

ANATOL LISTOWSKI

UWAGI O RODZAJACH ZMIENNOŚCI U ROŚLIN
I WPLYWACH NASTĘPCZYCH

Niniejsze uwagi mają charakter raczej porządkujący i przypominający, nawet samemu sobie. Chodzi o kategorie zmienności cech i właściwości roślin i ich zbiorów i o źródła tej zmienności.

Trzy kategorie zmienności ujmowane były i w pewnych granicach rozróżniane od dawna.

Zmienność ontogenetyczna (rozwojowa) związana z procesami wzrostowo-rozwojowymi, a więc i z wiekiem rośliny.

Druga to zmienność genetyczna — wyrażająca różnice genotypowe. W ujęciu podwójnym — jako różnice w cechach i właściwościach dziedzicznych między osobnikami, albo między zbiorami jako różnice populacyjne, na różnych poziomach taksonomicznych, rodzajowych, gatunkowych, odmianowych.

Trzeci rodzaj zmienności to zmienność modyfikacyjna — efekt reakcji na czynniki zewnętrzne.

Mimo że definicje tych trzech rodzajów zmienności można uznać w dużym stopniu za jednoznaczne, to jednak w „praktyce” częste są trudności w ich ścisłym rozróżnianiu. Obserwacje bez ściślejszej analizy są niewystarczające. Chodzi o to, że zbliżone w zakresie swym i charakterze fluktuacje cech mogą zachodzić na siebie i wyrażać wszystkie trzy wymienione kategorie zmienności.

Ścisłe morfologiczna zmienność ontogenetyczna jest stosunkowo łatwa do zaobserwowania i wymaga jedynie tego, aby obserwacją objęte były określone odcinki czasu, a więc fazy czy etapy rozwojowe, i w ramach tych odcinków czasowych następowało porównywanie zmienności w stosunku do danych cech czy zmian habitusu a nawet reaktywności rośliny. Może kilka przykładów. Następstwo faz od kiełkowania poprzez wschody, rozwój wegetatywny, kwitnienie, dojrzewanie wyraża zmienność ontogenetyczną. Równoległe z tą zmiennością u wielu roślin monokarpicznych i monopodialnych występuje zmienność kształtu i wielkości liści na osi wzrostu, a więc na osi czasu. Zmienność ta może określać również np. długość etapu młodocianego, tj. etapu absolutnie wegetatywnego, etapu w którym poprzez żadne, nawet najkorzystniejsze dla rozwoju

generatywnego warunki nie można w wierzchołku wzrostu wywołać zmian kierunku różnicowania z wegetatywnego na generatywny.

U tytoniu zaobserwowano, że regeneraty z krążków pobranych z łodygi w okresie kwitnienia wykazują gradient malejącej „wegetatywności” w miarę tego, gdy krążki brane są z coraz wyższych części pędu. Regeneraty górne w ogóle nie różnicują liści ale kwiaty.

Tam gdzie zmienność w ontogenezie odnosi się nie do formy ale do funkcji, wyróżnienie jest naturalnie trudniejsze. Zarówno intensywność fotosyntezy jak i oddychania liści na osi wzrostu wykazuje pewien gradient zmienności w zależności od czasu rozwinięcia się danego liścia na roślinie, a więc wieku własnego liścia i wieku rośliny, w obu tych wypadkach mamy do czynienia ze zmiennością ontogenetyczną. W pierwszym wypadku skorelowaną z wiekiem liścia w drugim z wiekiem rośliny.

W zależności jednak od stopnia wzajemnego zacielenia się liści (co zależy nie tylko od rytmiki powstawania i wzrostu liści, ale i od czynników zewnętrznych), intensywność i wydajność fotosyntezy podlega wahaniom. Ostatecznie więc NAR rośliny jest wypadkową zmienności ontogenetycznej i modyfikacyjnej. Modyfikacyjne wpływy warunków zewnętrznych działają dwójako — poprzez wpływ na wzrost liścia i na długość jego życia oraz na długość aktywności fotosyntetycznej pośrednio i bezpośrednio poprzez zmiany natężenia światła na osi wzrostu. Intensywność światła padającego na liście różnych pięter jest bardzo różna i zależy nie tylko od właściwości strukturalnych rośliny (kształtu, wielkości i ustawienia liści), ale i od układu czynników zewnętrznych — nie tylko światła nad rośliną, ale i stosunków wodnych, pobierania związków mineralnych.

Ograniczam się tu do jednego przykładu.

Reasumując można powiedzieć, że zmienność ontogenetyczna wymaga rozpatrywania zjawisk zmienności na tle rozwojowym, a więc w powiązaniu z czasem.

O ile chodzi o zmienność genetyczną i modyfikacyjną to zmienność cech jakościowych łączy się zazwyczaj z różnicami genotypowymi, natomiast zmienność cech i właściwości ilościowych wyraża obie te kategorie zmienności.

Wyróżnienie i dokładne przeanalizowanie obu tych kategorii wraz z szerszą analizą, zostało już rozpracowane w pierwszym 15-leciu naszego wieku, mam tu na myśli W. Johannsena „Elemente der exacten Vererbungslehre i E. Baura „Einführung in die experimentelle Erblchkeitslehre” — obie te książki i oba nazwiska przeszły do historii nauki. Czytanie ich dzisiaj wciąż może wiele nauczyć — nie tylko jeśli chodzi o treść, ile również o sposób przedstawiania i styl.

Modyfikacje są niedziedziczne, natomiast genotypowo zakodowana jest skala zmienności modyfikacyjnej właściwa danemu biotypowi, do pewnego stopnia również częstotliwość poszczególnych klas zmienności, a więc i charakter krzywej wyrażającej przebieg zmienności danej cechy ilościowej. Zagadnienie to pierwszy zanalizował Johannsen na materiale ciężaru nasion w populacjach i czystych liniach fasoli. Krzywe ilustrujące zmienność ciężaru nasion w liniach czystych są symetryczne i jednoszczytowe. Różnice między liniami czystymi polegały na różnicach w średniej oraz rozkładzie częstotliwości i liczbie klas.

Rozrzut zmienności w obrębie linii czystych pochodzących od roślin z tych samych warunków byłby do odczytania w kategoriach zmienności dziedzicznej. Natomiast zmienność roślin tej samej linii czystej, ale z różnych warunków, wyrażałaby skalę zmienności modyfikacyjnej. Porównanie charakteru obserwowanych zmian z przebiegiem tych czy innych warunków zewnętrznych pozwala na wyciąganie wniosków o kierunkach modyfikacyjnej zmienności przystosowawczej.

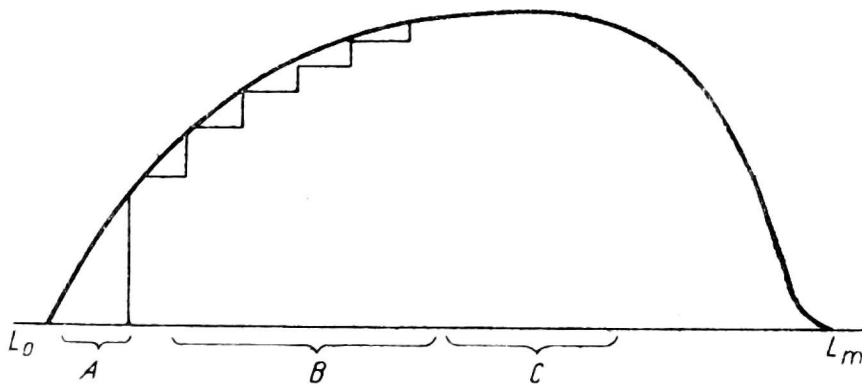
Krzywe ilustrujące przebieg zmienności w obrębie populacji, mają często przebieg asymetryczny dwu lub kilkuszczytowy. Częstotliwość klas krańcowych będzie i tu najmniejsza.

Może warto jeszcze to samo zagadnienie rozpatrzyć w odniesieniu do typowo ilościowej a jednocześnie rozwojowej cechy, jaką jest wysokość rośliny i rytm wzrostu. U zbóż, a szczególnie u roślin warzywnych znane są odmiany „wysokie” i „niskie”. Te ostatnie są najczęściej genetycznie karłami. Karłowe odmiany grochu mają krótsze międzywęzła, krótszy również jest okres wzrostu i pierwszy kwiat zawiązuje się na niższym międzywęzlu co świadczy o krótszym okresie młodocianym. Późne odmiany są nie tylko wyższe, ale rosną dłużej, a kwiat zawiązuje się na dalszym międzywęzlu. Zmienność modyfikacyjna odmian wczesnych i niskich jest mniejsza niż wysokich i późnych. Jarowizując siewki można przyspieszyć zakwitanie, a więc obniżyć węzeł pierwszego kwitnienia. Możliwość obniżenia jest większa u odmian późnych wysokich niż wczesnych i niskich. Karły z drugiej strony mogą też być późniejsze, jeśli chodzi o dojrzewanie — stosując egzogennie GA można spowodować nasilenie wzrostu elongacyjnego, a równocześnie pewne przyspieszenie rozwojowe.

Mamy więc tu niejako do czynienia ze wszystkimi trzema typami zmienności, które występują łącznie i które na drodze doświadczalnej można wyróżnić.

Z rolniczego punktu widzenia znajomość skali modyfikacyjnej jest szczególnie interesująca po pierwsze z punktu widzenia warunków optimum, a więc możliwie wysokiego poziomu plonów z drugiej stressowa, a więc krytycznego poziomu tych czy innych czynników. Zależność mię-

dzy „wartością” dowolnego czynnika czy sumy czynników ($x_1 + x_2 + \dots + x_n$), a masą rośliny czy plonem — a więc i przyrostem masy czy plonu wyrazić można krzywą, która ma swój przedział wierzchołkowy (przedział optimum działania) oraz dwa punkty minimum — „letalny brak” i „letalne maksimum — nadmiar”. Podana na rysunku krzywa jest naturalnie krzywą „idealną” w tym sensie, że opadanie obu części krzywej nie musi przebiegać symetrycznie. Spadek po stronie prawej jest najczęściej ostrzejszy i krótszy. Z rolniczego punktu widzenia ważniejsza jest strona lewa — jej przebieg i nachylenie, tj. odcinek między minimum a optimum. Można tu wyróżnić trzy odcinki. Pierwszy najniższy — w którym wzrost plonu jest proporcjonalny do wzrostu natężenia czynnika X (czy czynników). Drugi to strefa przyrostów malejących. I trzecia najwyższa, w której osiąga się punkt maksimum i nie ma dalszych przyrostów, nie ma reakcji. Jeżeli pod X podstawić nawożenie to otrzymamy znane powszechnie każdemu rolnikowi reakcje, które mogą być rozpatrywane pod kątem opłacalności nawożenia.



Rys.

Jeżeli pod X podstawić natężenie światła to z początku uzyska się przyrost wydajności fotosyntezy, proporcjonalny do wzrostu natężenia, po osiągnięciu punktu saturacji świetlnej dalsze zwiększanie natężenia nie da efektu.

Analogiczne rozumowanie można przeprowadzić rozpatrując powierzchnię liści i przyrosty suchej masy, w jednostce czasu na jednostkę tej powierzchni.

Jeżeli wreszcie pod X podstawić pojemność wodną gleby to dadzą się wyróżnić dwa przedziały krytyczne strefa deficytu i nadmiaru. Minimum to punkt trwałego wędnięcia. Optimum podobnie jak i przy nawożeniu będzie reprezentować pewien przedział — w ramach którego wahania wilgotności nie będą miały wpływu. Z punktu widzenia gospodarki wodnej możliwie duża szerokość tego przedziału jest korzystna, gdyż oznaczać będzie szeroką skalę przystosowania się rośliny do wahań

wilgotności gleby czy powietrza. Ta sama szeroka skala optimum przy nawożeniu rolniczo i ekonomicznie będzie niekorzystna, gdyż oznacza brak reakcji na nawożenie w stosunkowo szerokiej skali.

W zależności od tego co podstawimy pod X użytkowa ocena przede wszystkim przedziałów malejącej efektywności i strefy optimum będzie różna.

Omawiane tu ciągi zależności należą do reakcji o typie ciągłym. Nie obejmują reakcji progowych lub reakcji typu „albo-albo”, które są charakterystyczne dla indukcyjnych oddziaływań czynników zewnętrznych występujących np. w inicjacji kwitnienia czy w osiągnięciu gotowości do kiełkowania.

W rolnictwie szczególnie wówczas gdy analizujemy zagadnienia związane z gospodarką nasienną, spotykamy się z oddziaływaniem wywieranym przez warunki zewnętrzne, których wpływ przenosi się na następne pokolenie nie tylko wegetatywne, ale i generatywne.

Charakter tych oddziaływań jest różny i stąd wymaga oddzielnego omówienia, zależy bowiem od tego czy „zbiór” wyjściowy jest klonem, czy też rozmnaża się generatywnie.

Jeżeli jak u ziemniaka odmiana jest klonem, to wpływy następcze przenoszone z pokolenia na pokolenie wegetatywne mogą być i są silne. Przenoszone są wszystkie oddziaływania modyfikacyjne na pokolenie mateczne, równie patologiczne szczególnie wówczas, gdy ma się do czynienia z progresją jak w chorobach wirusowych ziemniaka.

Zagadnienie jeśli chodzi o choroby wirusowe jest dobrze rozpracowane. W naszych warunkach wyradzanie się ziemniaka łączy się głównie, lub nieomal wyłącznie, z chorobami wirusowymi określanymi czasem jako choroby degeneracyjne. Z tym wiąże się organizacja nasiennictwa ziemniaczanego, wyznaczenie rejonów nasiennych, przepisy kwalifikacyjne i uznawanie stopnia odsiewu. Wreszcie opracowana jest już technika uwalniania od wirusów poprzez hodowlę explantów z merystemów wegetatywnych. W wierzchołkach wzrostu wytwarza się bariera uniemożliwiająca inkorporację wirusa w embrionalne komórki merystemu. Mechanizm tego procesu nie jest jeszcze dokładnie poznany, niemniej opracowano już metodę stosowaną w praktyce.

Sprawa wpływów następczych, modyfikacji niepatologicznych w wypadku rozmnażania wegetatywnego jest naturalnie w pełni aktualna. U nas przyjmuje się, że udział ujemnych wpływów następczych wychodzących od czynników klimatyczno-glebowych jest w naszych warunkach mniejszy (lub wręcz niewielki) w porównaniu do wyradzających wpływów patologicznych. Mniejszy to nie znaczy naturalnie, że mogący być pomijany.

Stanowiskowe ujemne wpływy następcze nasilają się znacznie w kli-

macie kontynentalnym i w strefie śródziemnomorskiej, gdzie jak wiadomo ekologiczne wyradzanie się ziemniaka jest bardzo szybkie.

W klimacie kontynentalnym propagowano sadzenie lipcowe ziemniaka na produkcję sadzeniaków. Bulwy zawiązują się późnym latem lub wczesną jesienią w warunkach termicznych znacznie bardziej korzystnych. Plony są wprawdzie niskie, ale jakość sadzeniaków dobra. Próby robione przed wojną we Wrocławiu przez Berknera dały korzystne efekty z punktu widzenia sadzeniaka (Śląsk jest rejonem o szybszym wyradzaniu się). Cała ta procedura ekonomicznie w naszych warunkach nie była opłacalna zważywszy, że mamy w kraju duże rejony nadmorskie i pogórza, gdzie ziemniaki wyradzają się wolniej. Również powolniejsze jest tam wyradzanie patologiczne. W tych rejonach zlokalizowana jest reprodukcja sadzeniaka. Beskidy są na tyle niedegeneracyjne, że do niedawna zachowały się tam w uprawie i wyglądają zdrowo odmiany dawno już zanikłe w uprawie na niżu. Naturalnie plony są tu niższe, często nawet dużo niższe niż te, jakie mogą dawać nowe odmiany o genetycznie wyższej plenności.

Wyniki doświadczeń z czasem sadzenia wykazują, że opóźnione sadzenie, często spowodowane późną wiosną, a więc nie z winy rolnika, jest tą przyczyną, która w naszych warunkach, obok jakości sadzeniaków, wpływa na obniżenie się plonów ziemniaka.

Prócz klimatu stwierdzony wpływ następczy wywiera gleba. Najlepsze sadzeniaki otrzymuje się z gleb torfowych, gorsze z gleb ciężkich, zlewnych.

Wysoka zdrowotność i brak objawów wyradzania się w górach może mieć dwie przyczyny. Jedną to brak przenośników dla wirusa, drugą to lepszy „konstytucyjnie” stan fizjologiczny rośliny, pochodzącej z rejonów górskich, a więc z klimatu o wyższym nasłonecznieniu, ale o chłodniejszych nocach.

W zbiorach rozmnażających się generatywnie, jeśli materiał wyjściowy był linią czystą, zmienność między pochodzeniem przy uprawie w różnych warunkach będzie zmiennością modyfikacyjną — wpływ następczy natomiast może być wynikiem predeterminacji, a więc wpływów wywieranych na roślinę macierzystą, a poprzez nią na rozwijające się nasienie oraz wpływów wywieranych bezpośrednio na nasienie w czasie jego rozwoju. Będzie tak jeśli w homozygotycznym czystym materiale nie będą zachodzić mutacje, co jednak jest założeniem teoretycznym. Dodajmy, że prawie wszystkie odmiany hodowlane nie są liniami czystymi, ale wyrównanymi populacjami o różnym stopniu złożoności.

W przypadkach więc, gdy materiał wyjściowy jest populacją wpływu następczego w wyniku których rysują się różnice między pochodzeniami, aż do wyraźnie uformowanych ekotypów będą związane z działaniem

selekcji na populacje wyjściowe. Prócz tego mogą i występują tu oddziaływania predeterminacyjne, mniej czy bardziej wyraźne.

Można podać szereg przykładów zróżnicowania ekotypowego w obrębie gatunku, będącego wyrazem działania środowiskowej selekcji przystosowawczej, wówczas gdy wyjściowa populacja znajdzie się w innych od pierwotnego siedliska warunkach.

W zależności od zróżnicowania siedlisk ciśnienie selekcyjne będzie różne i stąd różna będzie intensywność i czas potrzebny do wytworzenia się ekotypów.

Najwięcej przykładów opracowano dla traw i motylkowych. Kilka niemieckich odmian koniczyny i lucerny przenoszono na parę lat do różnych miejscowości w Stanach Zjednoczonych. Po trzech latach z zebranych nasion wysiano te same odmiany z powrotem w Niemczech w tych samych miejscowościach, z których pochodził materiał wyjściowy. Typ utrzymał się, zanotowano jedynie nieduże zmiany w tempie wzrostu i przebiegu kwitnienia. Presja selekcyjna, a równie może i zmienność w wyjściowych populacjach była, jak można sądzić, nie duża [15].

Ekotyp lucerny tianszańskiej, wyraźnie kseryczny, po 6 latach uprawy w rejonie Moskwy wykazał przesunięcia w kierunku bardziej mezofilnego. Jako wskaźnik przyjęto wysokość deficytu wodnego we wczesnych godzinach rannych. U wyjściowego ekotypu deficyt nie przekraczał 6,2% pełnego turgoru, u populacji uprawianej od dawna w rejonie Moskwy deficyt wynosił 12,4%, po sześciu latach zaś dla lucerny tianszańskiej uprawianej pod Moskwą 9,4% [5].

Interesujące i warte przytoczenia są wyniki doświadczeń Grignaca [8] nad działaniem herbicydu metaxuronu na populacje *Poa annua*. Toksyczność w pierwszym pokoleniu była bardzo wysoka, a przeżywalność nie przekraczała 2%. Po 8 pokoleniach 7,5% do 8,0% po 13 do 28—30%. Wskazywałoby to na istnienie w populacjach wyjściowych roślin odpornych na metaxuron o ile stoi się na stanowisku, iż ma się tu do czynienia jedynie z mechanizmem selekcji w populacji. Druga ewentualność to indukowanie mutacji, o małym jednak stopniu prawdopodobieństwa. Trzecia to hipoteza o kierunkowym „shifc” przystosowawczym fenotypu, poprzez oddziaływanie nieznanymi jeszcze indukującymi mechanizmów. Hipoteza ta nie rozporządza wciąż danymi doświadczalnymi, niemniej może nie należałoby jej *ad limine* odrzucać, co do niedawna wydawało się jedynie uzasadnionym podejściem.

O ile chodzi o jednogatunkowe, ale wieloodmianowe mieszanki np. roślin zbożowych, to rozporządzamy dokładnymi doświadczeniami wieloletnimi z odmianami jęczmienia. W podręczniku Uprawa roślin przytoczono jedenastoletnie wyniki obserwacji Martiniego i Herlana (1934). Analogiczne w układzie są nowsze wyniki Blijenburga [4] również z jęcz-

mieniem. W roku wyjściowym każda odmiana reprezentowana była przez jednakową liczbę nasion. W ciągu 6 lat analizowano zmiany w składzie mieszanki (tab. 1).

Tabela 1

Zmiany w składzie mieszanki odmianowej u jęczmienia w ciągu 6 lat [4]

Udział w %	L A T A			
	1965	1966	1969	1970
Odmiany dominującej	31,9	45,9	86,9	94,1
Drugiej z rzędu	23,1	23,1	8,3	4,5
Czterech pozostałych	2,5—10,0	0,7—7,5	0,0—1,3	0,0—0,5

Wyraźnie i szybko ustalała się dominacja jednej odmiany. Była to odmiana w danych warunkach najplenniejsza a równocześnie wygrywająca w konkurencji — eliminacja najsłabszych odmian następowała szybko.

Szybkość z jaką odmiana zdobywa dominację jest miarą konkurencji między roślinami. Wskaźnikami końcowymi są tu plony. Zmienności podlegają jednak różne cechy strukturalne roślin, które mają wpływ istotny dla dynamiki rozwoju. W tabeli 2 podano wyniki doświadczenia z mieszanką 5 gatunków traw różniących się tempem wzrostu. Ocena

Tabela 2

Stosunek ciężaru liści do ciężaru korzeni u 5 gatunków traw rosnących w monokulturze i w uprawach mieszanych [17]

Gatunki	Wolno rosnące			Szybko rosnące	
	1	2	3	4	5
Wolno rosnące					
1	1,16	—	—	1,48	1,61
2	—	1,9	—	0,88	1,51
3	—	—	3,4	2,5	1,7
Szybko rosnące					
4	1,35	1,51	1,42	2,8	—
5	2,89	2,96	1,96	—	1,1

Objaśnienia: 1 — *Elymus junceus*, 2 — *Elymus angustus*, 3 — *Agropyrum desertorum*,
4 — *Agropyrum trachycaulum*, 5 — *Agropyrum trichophorum*

przeprowadzano na siewkach 30-dniowych. Stosunek ciężaru liści do korzeni układa się różnie w zależności od tego, czy dana roślina miała za sąsiada inną roślinę tego samego czy innego gatunku. Inny był tu efekt konkurencji i inna dynamika rozwoju.

W innym doświadczeniu z owsem [16] porównano odmiany w układach jedno- i dwuodmianowych przy różnym stosunku roślin lub jak autorzy określają na czterech poziomach relacji konkurujących. Analizę przeprowadzano w ułożonych mikrozbiórach z 9 roślinami, w których każda odmiana występowała jako „testowana” (T) i jako „testująco-konkurująca” (C). Struktura mikrozbiórów była następująca:

TTT	TTT	TCT	CCC
TTT	CTC	CTC	CTC
TTT	TTT	TCT	CCC

Z elementów strukturalnych plonu najsilniej wpływowi konkurencji podlegała liczba źdźbeł z wiechy, z kolei liczba ziarn w wieszce, najmniej ciężar ziarna. Odmiany różniły się zdolnością konkurencyjną. Wzrost plonu roślin odmiany o wysokiej konkurencyjności rosnących w otoczeniu słabych konkurentów był znacznie węższy niż depresja plonu słabego konkurenta pod wpływem silnego testora. Maksymalny wzrost plonu, wyższy o 62% niż wtedy gdy rośliny danej odmiany rosły w monokulturze stwierdzono, gdy najsilniejsza odmiana znajdowała się otoczeniu najsłabszej.

Przytoczone przykłady odnoszą się do populacji konstruowanych. Relacje między roślinami należącymi do różnych odmian mają tu szeroki przedział zmienności. Stopień dominowania jednego biotypu (gatunku, odmiany) nad drugim zależy od tego, w jakim stopniu warunki siedliska są dla danego biotypu korzystne, zwiększając jej szanse rozwojowe i plonowania oraz od tego co możnaby nazwać rozwojową energią witalną.

W zbiorze sianym, a więc przy większym zagęszczeniu niż to jakie występuje przy siewie punktowym, czynniki konkurencyjne działają silniej. Stopień konkurencji może być oceniany poprzez dynamikę przyrostów masy ogólnej czy suchej masy z uwzględnieniem relacji między organami. Drobne nieraz początkowe różnice dające przewagę jednym roślinom nad drugimi, mogą w miarę rozwoju wzmacniać się i doprowadzać do wypadnięcia tych czy innych siewek.

W przytoczonych tu przykładach nie stwierdzono fazy, w której dochodzi do ustalenia się wewnętrznego balansu. Biotyp najsilniejszy, a tym samym i najplenniejszy w danych warunkach stopniowo osiąga stopień dominacji, tak wysoki, że pozostałe biotypy są prawie lub zupełnie wyeliminowane.

Tu jeszcze jedna uwaga. Napisałem „najsilniejszy” i „najplenniejszy”.

W niekorzystnych warunkach dominować będzie odmiana nie najplenniejsza genetycznie, ale najlepiej przystosowana do danych warunków o takim czy innym układzie jednak nie optymalnym. Będzie to więc odmiana najmniej wrażliwa.

Natomiast w warunkach korzystnych dominować będzie odmiana o typie intensywnym, najczęściej więc genetycznie wysokoplenna.

Tego rodzaju układy co podane w przykładach nie są jedynymi możliwymi nawet powiedzieć, że nie są najczęściej występującymi.

W warunkach naturalnych z reguły wielogatunkowe i wielorodzajowe zespoły, wykazują często wysoki stopień balansu wewnętrznego. Również zbalansowane zespoły występują na łąkach i łąkarze opracowali szereg mieszanek łąkowych na różne warunki, a w których konkurencje między roślinami utrzymuje się w granicach pewnych relacji międzygatunkowych.

Jeśli chodzi o agrosystemy to rośliny konkurują między sobą — w glebie o wodę i pokarm mineralny; w atmosferze o wodę, światło. Stosunki termiczne są zarówno w glebie, jak i atmosferze silnie działającym czynnikiem.

Wydaje się rzeczą możliwą, określanie dla danej populacji w różnych siedliskach, możliwie optymalnej dla plonu struktury populacyjnej. Nie należy jednak zapominać, że chwasty i patogeny mogą być powodem daleko idących zmian w strukturze populacji samej przez się z racji zmiennej konkurencji. W pewnym stopniu to dzieje się samo w związku z nawożeniem szczególnie azotowym.

P r e d e t e r m i n a c y j n e w p ł y w y n a s t ę p c z e. Tym terminem określa Bünning (1953) oddziaływania typu modyfikacyjnego przekraczające granice pokolenia generatywnego. Po pierwsze mogą tu wchodzić w rachubę wpływy wywierane na rozwijające się nasiona idące od strony rośliny macierzystej. Po drugie wpływy zewnętrzne działające na nasiona w czasie jego rozwoju. I po trzecie wpływy wywierane na nasiona już rozwinięte przed jego kiełkowaniem.

Jest rzeczą znaną, że nawożenie ma wpływ na skład chemiczny nasion. Zawartość fosforu, potasu i azotu, jak i mikroelementów jest różna w zależności od nawożenia rośliny macierzystej. Skład chemiczny nasion ma wpływ na rozwój następnego pokolenia, szczególnie w początkowych fazach rozwoju rośliny, a tym samym na wartość nasienną ziarna.

Austin i Longden [2] stwierdzili, że u *Nasturtium* i grochu po 7—9 tygodniach od wschodu ciężar kielka był różny w zależności od zawartości potasu i fosforu w nasieniu. Wydzielono dwie grupy nasion jeśli chodzi o zawartość fosforu 0,24 i 0,48% suchej masy. Nasiona te kiełkowano na pożywkach o różnej zawartości fosforu. Stwierdzona w pokoleniu następczym zawartość tego składnika w nasionach była następująca:

w nasionach matecznych % P	pokolenie następcze za- wartość fosforu w pożywce niska		wysoka
0,24	1,6		2,2
0,58	4,1		4,1

Wynikiem zróżnicowanego nawożenia mikroelementami są znaczne różnice w zawartości mikroelementów w nasionach. Wyższa zawartość boru w nasionach wpływała korzystnie na kiełkowanie nasion i rozwój siewek u motylkowych i owsa. U lnu wpływ ten uwidacznia się do końca wegetacji. Wyższa zawartość manganu na ogół hamowała kiełkowanie.

Interesujące są wyniki doświadczeń Holzman [9] z pszenicą ozimą. Różnicując nawożenie azotowe (N od 80 do 240) otrzymano ziarno o różnej zawartości N szczególnie w bielmie. Natomiast w zarodku zwiększała się zawartość Ca, P i K. Analizowano pobieranie składników mineralnych przez kiełek; okazało się, że pobieranie azotu z pożywki jest tym słabsze im więcej azotu zawiera ziarno macierzyste. Pobieranie potasu z pożywki jest intensywniejsze, gdy nasiona mają wyższą zawartość azotu, a wapnia gdy ziarno jest większe. Duże ziarno relatywnie pobiera mniej azotu z pożywki od małego. Kiełek więc, a potem siewki chętnie pobierają azot odłożony w ziarnie, gdy ziarno jest większe a z drugiej strony, gdy jest bogatsze w azot. Kiełki te mają wyższą absolutnie suchą masę i wyższe wskaźniki jej przyrostu. Te więc siewki z racji lepszego startu mają większe szanse w dalszym rozwoju. Możliwy z tego wnioskować, że siejąc mniejszym ziarnem, uboższym w azot należy dostarczyć roślinom azotu nawozowego w postaci łatwo przyswajalnej, i powierzchniowo.

Stosunki termiczne mogą być innym źródłem wpływów następczych. Went (1956) obserwował termicznie wpływ następczy u grochu. Bunning (1953) u fasoli Piękny Jaś. Wyższe temperatury w czasie rozwoju zarodka przyspieszają podziały w epikotyli, a więc i jego wzrost. Rośliny o dłuższym epikotyli rozwijają się wolniej i później zakwitają.

Innego rodzaju wpływ następczy był zanotowany przez Dorne [6]. Różnice w kiełkowaniu nasion *Chenopodium bonus-Henricus* wystąpiły w zależności od tego, na jakiej wysokości nad poziomem morza rosły rośliny mateczne oraz od temperatury. W miarę zwiększania się wysokości łupina nasienna była coraz grubsza, przepuszczalność dla tlenu obniżała się, obniżała się, również ilość materiałów pokarmowych odłożonych w roślinie. Stratyfikacja nasion przebiegała w niższych temperaturach od tej która była optymalna dla roślin rosnących na nizinach.

Wiadomym z wielu doświadczeń jest, iż okres przed kłoszeniem u zbóż

jest krytyczny jeśli chodzi o wodę. Susza w tym okresie pociąga za sobą silniejsze spadki plonu ziarna. Ziarno jest mniej, stąd ciężar ziarna z kłosa obniża się wartość nasienna jednak wzrasta. Energia kiełkowania tych ziarn jest na ogół wyższa, siewki rosną szybciej i wykazują większe przyrosty suchej masy. Pokolenie następcze miało więc od początku lepszy start. We wszystkich wypadkach, w których u pszenic obserwowano plusowe odchylenia w plonach następczych, łączyło się to z lepszym rozwojem zarodka. Natomiast nie było korelacji między ciężarem 1000 ziarna a lepszą wartością nasienną. Dodatkowo odchylenia otrzymywano sięjąc zarówno nasionami większymi jak i o niższym ciężarze.

Wpływ następczy obserwowano na skutek zmian uwodnienia nasion. Gienkiel [7] poprzez kilkakrotne moczenie i suszenie nasion słonecznika notował zwiększoną odporność na suszę u roślin z nasion tych wyrosłych. Przyczyną było zwiększenie lepkości plazmy, przenoszone następnie z pokolenia na pokolenie. Mielibyśmy tu do czynienia z typową predeterminacją.

Obniżając wilgotność na okres kilku dni do poziomu 25% w czasie gametogenezy (a więc w okresie krytycznym) Jackowska [10] u jęczmienia stwierdziła zmniejszenie wrażliwości na suszę w pokoleniu następczym. Powtarzanie tego zabiegu nie wpłynęło na zwiększenie stopnia zmniejszonej wrażliwości. A więc byłoby to znów zjawisko predeterminacji. Na pewno zjawiska tego rodzaju są rozpowszechnione, tylko że niedostatecznie zbadane. Bliższe zajęcie się tym zagadnieniem zasługuje na uwagę.

W praktyce rolniczo-nasiennej nie zwraca się na ogół uwagi na wpływ następczy u roślin generatywnie się rozmnażających. Istnieje natomiast szereg obserwacji i doświadczeń, których wyniki mówią o istnieniu takich oddziaływań i to często w tym stopniu, że można mówić, iż w określonych warunkach wpływ na plony jest istotny.

Szereg interesujących przykładów można znaleźć w aktualnej i ciekawej książce Azziego [1] *Agricultural Ecology*. U nas w latach powojennych przeprowadzono pewną ilość doświadczeń nad wpływem pochodzenia u zbóż [13].

Najszerzej zakrojone doświadczenia przeprowadzono u nas w latach 1948—1951 [12] z pszenicami ozimymi. Schemat tych doświadczeń był następujący: Materiał wyjściowy, hodowlany kilku odmian o różnym typie ekologicznym wysiano w dwóch kolejnych latach w 12 zakładach doświadczalnych — położonych w różnych rejonach kraju i na różnych glebach. Zebrane ziarno wysiewano w trzech punktach 2 koło Krakowa i 1 koło Gorzowa. W tabeli 3 podaję zestawienie ogólne dla 3 odmian wówczas jeszcze szeroko uprawianych — a różniących się wyraźnie typem ekologicznym.

Tabela 3

Odmiana	Porównywane pochodzenia wyjściowe	Różnice w plonach w zależności od pochodzenia następczego	Przedział ufności
Ostka Skomoroska	Chełm 1950	17,0	5,77
	Grodkowice 1950	3,9	5,45
Graniatka Dańk.	Chełm 1950	9,5	4,00
	Grodkowice 1950	11,3	2,0
	Małyszyn 1951	8,2	5,5
	Grodkowice 1951	2,4	1,9
Śląska IV	Grodkowice 1951	4,6	1,8
	Chełm 1951	7,5	4,2
	Małyszyn 1951	6,4	5,5

Jak widać różnice w plonach w zależności od pochodzenia były różne i zależały od miejsca, w których je porównywano. Często różnice te były duże i przekraczały znacznie przedział ufności. Wystąpiły więc tu przedziały międzypochodzeniowej zmienności plonów — zależnie od miejsca w którym rozwijały się rośliny mateczne i od miejsca w którym porównywano rośliny potomne.

Pochodzenie Narożno — zakład doświadczalny na Pogórzu sudeckim w Kłodzkiem, dawało największe odchylenia ujemne w plonach. Analogiczne wyniki notuje Azzi, a mianowicie pochodzenie z rejonów o dużej ilości opadów były w plonie następczym gorsze.

W naszych doświadczeniach zgodnie najlepsze wyniki uzyskiwano z pochodzenia Błonie (Zakład w rejonie Łęczycy na dobrych glebach w wysokiej kulturze).

Różnice w plonie następczym pochodzeń są wynikiem zarówno konkurencji w obrębie populacji wyjściowej, jak i predeterminacji. W zależności od warunków (klimatyczno-glebowych i poziomu kultury rolnej plus nawożenie) różny będzie stosunek efektu selekcji i predeterminacji. Doświadczenia nasze jak i Azziego nie pozwalają na rozgraniczenie obu oddziaływań. Z praktyczno-rolniczego punktu widzenia istotne jest, że różnice w plonie następczym w zależności od pochodzenia ziarna siewnego występują i są często wyraźne.

Predeterminacyjne oddziaływania następcze kształtują się w roku zbioru, a więc ujawniają się w całości w roku następnym. Natomiast zmiany selekcyjne w zależności od warunków rozciągają się na więcej lat, i w zależności od ciśnienia selekcyjnego mogą mieć różną intensywność i różny czas działania. Już jednak po roku można przyjąć efekt

działania selekcji — co widać z przytoczonych wyników doświadczeń z mieszkankami odmianowymi jęczmienia.

Wydaje się, że zagadnienie wpływów następczych właśnie z punktu widzenia nasiennictwa warte jest, aby się szerzej nimi zająć i głębiej przeanalizować na różnych roślinach zarówno pod kątem determinacji jak i selekcji w populacjach.

LITERATURA

1. A z z i G.: *Agricultural Ecology*, 1956.
2. A u s t i n R.P., L o n g d o n P.C.: *Nature*, V. 205 Nr 4973, 1965.
3. B a u r E.: *Einführung in d. experimentelle Erblchkeitsöehre*, 1919.
4. B l i j e n b u r g J.G., S h e e p J.: *Euphytica* V, 24 p. 575, 1975.
5. D i m i t r i e w L.: *Trudy Glawnego Botaniceskago Sada IX*, 1963.
6. D o r n e A.J.: *C.R. Acad. d, Agric. de France* V. 60 p 41, 1974.
7. G i e n k i e l P.A.: *Trudy Instit. Fizj. Rast.*, T. 5, z. 1, 1940.
8. G r i g n a c P.: *Acad. d'Agric. d. France* V. 60, p. 401, 1974.
9. H o l z m a n n M.: *Ztschr. f. Acker u. Pflanzb* V 141 p 11, 1974.
10. J a c k o w s k a I.: *Pam. Puławski T.* 10, 1963.
11. J o h a n n s e n W.: *Elemente der Exacten Vererbungslehre*. 1910.
12. L i s t o w s k i A., S z y m u s i k I.: *Roczn. N. Roln. i Leśn. T.* 66, A1, 1952.
13. L i s t o w s k i A.: *Prace Zakładu Roślin Zbóż IUNG*, 1959.
14. L i s t o w s k i (Red.): w „*Uprawie Roli*” rys. 1, str. 34—35 (Martini i Harlan).
15. S i m o n W., E i c h l D., Z a j o n c C. *Ztchr. f. Acker u Pflanzb* V. 104 p 199.
16. S m i t h D., Q.A. K l e e s e, D.T. S t u h l t m a n: *Crop Sc* V 10 p 391,1970.
17. S m o l i c k S.A., J o h n s t o n A.J.: *Canad. J. Pl. Sc* V. 55, p. 35, 1975.
18. S z u k a l s k i H.: *Roczn. N. Roln. i Leśn. T.* 94-A-1, 1968.