na początek sierpnia.

Warunki oświetlenia liści w koronie drzewa, zmieniające się wraz z odległością od powierzchni korony, wpływają na zróżnicowanie cech anatomicznych i fizjologicznych liści, w tym także na zawartość chlorofilu w chloroplastach. U grabów w lipcu wartość a/b była najniższa w liściach



Ryc. 5. Zmiany zawartości chlorofilu a i b w liściach *Carpinus betulus*, *Acer campestre* i *Quercus cerris* w czasie sezonu wegetacyjnego oraz przebieg zmian czynników klimatycznych (temperatura powietrza, całkowite nasłonecznienie i prędkość wiatru w tym samym okresie (wg Dudy i Masarovičovej 1976)

warstwy pośredniej (2,07), podczas gdy w liściach warstwy słonecznej i cieniejszej wartości a/b były, odpowiednio 3,17 i 3,00 (Eliáš i Masarovičová 1980).

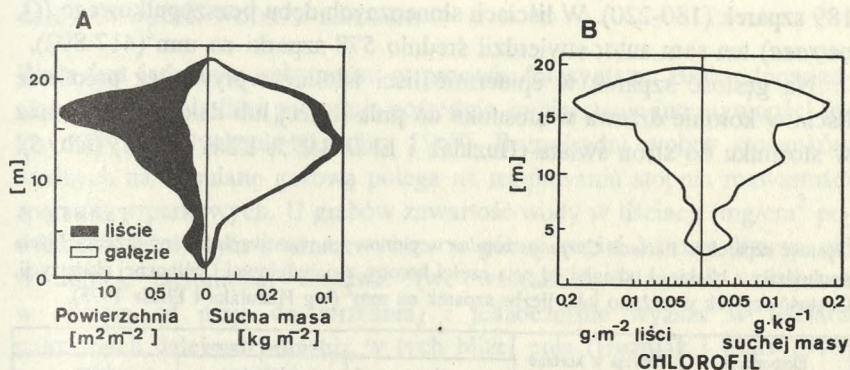
Górna, słoneczna warstwa koron wysokich drzew charakteryzuje się najniższą zawartością chlorofilu na jednostkę suchej masy, a jednocześnie najwyższą aktywnością fotosyntetyczną (Goryšina i in. 1979). Eliáš i Masarovičová (1980) stwierdzili niższą zawartość chlorofilu w słonecznych liściach grabu (4,1-6,2 g kg⁻¹ suchej masy) niż w liściach cieniejszych (9,3-11,3 g kg⁻¹ suchej masy). Różnice w zawartości chlorofilu między warstwami liści słonecznych i cieniejszych w przeliczeniu na jednostkę powierzchni liści są mniejsze. Poziom chlorofilu (g m⁻¹) u grabu i dębu był niższy w liściach cieniejszych niż słonecznych, a u klonu był prawie jednakowy w całej koronie drzewa (Eliáš i Masarovičová 1980) (tab. 4).

Tabela 4

Zawartość chlorofilu w przeliczeniu na jednostkę powierzchni liści i na jednostkę suchej masy liści *Carpinus betulus*, *Quercus cerris* i *Acer campestre* w różnych warstwach lasu dębowo-grabowego w lipcu (wg Eliáša i Masarovičovej 1980)

Gatunki	Chlorofil					
	[mg kg ⁻¹ s.m.]			[g m ⁻²]		
	a	b	a + b	a	b	a + b
<i>Carpinus betulus</i>						
Górna warstwa	4,73	1,49	6,23	0,32	0,10	0,42
Pośrednia warstwa	6,88	3,32	10,21	0,26	0,13	0,39
Dolna warstwa	7,00	2,33	9,34	0,24	0,08	0,32
<i>Quercus cerris</i>						
Górna warstwa	5,72	1,72	7,44	0,54	0,16	0,70
Pośrednia warstwa	–	–	–	–	–	–
Dolna warstwa	5,70	1,93	7,63	0,29	0,10	0,39
<i>Acer campestre</i>						
Górna warstwa	5,13	1,77	6,90	0,36	0,12	0,48
Pośrednia warstwa	9,03	3,38	12,41	0,39	0,15	0,53
Dolna warstwa	9,09	3,36	12,45	0,35	0,13	0,48

Pionowe rozmieszczenie chlorofilu w koronie drzewa wykazuje podobne cechy, jak wielkość powierzchni i biomasy liści w poszczególnych strefach pionowych drzewa. Ponad 40% chlorofilu znajduje się na wysokości 15-19 m powyżej powierzchni gleby, ale wysoka zawartość chlorofilu



Ryc. 6. Schemat pionowego rozmieszczenia: A – powierzchni i suchej masy liści oraz gałęzi *Carpinus betulus* (Oszlanyi 1980), B – całkowitej zawartości chlorofilu w liściach *Carpinus betulus* (wg Eliáša i Masarovičovej 1985a)

cechuje też liście między 10 a 15 m (Eliáš i Masarovičová 1985b). U grabu maksimum zawartości chlorofilu leży na wysokości 15-18 m powyżej powierzchni gruntu (Eliáš i Masarovičová 1985a) (ryc 6).

4.3.2. APARATY SZPARKOWE

Liczba szparek na powierzchni liścia i wielkość otworów szparkowych to bardzo istotne czynniki, od których zależy natężenie wymiany gazowej. Liście grabów mają niższą gęstość szparek niż liście wielu innych gatunków drzew liściastych. Schramm (1912) podał, że liście słoneczne grabu mają średnio 365 szparek, a liście cieniste 170 szparek na mm² epidermy. U innych gatunków drzew stwierdził 2-4 razy więcej szparek. Jedynie liście buka *Fagus sylvatica* miały liczbę szparek zbliżoną do liczby szparek liści grabów (liście słoneczne 416, a liście cieniste 113 szparek na mm²). Eliáš (1979a) oznaczając gęstość szparek epidermy dolnej strony liści metodą mikroreliefu i obserwacji pod mikroskopem przy powiększeniu 200-500 × stwierdził w liściach słonecznych grabu średnio 175 szparek na mm² (159-183 szpar-ki), a w liściach cienistych średnio 85 szparek na mm² (80-105 szparek). U innych gatunków drzew liściastych z tego samego drzewostanu gęstość szparek była znacznie wyższa. Liście słoneczne klonu polnego (*A. campe- stre*) zawierały średnio 388 szparek na mm² (297-412), a liście cieniste

189 szparek (180-220). W liściach słonecznych dębu bezszypułkowego (*Q. petraea*) ten sam autor stwierdził średnio 578 szparki na mm^2 (417-892).

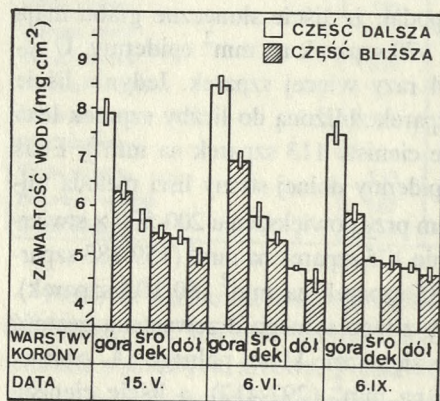
Na gęstość szparek w epidermie liści istotnie wpływa też położenie liścia w koronie drzewa w stosunku do pnia (bliżej lub dalej od pnia) oraz w stosunku do stron świata (Huzulák i Eliáš 1975; Eliáš 1979b) (tab. 5).

Tabela 5

Gęstość szparek w liściach *Carpinus betulus* w pionowych warstwach korony drzewa. Liście pochodziły z bliskiej i odległej od pnia części korony, z południowej i północnej ekspozycji. Gęstość szparek wyrażono jako liczbę szparek na mm^2 (wg Huzuláka i Eliáša 1975)

Ekspozycja	Pozycja w koronie	Warstwa korony		
		górna	środkowa	dolna
Południowa	dalsza	202,0	109,2	87,6
	blizsza	120,9	101,7	81,1
Północna	dalsza	198,3	119,6	98,3
	blizsza	130,4	99,4	77,9

Wiele czynników wpływających na fotosyntezę i stosunki wodne w liściu (np. światło, stężenie CO_2 , temperatura, uwodnienie liścia, inhibitory biochemiczne), wpływa również na funkcjonowanie szparek. Przewodnictwo szparkowe liści słonecznych grabu wzrasta w ciągu dnia gwałtownie wraz ze wzrostem natężenia światła, a jego średnia wartość kilkakrotnie przewyższa wielkość przewodnictwa szparek liści cienistych (Marek i in. 1989) (ryc. 4).



Ryc. 7. Wpływ pozycji liści w koronie na zawartość wody w liściach *Carpinus betulus* w okresie wzrostu. Liście pobierano ze wschodniej strony korony drzew, z części dalszej oraz bliższej pnia, z górnej, środkowej i dolnej warstwy korony drzew (wg Huzuláka i Eliáša 1975)

4.3.3. ZAWARTOŚĆ WODY W LIŚCIACH

Woda jest jednym z substratów w procesie fotosyntezy. Brak odpowiedniego uwodnienia liści powoduje pośrednio zmniejszenie intensywności fotosyntezy i oddychania (Larcher 1969). Bezpośredni wpływ stosunków wodnych na wymianę gazową polega na regulowaniu stopnia rozwarłośc aparatów szparkowych. U grabów zawartość wody w liściach (mg/cm^2 powierzchni liści) była istotnie wyższa w górnej części korony drzewa niż w dolnej, zacienionej warstwie (we wszystkich badanych terminach w okresie od maja do września) i jednocześnie wyższa w liściach położonych dalej od pnia niż w tych bliżej pnia (Huzulák i Eliáš 1975) (ryc. 7). Jednocześnie liście górnej, słonecznej warstwy charakteryzowała wyższa liczba szparek i kilkakrotnie wyższe przewodnictwo szparkowe niż liście dolnej, cieniejszej warstwy (ryc. 4, tab. 5).

4.4. GOSPODARKA WODNA

Stosunki wodne rośliny określa bilans wodny, czyli różnica między ilością wody pobranej przez korzenie a ilością wody utraconej przez liście w procesie transpiracji (Jarvis 1975). Gradienty potencjałów wodnych są wskaźnikami zróżnicowanego statusu energetycznego, który zapewnia siłę napędową dla ruchu wody poprzez układ gleba-roślina-atmosfera. Matematycznie można to wyrazić następująco (Huber 1924, wg Hincleya i in. 1978):

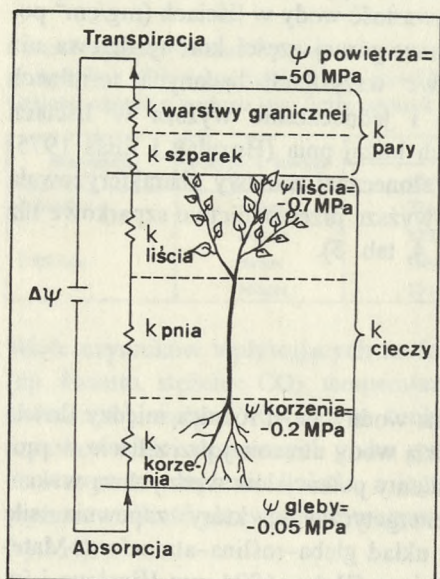
$$q = \frac{\Psi_{\text{gleba-korzeń}}}{R_{\text{gleba-korzeń}}} = \frac{\Psi_{\text{korzeń-liść}}}{R_{\text{korzeń-liść}}} = \frac{\Psi_{\text{liść-atmosfera}}}{R_{\text{liść-atmosfera}}}$$

gdzie q – przepływ wody, Ψ – potencjał wodny, R – opór.

Rycina 8 przedstawia schemat wyjaśniający mechanizm przepływu wody przez układ: gleba-roślina-atmosfera według uproszczonego prawa Ohma (wg Ewersa i Cruziata 1990).

Grab zwyczajny zaliczany jest do drzew tolerancyjnych na zacienienie i suszę. Istotną cechą gatunków tolerancyjnych na suszę jest zdolność do utrzymywania stosunkowo wysokiego przewodnictwa szparkowego przy niskim potencjale wodnym. Gatunki nietolerancyjne na suszę przy takim samym potencjale wodnym mają znacznie niższe przewodnictwo szparko-

we (Bunce i in. 1977; Ginter-Whiterhouse i in. 1983). W aspekcie odporności na suszę ważna jest zależność między deficytem wody a potencjałem wodnym. O deficycie wodnym rośliny mówimy wówczas, gdy komórki i tkanki nie są w stanie turgoru (Kramer 1969).



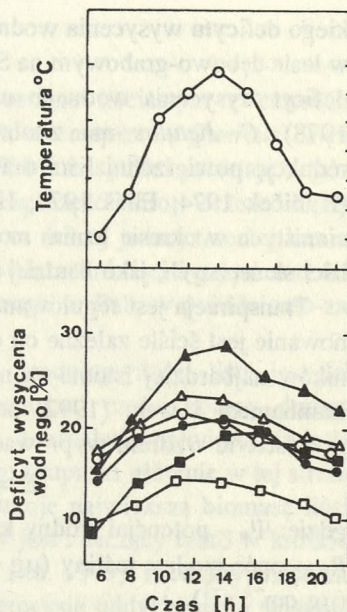
Ryc. 8. Schemat mechanizmu przepływu wody przez układ: gleba-roślina-atmosfera na podstawie analogii do prawa Ohma. Całkowite przewodnictwo wodne jest wypadkową przewodnictwa (k) korzeni, pnia, liści, szparek i warstwy granicznej. Przewodnictwo fazy pary wodnej jest znacznie niższe od przewodnictwa cieczy. Przepływ wody jest powodowany różnicą w potencjale wodnym (Ψ) między glebą i atmosferą (wg Ewersa i Cruziata 1990)

Deficyt wodny w liściach może być wyrażony jako względna zawartość wody, deficyt wysycenia wodnego, potencjał wodny lub potencjał osmotyczny (Slatyer 1967; Kozłowski 1968). Deficyt wodny może charakteryzować równowagę wodną rośliny lub zespołu roślinnego. Jako ilościowy wskaźnik równowagi wodnej często stosuje się wartość deficytu wysycenia wodnego

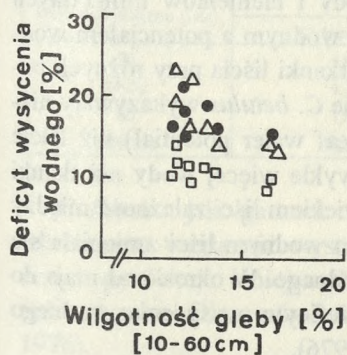
$$DWW = \frac{\text{masa wysycenia} - \text{świeża masa}}{\text{masa wysycenia} - \text{sucha masa}} 100\%$$

Aby obliczyć *DWW* można ważyć całe gałązki (Slavik 1974) lub kłązki wycięte z liści (Čatský 1960). Masa wysycenia jest to masa badanego obiektu po 16-24 godzinach wysycania wodą w ciemności, w atmosferze nasyczonej parą wodną, w temperaturze pokojowej (Eliáš 1978).

Ryc. 9. Dzienny przebieg deficytu wysycenia wodnego liści dorosłych drzew: *Carpinus betulus* (■, □), *Quercus cerris* (●, ○), *Acer campestre* (▲, △). Symbole pełne wskazują liście cieniste z dolnej warstwy korony, a symbole puste liście słoneczne z górnej warstwy korony. Badania przeprowadzono 15 lipca. W górnej części ryciny przedstawiono dzienny przebieg temperatury powietrza na wysokości 15 m (wg Eliáša 1978)



Liście słoneczne mają bardziej stabilną równowagę wodną niż liście cieniste. Dla liści słonecznych grabu średni deficyt wysycenia wodnego w okresie lipiec–sierpień wahał się od 1,3 do 15,1% (różnica 13,8%), a dla liści cienistych od 4,8 do 22,8% (różnica 18%). Deficyt wysycenia wodnego zależy od wilgotności gleby i od pory dnia (ryc. 9, 10). Mała zawartość wody w glebie i wysoka temperatura powietrza są powodem wyso-



Ryc. 10. Zależność między deficytem wysycenia wodnego liści dorosłych drzew (□ – *Carpinus betulus*, ● – *Quercus cerris*, △ – *Acer campestre*) a wilgotnością gleby na głębokości 10-60 cm (wg Eliáša 1978)

kiego deficytu wysycenia wodnego (Eliáš 1978). Spośród drzew liściastych w lesie dębowo-grabowym na Słowacji *Carpinus betulus* wykazywał niższy deficyt wysycenia wodnego niż *Acer campestre* i *Quercus cerris* (Eliáš 1978). *C. betulus* ma zdolność do ograniczania transpiracji poprzez redukcję powierzchni liści oraz przez masowe zrzucanie liści w sierpniu (Kubiček 1974; Eliáš 1978; Huzulák 1977). Wyższy deficyt wodny liści cienistych w okresie letnim można wytłumaczyć tym, że transport wody do liści słonecznych, jako bardziej aktywnych fizjologicznie, jest preferencyjny.

Transpiracja jest regulowana przez aparaty szparkowe, których funkcjonowanie jest ściśle zależne od czynników zewnętrznych. Wśród tych czynników najbardziej istotne są natężenie oświetlenia i temperatura. Według Lamhamedi i wsp. (1992) natężenie transpiracji całego drzewa można przedstawić wzorem wyprowadzonym z prawa Ohma:

$$E = -(\Psi_x - \Psi_s) R_p,$$

gdzie: Ψ_x – potencjał wodny ksylemu, Ψ_s – potencjał wodny gleby (MPa), R_p – opór wodny rośliny ($\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$), E – natężenie transpiracji ($\mu\text{g cm}^{-1} \text{s}^{-1}$).

W zestawieniach porównawczych transpiracji drzew brak danych określających wielkość transpiracji *Carpinus betulus* w okresie wegetacyjnym. Wielkość zimowej ewaporacji z pędów *C. betulus* została ujęta w zestawieniu dokonany przez Hartiga (1883, wg Ivanova 1925). Gatunki drzew uszeregowano w miarę zmniejszającego się natężenia parowania: brzoza > dąb > GRAB > sosna czarna > sosna zwyczajna > świerk.

Na stosunki wodne w roślinach składa się kilka czynników: funkcjonowanie szparek, stres wodny, pobieranie wody i elementów mineralnych przez korzenie. Zależność między deficytem wodnym a potencjałem wodnym jest wynikiem zatrzymania wody przez tkanki liścia przy różnych poziomach potencjału wodnego. Liście słoneczne *C. betulus* wykazywały niższe wartości potencjału wodnego (LWP = leaf water potential) niż liście cieniste. Młode, rosnące tkanki zawierają zwykle więcej wody niż tkanki starsze, zróżnicowane. U *C. betulus* wraz z wiekiem liści zależność między deficytem wysycenia wodnego a potencjałem wodnym liści zmieniała się w kierunku obniżania wartości potencjału wodnego. W okresie od maja do września przy tych samych wartościach deficytu wysycenia wodnego potencjał wodny liści obniża się (Huzulák 1976).

4.5. PRODUKCJA BIOMASY

Oszlanyi (1976) stwierdził, że w drzewostanie liściastym z czterema głównymi gatunkami: *Carpinus betulus*, *Acer campestre*, *Quercus cerris* i *Quercus petraea* (średni wiek 78 lat) 67,3% biomasy liści powstaje w górnej warstwie liści stanowiącej jedną trzecią część koron drzew, 23,8% w środkowej trzeciej części koron, a 8,9% w dolnej jednej trzeciej koron. Rycina 6 przedstawia schemat wielkości powierzchni liści i gałęzi oraz ich biomasy w przestrzeni lasu dębowo-grabowego w Bab, w południowo-zachodniej Słowacji (Oszlanyi 1980).

Głównym czynnikiem decydującym o produktywności liści jest ich zdolność asymilacyjna. Liście górnej, słonecznej części korony drzewa mają największą zdolność fotosyntetyczną i uzyskują najwięcej światła. Aktywność fotosyntetyczna drzewa jest więc skupiona głównie w tej strefie (Marek i in. 1989) i ta część korony produkuje największą biomasę liści. Udział liści cienistych w produkcji biomasy jest znaczący tylko w krótkim okresie dnia (godziny południowe) (Marek i in. 1989). Produktywność zależy też od strat substancji organicznej w procesie oddychania, a stosunek natężenia fotosyntezy P_N do oddychania ciemniowego R_D uważa się za wskaźnik ekonomii metabolizmu liści (Marek i in. 1989).

Tabela 6

Świeża masa liści wyprodukowana przez grab zwyczajny (*Carpinus betulus*), klon zwyczajny (*Acer platanoides*) i lipę drobnolistną (*Tilia cordata*) w drzewostanach mieszanych na Ukrainie (wg Gordienko 1979)

Wiek drzewostanu (lata)	Średnia świeża masa liści (kg/1 drzewo/rok)		
	<i>C. betulus</i>	<i>A. platanoides</i>	<i>T. cordata</i>
22	1,9	1,9	2,2
49-52	4,1	3,6	6,1
80	7,8	8,4	10,4
100-110	10,2	9,7	13,1

C. betulus, jako gatunek charakteryzujący się mniej ekonomicznym metabolizmem węgla niż występujący na tym samym stanowisku *Quercus cerris*, produkuje mniejszą biomasę liści (4,66 kg/ha) w przeliczeniu na jedno drzewo. Dla porównania *Q. cerris* produkuje 12,97 kg/ha (Oszlanyi 1976).

W mieszanych drzewostanach liściastych na Ukrainie grab pospolity produkował w ciągu roku mniejszą masę liści niż lipa drobnolistna, a podobną lub nieco większą masę liści niż klon (Gordienko 1979). Tabela 6 przedstawia średnią świeżą masę liści wyprodukowaną w ciągu roku przez *C. betulus*, *Acer platanoides* i *Tilia cordata* na powierzchniach leśnych w wieku 22 do 110 lat.

Tabela 7
Średnia powierzchnia korony drzew grabu zwyczajnego (*Carpinus betulus*), klonu zwyczajnego (*Acer platanoides*) i lipy drobnolistnej (*Tilia cordata*) (wg Gordienko 1979)

Wiek drzewostanu (lata)	Średnia powierzchnia korony drzew (m ² /1 drzewo)		
	<i>C. betulus</i>	<i>A. platanoides</i>	<i>T. cordata</i>
5	1,3	0,3	1,6
14	9,3	3,1	10,4

Rozwój korony drzewa jest w prosty sposób związany z masą liści. Tabela 7 przedstawia średnie powierzchnie koron osobników grabu w porównaniu z klonem i lipą w dwóch drzewostanach mieszanych na Ukrainie (Gordienko 1979). Powierzchnie koron grabów były znacząco większe niż klonów i nieco mniejsze niż powierzchnie koron lip. W lesie grabowo-dębowym w południowo-zachodniej Słowacji z 1 m² powierzchni korony graba pochodzi 0,24 kg suchej masy liści, a 0,34 kg suchej masy liści przypadało na 1 m² stanowiska (Oszlanyi 1976).

Różna zdolność produkcyjna liści słonecznych i cienistych jest wyrazem adaptacji do warunków oświetlenia. Na podstawie dziennego oświetlenia i sezonowych zmian warunków ekologicznych danego stanowiska można określić przebieg sezonowej wymiany CO₂ i produkcji biomasy.

Instytut Dendrologii PAN
ul. Parkowa 5
62-035 Kórnik

LITERATURA

- Baldocchi D. D., Verma S. B., Matt D., Anderson D. E. 1986. Eddy-correlation measurements of carbon dioxide efflux from the floor of a deciduous forest. *J. Appl. Ecol.* 23: 967-975.

- 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.
- Bunce J. A. 1977. Leaf elongation in relation to water potential in soybean. *J. Exp. Bot.* 28: 156-161.
- Čatský J. 1960. Determination of water deficit in disks cut from leaf blades. *Biol. Plant., Praha*, 2: 76-78.
- Czarnowski M. 1973. Ekofizjologiczne studia nad szacunkową oceną produkcji fotosyntetycznej liści wybranych gatunków roślin. *Zakł. Fizjol. Roślin, PAN Kraków, Prac. Fotosyntezy*.
- Duda M., Kolek J., Eged S. 1970. Vertical and horizontal distribution of CO₂ within and above the tree canopy, the sugar beet and tobacco crop. W: Jurko A., Duda M. (red). *Research project Bab. (IBP) Prog. Rep.* 1: 127-138.
- Duda M., Masarovičová E. 1976. Príspevok k ekofyziologickému štúdiu asimilačných pigmentov dominantných drevin dubo-hraboveho lésa v Bábce., *Časopis Sležského Muzea – Acta Mus. Silesiae, Series Dendrologia* 25: 35-44.
- Eamus D., Jarvis P. G. 1989. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Adv. Ecol. Res.* 19: 1-55.
- Eliáš P. 1978. Water deficit of plants in an oak-hornbeam forest. *Preslia* 50: 173-188.
- Eliáš P. 1979a. Some ecophysiological features in leaves of plants in an oak-hornbeam forest. *Folia Geobot. Phytotax.* 14: 29-42.
- Eliáš P. 1979b. Stomatal activity within the crown of tall deciduous trees under forest conditions. *Biol Plant* 21: 266-274.
- Eliáš P., Kratochvilová I., Janous D., Marek M., Masarovičová E. 1989. Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak-hornbeam forest. I. Stand microclimate. *Trees* 4: 227-233.
- Eliáš P., Masarovičová E. 1980. Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeam forest. 3. Tree species. *Photosynthetica* 14: 604-610.
- Eliáš P., Masarovičová E. 1985a. Vertical distribution of leaf-blade chlorophylls in a deciduous hardwood forest. *Photosynthetica* 19: 43-48.
- Eliáš P., Masarovičová E. 1985b. Chlorophyll content in leaves of plants in an oak-hornbeam forest. 4. Amounts per stand area unit. *Photosynthetica* 19: 49-55.
- Ewers F. W., Cruiziat P. 1990. Measuring water transport and storage. W: *Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology*, J. P. Lassoie i T. M. Hinckley (red.), 91-115. CRC Press, Boca Raton, Ann Arbor, Boston.
- Ginter-Whitehouse D. L., Hinckley T. M., Pallardy S. G. 1983. Spatial and temporal aspects of water relations of three tree species with different vascular anatomy. *For. Sci.* 29: 317-329.
- Gloser J. 1967. The dependence of CO₂ exchange on density of irradiation, temperature and water saturation deficit in *Stipa* and *Bromus*. *Photosynthetica* 1: 171-178.
- Gordienko M. I. 1979. Sylvicultural evaluation of *Tilia cordata*, *Acer platanoides* and *Carpinus betulus*. *Lesovedenie*, nr. 1: 59-67.

- Goryšina T. K., Zabolina L. N., Pružina E. G. 1979. Osobennosti assimilacionny tkanei i plastidnogo apparata lista v raznyh Knony u niekorych drevesnyh porod v lesostepnoj dubrave. (Characteristics of assimilatory tissues and plastid apparatus in leaves of various storeys of the crown in some tree species of the oakwood.) Vestn. Leningradskogo Univ.: 67-76.
- Huber B. 1924. Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie. Jb. Wiss. Bot. 64: 1-120.
- Huzulák J. 1976. Relationship between water saturation deficit and water potential in the leaves of three forest tree species. Biologia (Bratislava) 31: 25-32.
- Huzulák J. 1977. Relative saturation deficit in some forest tree species development, daily and seasonal changes. Biologia (Bratislava) 32: 271-278.
- Huzulák J., Eliáš P. 1975. Within-crown pattern of ecophysiological features in leaves of *Acer campestre* and *Carpinus betulus*. Folia Geobot. Phytotax., Praha, 10: 337-350.
- Hinckley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. 1978. Temporal and Spatial Variations in the Water Status of Forest Trees. Forest Sci., Monograph 20, 72 str.
- Ivanov L. A. 1925. O vodnom režimie drevesnyh porod zimou. Izv. Leningradskogo Lesnogo Inst. 32: 3-36.
- Jarvis P. G. 1975. Water transfer in plants. W: D. A. de Vries i N. K. van Alfen (wyd), Heat and Mass Transfer in the Environment of Vegetation: 369-394, Scripta Book Co., Washington D. C.
- Jarvis P. G., Sandford A. P. 1986. Temperate forest. In: N. R. Baker i S. P. Long (red.) Photosynthesis in contrasting environments. Elsevier, Amsterdam 199-236.
- Julinyová M., Masarovičová E. 1984. Empirical model of carbon dioxide exchange in young European beech plants under controlled conditions. Ecology (CSSR), 3, 2: 149-158.
- Klein J. 1977. Zmiany oświetlenia wnętrza lasu grądowego w powiązaniu z rozwojem liści drzew i krzewów w północnej części Puszczy Niepołomickiej. Fragn. Florist. Geobot. 23 (2): 201-214.
- Kotvald V., Hák R. 1987. Method for mathematical estimation of CO₂ response curve parameters based on closed system measurement. Photosynthetica 1: 92-95.
- Kozłowski T. T. 1968. Water Deficit and Plant Growth, Academic Press, New York, London.
- Kramer P. J. 1969. Plant and soil water relationship. A modern synthesis. Mc Graw-Hill, New York, 482 str.
- Kubiček F. 1974. Leaf number, leaf area index and leaf production of hornbeam (*Carpinus betulus* L.). Biologia, Bratislava, 29: 39-49.
- Lamhamedi M. S., Bernier P. Y., Fortin J. A. 1992. Hydraulic conductance and soil water potential at the soil-root interface of *Pinus pinaster* seedlings inoculated with different dikaryons of *Pisolithus* sp. Tree Physiol. 10: 231-244.
- 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 Ekology, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 252 str.

- Marek M., Masarovičová E., Kratochvilová I., Eliáš P., Janous D. 1989. Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak-hornbeam forest. II. Leaf photosynthetic activity. *Trees* 4: 234-240.
- Marshall B., Biscoe P. V. 1980. A model for C_3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. I. Derivation. *J. Exp. Bot.* 31: 29-39.
- Ogren W. L., Bowes G. 1971. Ribulose diphosphate carboxylase regulates soybean photorespiration. *Nature New Biol.* 230: 159-160.
- Oszlanyi J. 1976. The distribution of leaves in the canopy of the oak-hornbeam stand at Bab international biological program. *Oecol. Plant.* 11: 277-289.
- Oszlanyi J. 1980. Analysis of the surface area of above-ground parts of tree species on the oak-hornbeam forest at Bab. *Biol. Prace* 26: 5-163.
- Sage R. F., Sharkey T. D., Seeman J. R. 1989. Acclimatization of photosynthesis to elevated CO_2 in five C_3 species. *Plant Physiol.* 89: 590-596.
- Schramm R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. *Flora* 4: 225-295.
- Slavik B. 1974. Methods of studying plant water relations. Praha.
- Smolen F., Matejka F. 1982. Vertical stratification of air-temperature in the production space of oak-hornbeam forest. *Ekologia (CSSR)* 1: 25-36.
- Sowiński P., Parys E., Dembiński E., Falfus J., Romanowska E., Ślaski J. 1991. Rośliny w zmieniającym się klimacie: efekt szklarniowy. *Wiad. Bot.* 35 (3/4): 17-34.
- Starzecki W. 1981. Effect of environmental factors on the structure and function of assimilative organs. *Pol. Ecol. Stud.* 7: 415-432.
- Verma S. B., Baldocchi D. D., Anderson D. E., Matt D. R., Clement R. J. 1986. Eddy fluxes of CO_2 , water vapor and sensible heat over a deciduous forest. *Boundary-Layer Meteorol.* 36: 71-91.

GASEOUS EXCHANGE AND WATER MANAGEMENT

Summary

Carpinus betulus is considered to be a species tolerant to shading and drought. It is characterized by a lower rate of gaseous exchange than oaks or maples with which it often occurs in forest communities.

Intensity of gaseous exchange and the water condition in the leaves depends on external conditions such as illumination, temperature, air humidity, wind velocity, availability of water and nutrients. The morphological and anatomical characteristics of leaves (leaf surface, thickness of the layer of parenchyma cells, stomata frequency) are adapted for the optimal utilization of irradiance in photosynthesis. External conditions influence leaf structure and their physiological features. Light intensity, CO_2 in air, leaf temperature, and leaf water potential are different in different parts of the crown.

The course of photosynthesis and respiration during the day and the production of biomass depend on the position of leaves in the crown. Leaves of the upper, more insolated part of the hornbeam crown have a higher photosynthetic ability, higher water potential, more

stomata per unit leaf area and obtain more light than leaves of the lower, shaded part of the crown. The photosynthetic activity of the crown is concentrated primarily in the upper part of the crown which produces most of the leaf biomass. The upper 1/3 of the crown holds 67.3% of leaf biomass. *C. betulus* is also characterized by a less economic carbon metabolism than other tree species occurring on the same sites, and it produces less leaf biomass.