

ANATOL LISTOWSKI

Z ZAGADNIENÍ FIZJOLOGII PLONOWANIA

I

Rolnictwo jest tą dziedziną działalności ludzkiej, która umożliwia, patrząc na nią od strony biologicznej, zdolność roślin zielonych do konwersji energii świetlnej w chemiczną.

Miernikiem sprawności pracy danej rośliny (danego modelu roślinnego), czy też powierzchni nią pokrytej jest osiągnięta w określonym przedziale czasu: 1) masa ogólna i dynamika przyrastania tej masy, a więc intensywność procesów wzrostowych, 2) dynamika przyrastania suchej masy, jej wysokość absolutna oraz procent jej końcowej akumulacji.

Miernikiem produktywności danej rośliny uprawnej, czy powierzchni nią obsianej jest nie tylko wysokość ogólnej i suchej masy, ale stosunek między masą ogólną a tą jej częścią, która jest dla nas plonem.

Jest rzeczą z rolniczego punktu widzenia istotną, aby ten procent był możliwie wysoki. Wartości te są przy tym zmienne i uzależnione od:

- układu warunków zewnętrznych i reakcji rośliny na ich zmienność,
- od genetycznego zaprogramowania morfo-fizjologicznego modelu danej rośliny,
- etapu ontogenezy.

Starania zwiększania plonu idą dwoma drogami:

- poprzez oddziaływanie na siedlisko, a szczególnie na te czynniki, które są silnie skorelowane z plonem. Celem byłaby optymalizacja warunków siedlisk do potrzeb uprawianych roślin.
- poprzez manipulowanie programem genetycznym z zadaniem konstruowania czy wyszukiwania nowych biotypów o wyższej strukturalnej i fizjologicznej produktywności, które silniej i dłużej reagują pozytywnie na polepszanie warunków siedliska, a w pewnych wypadkach i na takie, które słabiej zareagują na ich pogarszanie się.

Dla Polski — co jest już niemal truizmem — jedynie racjonalne jest rolnictwo o możliwie wysokich plonach z jednostki powierzchni. W naszych niezbyt korzystnych klimatyczno-glebowych warunkach, dla wysokiej i wiernej produktywności uprawianych roślin, to założenie rysuje przed nami, jako jedynie racjonalny obraz rolnictwa:

- intensywnego o wyższym nakładzie środków produkcji, sprawnej technologii uprawowej, właściwej rejonizacji odmianowej, ze stopniowo coraz bardziej zoptymalizowanym na coraz większym areale pokryciu potrzeb pokarmowych i wodnych uprawianych roślin.

Wreszcie — z wycofywaniem się rolnictwa z gleb o niskiej potencjalnej produktywności, czy z pól o zbyt nachylonych stokach. Ten ostatni postulat zbiega się z koniecznością ochrony i odbudowy naszego środowiska przyrodniczego — w rzeczywistości na większych obszarach naszego kraju, już bardzo ujemnie zdeformowanego. Obszary rolnicze są jednocześnie obok lasów i łąk elementem środowiska i należy na nie spoglądać z tych obu punktów widzenia, a więc jako obszaru, z którego należy osiągać wysoką produktywność ale przy utrzymaniu równowagi biologicznej całej przestrzeni użytkowej.

Celowe — więcej, konieczne jest rozważenie i to w kilku wariantach możliwości wzrostu plonów w różnych rejonach i w różnych przedziałach czasu. Po drugie — ustalenie punktów odniesienia, po trzecie — rozważenie spraw „granicy” produktywności względnie pytania, co pod tą granicą rozumieć należy i czy w ogóle ona istnieje, jeśli ma się na myśli pewien rodzaj bariery nieprzekraczalnej również w sensie potencjalnej sprawności danego modelu roślinnego. Realny trend możliwego wzrostu plonów musi być ocenialny. Planowanie słusznie zakłada potrzebę określania w sposób przybliżony tego pułapu plonów, który może być osiąganym w ramach określonych odcinków czasu. Jednym z częściej stosowanych punktów odniesienia jest porównywanie średnich plonów z doświadczeń do średnich uzyskiwanych w produkcji. Byłby to pierwszy — najbliższy niejako praktyce punkt odniesienia — cel możliwy do osiągnięcia w warunkach czy odcinkach czasu przewidywalnych z dokładnością względnie dużą. Zakłada się, że uprawa roli, terminy siewu czy sadzenia, gęstości siewu, pielęgnacja — są tu zgodne z zaleceniami prawidłowej agrotechniki, — a nawożenie znajduje się na poziomie, który średnio w doświadczeniach okazał się optymalnie efektywny. Że zbiór był wykonany na czas i prawidłowo a więc, że straty przy zbiorze, a potem przy przechowywaniu były relatywnie nieduże, że wreszcie użyto właściwej odmiany i dobrego materiału siewnego.

Rozrzut plonów w doświadczeniach powinien być naturalnie mniejszy niż w produkcji, a ich poziom określa równocześnie efektywność wymienionych zabiegów.

Zmienne są tu naturalnie warunki klimatyczno-glebowe. Wysokość jak i skala plonów w doświadczeniach (po wyeliminowaniu „błędów” i „uszkodzeń niezależnych”) o ile poprzednio wymienione zalecenia agrotechniczne są tu dotrzymywane, mówią zarówno o warunkach naturalnych siedliska, jak i o tym w jakim stopniu zabiegami agrotechnicznymi można było poprawić warunki siedliska (przede wszystkim gdy porównuje się wyniki doświadczeń kombinowanych uprawowych i nawozowych z plonami osiąganymi w szerszej praktyce).

Następnym z kolei poziomem odniesienia mogłyby służyć owe naj-

wyższe osiągnęte plony w doświadczeniach. Można je uważać za wynik zsumowania się korzystnych układów siedliska i bardzo dobrej agrotechniki — Można by więc konstruować takie układy, w pewnym sensie optymalne, a uzyskiwane poziomy produkcyjne uważać za maksima, osiągnęte w warunkach polowych — możliwe przy zastosowaniu pełnej regulacji potrzeb wodnych uprawianych roślin plus maksymalnie wysokie nawożenie i intensywne zwalczanie chorób i szkodników, również i tych, które skracają okres aktywności fotosyntetycznej liści.

Na pytanie czy plon osiągnęty w takich warunkach byłby poziomem maksymalnie zbliżonym do potencjalnego — odpowiedź naturalnie będzie, że nie. Jeszcze wyższy poziom produktywności można by bowiem osiągnąć w doświadczeniach przebiegających w warunkach w pełni kontrolowanych, a więc z uwzględnieniem świetlnych i termicznych czynników środowiska, przy czym te musiałyby być zmienne i dopasowane do optymalnych wymagań danych roślin w danej fazie. Nie są to naturalnie warunki możliwe do osiągnięcia w warunkach polowych — możliwe jednak do ustawienia w ściśle kontrolowanych warunkach, np. w fitotronie. W zależności od tego, czy w ramach takiego zoptymalizowanego układu będziemy analizować roślinę (integron osobniczy), czy określony zespół (powierzchnię pokrytą daną rośliną), z dużym przybliżeniem moglibyśmy mówić o plonie maksimum, przy czym w zależności od tego, czy obiektem będzie integron osobniczy czy określona powierzchnia — otrzymamy tu naturalnie dwa różne poziomy owego maksimum.

Otrzymań w takim układzie, tj. po wyeliminowaniu zmienności warunków zewnętrznych i ich ustabilizowaniu — w przedziale optymalnym — masę ogólną i suchą rośliny można by uznać za poziom maksimum.

Tu nasuwa się kilka pytań bardzo istotnych z punktu widzenia oceny możliwości plonowania. Po pierwsze — jak wysokie są współczynniki konwersji energii świetlnej w chemiczną (PAR) *) lub co wygodniejsze z rolniczego punktu widzenia — jakim wysokościami produktywności fotosyntetycznej (NAR) **) odpowiadałyby owe kolejno wymienione poprzednio odniesienia ocen wysokości plonów. I po drugie — czy poziom maksimum — o ile chodzi o PAR zbliża się do granicy potencjalnej możliwości fotosyntetycznej pracy liścia. Aktywność bowiem fotosyntetyczna liścia będącego głównym organem fotosyntezy, mogła by być uznana za miernik potencjalnych możliwości — właściwej wyższym roślinom — przy czym jako miernik można by tu przyjąć liść dojrzwały

*) PAR — fotosyntetycznie aktywne promieniowanie

**) NAR — fotosynteza brutto minus węglowodany zużyte w procesie oddychania.

w doświadczeniach *in vitro*, w których liść znajdowałby się w warunkach pełnego turgoru, był optymalnie oświetlony i z optymalizowanym dopływem CO₂.

W tych warunkach wskaźniki potencjalnej konwersji leżą w przedziale 11—13% PAR i nie wykazują przy tym większych wahań międzygatunkowych, a również międzyrodzajowych.

W przeliczeniu do całej powierzchni liści rośliny, wartości te będą naturalnie niższe i to wyraźnie niższe, gdyż PAR będzie tu wypadkową aktywności wszystkich liści — a więc gdy uwzględni się różny wiek liści, ich wielkość, położenie na osi wzrostu i stopień wzajemnego zacielenia. I dlatego — co naturalnie koreluje ze strukturą rośliny i przebiegiem ontogenezy — stwierdzone są większe różnice produktywności fotosyntetycznej. Bardzo są liczne wyliczenia PAR i NAR robione dla zespołów i roślin w różnych rejonach świata od Arktyki do równika i w różnych warunkach uprawowych.

Z roślin u nas uprawianych najwyższe wskaźniki notowano u kukurydzy i buraka cukrowego. Przytoczę tu przykładowo jedynie kilka danych (Eddowes 1972, Monteith 1966). Konwersja potencjalna leżała na poziomie około 12% PAR (tj. około 8% NAR). Przyjmując te wartości jako równe 100%, produktywność fotosyntezy w doświadczeniach polowych o plonach najwyższych nie przekraczała 38%, średnie plony z doświadczeń 22%, a średnia w produkcji tylko 8—9%. Dla średniej z trzech roślin — kukurydzy, buraka cukrowego i trzciny cukrowej — wysokości te wynosiły 43%, 25%, 11%.

Przeliczenia Monteith'a (1966) robione są w lepszych znacznie od naszych warunkach klimatycznych. Różnice w zależności od rejonów są duże (tab. 1), które podaję za Loomis Williamsem i Hallem (1971).

W naszych warunkach są one niższe, np. obliczane przez autora średnie dla żyta i ziemniaków — gleby lżejsze, rejon Warszawy, nie przekraczały 1%, leżąc często poniżej 1% (0,85).

Nie popełnimy większego błędu zakładając, że poziomowi maksimum — a więc warunkom wzrostu i rozwoju roślin w regulowanych i zoptymalizowanych warunkach z temperaturą i światłem włącznie, odpowiadałaby produktywność fotosyntezy na poziomie 50—55% wartości potencjalnych, obliczonych dla liścia *in vitro*.

Możliwość zwiększenia produktywności fotosyntetycznej — poprzez regulację czynników środowiska, mieściła by się więc w granicach od 8 do 9 do maksymalnie 50% potencjalnej produktywności. Oznaczałoby to wzrost konwersji padającej energii świetlnej fotosyntetycznie aktywnej z $\pm 1\%$ do 2—2,5%, przy regulacji częściowej (a więc możliwej jeszcze w warunkach polowych), a 3—4% w warunkach regulacji pełnej. Jeżeli pamiętać, że produktywność fotosyntezy u roślin uprawnych u nas

Tabela 1

Niektóre wysokie przyrosty dobowe suchej masy w różnych rejonach u różnych roślin wg Loomis, Williamsa i Halla (1971)

Rejon Kraj	Roślina	g ^c m ⁻² doba ⁻¹	Całkowite promienio- wanie kal. cm ⁻² doba ⁻¹	Konwersja absorbowana PAR. ‰
W. Brytania	burak	31	294	9,5
W. Brytania	kupkówka	19	331	6,4
Holandia	rajgras	20	(450)	4,2
Holandia	ziemniak	23	(400)	5,4
Holandia	kukurydza	17	(350)	4,6
Nowa Zelandia	„	29	(450)	6,1
Kalifornia	„	38	644	5,6
Kalifornia	„	52	736	6,4
Nowy Jork	„	52	500	9,8
Kalifornia	sorgo	51	690	6,7
Australia	<i>Pennisetum</i>			
	<i>typhoides</i>	54	510	9,5
El Salvador	<i>P. purpureum</i>	39	(400)	9,3

mieści się w przedziale 1—1,3‰ (często spadając poniżej 1‰), a najwyższa w korzystnych warunkach u buraka cukrowego dochodzi do 2‰ to widać, iż możliwości zwiększenia masy ogólnej i suchej w szczególności, byłyby bardzo duże.

Teoretycznie i to nie tylko teoretycznie — bo bardzo istotne z punktu widzenia fizjologii plonowania jest pytanie o owe 45—50‰ leżące między potencjalnymi możliwościami liści *in vitro*, a rośliną *in vivo*, względnie określonej przestrzeni nią pokrytej. Przyczyny tego przedziału, tej różnicy, należy szukać zarówno w przebiegu różnych procesów fizjologicznych, jak i strukturalnych właściwości danego „modelu” roślinnego widzianego w jego obrazie rozwojowym w szczególności wymienić tu trzeba:

- intensywność i charakter procesów wzrostowych,
- sekwencja rozwoju liści na osi wzrostu, ich ustawienie i długość życia,
- intensywność i charakter rozwoju innych organów fotosyntetycznie aktywnych,
- stosunek między całkowitą powierzchnią rośliny, a jej częściami fotosyntetycznie aktywnymi.

Jeżeli za wskaźnik potencjalnej produktywności przyjąć aktywność fotosyntetyczną w pełni dojrzałego liścia w warunkach pełnego turgoru i optymalnego oświetlenia to na roślinie *in vivo* te warunki i to natu-

ralnie jedynie w przybliżeniu, mogą spełniać tylko niektóre liście. Liście młode, będące w okresie początkowym wzrostu, nie są „dawcami”, ale odwrotnie akceptorami asymilatów. Okres pełnej aktywności fotosyntetycznej może być — zależnie od warunków — krótszy albo dłuższy — nie mniej w miarę starzenia się aktywność ta spada, a po przekroczeniu pewnego progu starzenia, liść więcej zużywa węglowodanów na oddychanie niż ich syntetyzuje.

Stopień oświetlenia poszczególnych liści na roślinie jest bardzo różny, wpływa na to ustawienie liści na łodydze, ich kształt, wielkość i kąt pod którym są one ustawione.

W wyniku tego ma miejsce wzajemne zacienianie — różne zresztą w różnych fazach rozwojowych. Górne liście mają często nadmiar światła, dolne mają go za mało. Ma tu znaczenie ogólny rytm rozwojowy rośliny w odniesieniu do sezonowych zmian natężenia światła i długości dnia. Wiosną wykorzystanie światła jest zwykle zbyt małe ponieważ powierzchnia gleby nie jest jeszcze pokryta bo liście są za małe. Potem natomiast wzajemne zacienianie się liści jest za duże. W obu wypadkach wykorzystanie energii świetlnej jest niższe od tej jakie by być mogło, gdyby powierzchnia gleby była równomiernie pokryta jedną warstwą liści. U niektórych roślin — prócz liści — asymilacyjna aktywność innych organów ma znaczenie szczególnie w tym okresie, gdy rozwijają się nasiona. Można tu wymienić np. zboża, gdzie udział kłosa w akumulacji suchej masy w ziarnie jest wysoki. A więc ma tu znaczenie stopień rozwoju kłosa i długość jego aktywności asymilacyjnej. Stosunek powierzchni asymilującej do nieasymilującej będzie się zmieniał z wiekiem rośliny. Powierzchnia nieasymilująca absolutnie i relatywnie będzie wzrastać i to niezależnie od typu rośliny. Największe naturalnie zmiany w relacji zachodzą u wieloletnich roślin drzewiastych. U tych roślin bardziej niż u innych, pojawiają się i rosnać będą z wiekiem jeszcze inne trudności wynikające z wydłużenia się dróg dla transportu wody i soli mineralnych ku górze, a asymilatów w dół. Wpłynąć to może również ujemnie na intensywność fotosyntezy.

Szereg cech liści — mających istotne znaczenie dla produktywności fotosyntetycznej, jak np. szybkość różnicowania się i wzrostu nowych liści, wielkość i czasokres pełnej aktywności fotosyntetycznej (D), szybkość starzenia się itd. częściowo podlegają modyfikacjom środowiskowym, a więc i podlegają regulacji, częściowo zaś należą do zespołu cech strukturalnych danej rośliny, jak i do zaprogramowanej genetycznie sekwencji rozwojowej. Z punktu więc widzenia produktywności fotosyntetycznej leżą one w obu przedziałach powyżej i poniżej linii przyjętej przez nas orientacyjnie za maksimum (a więc 50—55% wartości potencjalnej).

II

Na samym początku niniejszych uwag podkreśliłem, że z rolniczego punktu widzenia istotną rzeczą jest dla nas nie tylko (czy nie tyle) ogólna wysokość suchej masy co równocześnie możliwie wysoki procent jej akumulacji w organach będących dla nas plonem. Innymi słowy aby „maszyna roślinna” pracowała możliwie efektywnie na rzecz wysokości i jakości plonu. Stąd wniosek, że analiza fizjologicznych procesów plonowania powinna być rozpatrywana na dwóch płaszczyznach:

- od strony produktywności fotosyntetycznej,
- od strony mechanizmów sterujących akumulacją produktów fotosyntezy jak i innych składników suchej masy w organach będących dla nas plonem.

Analiza fizjologii plonowania, a więc i granicznych wartości dla plonu i uwarunkowań dla tego faktu, powinna być przeprowadzana z dwóch, a właściwie trzech punktów widzenia. Trzecim będą tu procesy przemieszczania ponieważ miejsca syntezy organicznej czy pobierania soli mineralnych i wody są oddalone od miejsca kumulacji, również aktualne jest poznanie mechanizmu przemieszczania i działania organów będących drogami transportu.

Historycznie pierwszy kierunek wyprzedza drugi. Zapoczątkowały go — ale od razu w szerszej skali — prace Watsona w latach pięćdziesiątych. Głównymi kierunkami badań było tu: określanie wysokości NAR u różnych gatunków i wahań NAR, stosunek PAR do NAR, powierzchni liściowej do NAR, różnice w aktywności fotosyntetycznej liści w zależności od ich wieku i położenia na osi wzrostu.

Częściowo z tym kierunkiem wiąże się zagadnienie transportu asymilatów z liścia. I z kolei rola innych poza liśćmi organów. Szczególnie dużo prac wykonano na zbożach, u których dokłósie i kłós, a z liści głównie tylko liść flagowy mają znaczenie w procesach wypełniania ziarna.

Jest rzeczą wiadomą, że NAR tylko do pewnego czasu koreluje się dodatnio z powierzchnią liści — gdy ta przekracza pewną wielkość — korelacja ta gwałtownie obniża się. Co się tyczy plonów to w pewnym stopniu również NAR koreluje się z plonem ale wartości tej korelacji są różne u różnych roślin. Zależy to oprócz wymienionych już czynników — jak ustawienie i stopień zacienienia liści, od tempa ich wzrostu, a potem starzenia się, od ogólnego rytmu rozwojowego rośliny.

Poza tym różna jest rola poszczególnych liści w formowaniu się elementów plonu o czym będzie mowa przy zbożach — a więc i różny będzie stopień korelacji między plonem a aktywnością fotosyntetyczną różnych liści.

Organa będące plonem — to albo owoce (nasiona) albo bulwy czy

cebule (Pomijam tu rośliny uprawiane na masę zieloną, gdzie cała roślina jest plonem. Z punktu widzenia plonowania — tu analiza fizjologii plonowania jest względnie prostsza).

Oceniana rolniczo wysokość plonu stanowi etap końcowy w rozwoju, któremu towarzyszy szybkie starzenie się i obumieranie roślin (gdy chodzi o rośliny monokarpiczne, a tych jest znaczna większość wśród roślin uprawnych).

Rozwój organów generatywnego czy wegetatywnego rozmnażania, będących plonem, jest wieloetapowy i poznawanie fizjologii plonowania wypada tu zaczynać od inicjacji poprzez kolejne etapy różnicowania się i wzrostu, aż do osiągnięcia dojrzałości, a często i dłużej, gdy chodzi o poznanie etapów spoczynkowych i wychodzenia ze spoczynku.

Konstruując model procesu plonowania — proponuję ustawić go w układzie „donor — łącznik (organa przemieszczania) — receptor”. Donorem będą tu miejsca przede wszystkim syntezy węglowodanów, a więc organa percepcji bodźca świetlnego i konwersji energii świetlnej w chemiczną, poza tym miejsca syntezy hormonów — wreszcie korzeń, ściślej aktywna część korzeni — miejsca pobierania wody i substancji mineralnych. Receptorem (z rolniczego punktu widzenia) — organa będące plonem a więc — organa generatywne, potem po zapłodnieniu nasienie i owoc — wegetatywne organy spichrzowe, jak korzeń buraka, czy też wegetatywnego rozmnażania i śpichrzowe jednocześnie — jak bulwy, cebule, kłącze. Miejsca syntezy węglowodanów czy hormonów, czy pobierania substancji mineralnych są przestrzennie oddzielone od miejsc kumulacji czy też aktywności. Stąd zagadnienie transportu i mechanizmów przemieszczania — wreszcie samych organów przewodzących jako trzeciego elementu strukturalnych i fizjologicznych procesów plonowania. Organami tymi są łodyga — z drugiej korzenie, te ostatnie są zresztą również akceptorem — czasem akceptorem „finalnym” stając się równocześnie w pewnych swych partiach organem kumulacji substancji zapasowych. (28)

Co do łodygi to nasuwa się tu pytanie, czy z punktu widzenia roli „łącznika” — „drogi transportu” jest ona organem niejako biernie przewodzącym a na ile „autonomiczna” i stąd przemieszczanie się podlega w łodydze regulacyjnym procesom aż do czasowego nawet zahamowania przepływu asymilatów.

Propozycja podana w poprzednim rozdziale aby intensywność fotosyntetyczną liścia w pełni rozwiniętego, znajdującego się w warunkach pełnego turgoru i naświetlonego równomiernie, ale oddzielonego od rośliny uznać za graniczną, potencjalną wartość sprawności konwersji świetlnej w chemiczną, może się wydać za miernik „sztuczny”. Jest bowiem rzeczą jasną, iż maksymalna sprawność rośliny *in vivo* będzie niż-

sza. Miernik ten ma jednak pewne znaczenie. Obok tego można uznać, iż NAR w warunkach pełnej optymalizacji warunków zewnętrznych można uznać za optimum sprawności funkcjonowania danej rośliny (uzyskany plon w tych warunkach byłby owym plonem maksimum a więc odbijałby również poziom możliwości akumulacji suchej masy w plonie).

Widząc model danego biotypu roślinnego w ramach układu donor — łącznik — receptor, można ustalić zarówno stopień stałości poszczególnych cech morfologicznych, jaki ich fluktuacji w zależności od warunków i przebiegu różnych procesów fizjologicznych. Wielkość zmian strukturalnych czy funkcjonowania „modelu” w różnych nieoptymalnych warunkach może być zarówno miernikiem oceny odchylenia od optimum jak i wskazówką jak zdążać do owego poziomu optimum.

To wszystko co tu napisałem może brzmieć i bardzo ładnie ale jednocześnie zbyt teoretycznie. U niektórych czytelników może poza tym budzić pewne opory ze względu na to, że oba warianty „potencjalny” i „optymalny” wprowadzają niejako poziom graniczny nieprzekraczalny również o ile chodzi o wysokość plonu danego biotypu. W doświadczeniach rolniczych i w praktyce mamy często do czynienia z przebiegiem zdarzeń, które sugerują różnego typu układy graniczne np. przy nawożeniu. Ktoś mógłby zacytować tu stare prawo Mitcherlicha tzw. zmniejszającego się przyrostu plonów — odnoszącego się do znanego faktu ze zmianą w układzie jednego parametru w danym wypadku nawożenia czy też jednego ze składników nawozowych — daje wyżkę plonu układającą się parabolicznie.

Williams przeciwstawił się temu „prawu” wprowadzając inne tzw. prawo „stałego wzrostu” oparte o słuszne zresztą rozumowanie, że jeżeli równocześnie będziemy zmieniać drugi jakiś czynnik, który również występuje na różnym poziomie, to optimum działania obu składników będzie znajdować się wyżej niż dla jednego i będzie podnosić się dalej w miarę obejmowania regulacją optymalną większej ilości czynników środowiska. Łatwo zauważyć, że przy pełnej optymalizacji warunków środowiska (możliwie ściśle biorąc jedynie teoretycznie) prawo Williamsa niejako wygasa. W takich bowiem warunkach wykraczamy poza przedział w ramach którego może ono działać.

Przykładów tego typu można by podać więcej, ale ich zakres jest inny. W tutaj podanym ujęciu graniczna plenność wynika z układów strukturalno-morfologicznych i fizjologicznych danego „modelu” (typu) roślinnego. Skala fluktuacyjna dla poszczególnych cech czy właściwości jest przy tym różnie szeroka i zmienna, po pierwsze ontogenetycznie (a więc na osi czasu), po drugie modyfikacyjnie, a więc w zależności od układów warunków środowiskowych i skali przystosowawczych reakcji rośliny.

„Model”. Termin ten zaczyna być używany (użyłem go również w poprzednim ustępie ujmując integron osobniczy w aspekcie układu donor-łącznik-receptor). Wydaje się, iż nie jest on jednoznacznie sprecyzowany i stąd używany w różnym znaczeniu — Opis morfotypologiczny chociażby najbardziej dokładny — nie może być uznany za coś, co jeżeli nie jest równoznaczne to w każdym bądź razie wystarczy dla nazwania tego „modelem”. „Model” powinien bowiem zawierać w sobie obraz funkcjonalny, a więc rozwojowy przynajmniej w zakresie głównych zmian, zachodzących w obrazie np. morfotypologicznym w ciągu ontogenezy — jak i z drugiej zmian zależnych od zmiennych układów środowiskowych. Naturalnie, że nie byłoby to możliwe — jeśli traktujemy model statycznie — ale jest możliwe jeżeli traktujemy model dynamicznie.

Rozwój organizmu jest procesem genetycznie zaprogramowanym, podlega regulacjom wewnętrznym poprzez mechanizmy skorelowane, działające w ramach całościowego integronu osobniczego. Równocześnie organizm jest strukturą plastyczną, „maszyna roślinna” może pracować „normalnie” tj. przejść wszystkie etapy procesów życiowych przy różnej intensywności wzrostu, akumulacji masy organicznej, długości życia itp. Organizm reaguje na warunki zewnętrzne — zmienność których może działać — intensyfikując wymienione procesy — a więc podnosząc działanie „maszyny roślinnej” na wyższe poziomy — albo stressowo stając się źródłem osłabień i różnego rodzaju zaburzeń metabolizmu i rozwoju — po przekroczeniu zaś granicy przystosowawczej — zahamowań nieodwracalnych, dezorganizujących, prowadzących już do śmierci.

„Model” powinien więc z różnego punktu widzenia ilustrować te procesy. Szczególnie istotna wydaje się konstrukcja modeli odpowiadających optymalnym warunkom środowiskowym — z drugiej odkształceń modelu w ramach intensyfikujących z jednej a stressowych z drugiej, układów czynników zewnętrznych, przy czym ujęcia te mogą mieć trojaki charakter:

- widziane we wpływie wywieranym przez zmienność oddzielnych czynników (np. intensywności światła, wahań temperatury, wilgotności itp.) jak i ich interakcji (np. susza) temperatura albo woda w glebie (nawożenie),
- pod kątem zmian reakcji rośliny w ontogenezie, a więc np. różnej wrażliwości na stressy (okresy krytyczne), czy też różnej reakcji na intensyfikację, np. nawożenie — w różnych fazach rozwoju,
- wreszcie pod kątem wpływu następczego (przy rozmnażaniu wegetatywnym ale również tzw. predeterminacji przekazywanej przez nasiona w wyniku różnych warunków rozwoju nasion na roślinach macierzystych.

Modele konstruowane z rolniczego punktu widzenia muszą zawierać

informacje odnoszące się do produktywności danego biotypu (o czym dalej bardziej szczegółowo) a więc do struktury organów plonowania, o procesach kontrolujących i decydujących o produktywności.

Ogólna typologiczno-rozwojowa klasyfikacja roślin odniesiona do przestrzenno-czasowej struktury rośliny mogłaby być taka:

„Modele czasowe”

- monokarpiczne — jednocykliczne: kiełkowanie — faza wegetatywna — kwitnienie i owocowanie — śmierć rośliny — pozostają nasiona lub organa wegetatywnego rozmnażania; dwa podtypy — o rozwoju ciągłym: jednoroczne jare, o rozwoju nieciągłym: jednoroczne ozime (kiełkują jesienią — rozeta — przerwa zimowa),
- polikarpiczne — wielocykliczne: wielokrotne powtarzanie się fazy wegetatywnej i generatywnej, długość życia nieokreślona, cykle aktywności przedzielane okresami spoczynkowymi.

„Modele przestrzenne”

- jednoosiowe:
 - + monopodialne: najczęstszy model — rozeta liściowa — pęd nierozgałęziający się — jeden aktywny wierzchołek wzrostu, kwiatostan przedłużeniem łodygi — i szybkie wtedy obumarcie rośliny,
 - ++ monopodium pozorne: sympodium jednoosiowe — główny wierzchołek wzrostu po zróżnicowaniu pewnej liczby liści przechodzi w kwiatostan, z kolei uaktywnia się najbardziej pod nim leżący pączek kątowy i powtarza się ta sama sekwencja — (przykładem pęd ziemniaka),
- wieloosiowe — z dominującą osią główną (łodyga rozgałęziona)
 - +++ (rodzaj wariantu typu +) : oś główna z wierzchołkiem wzrostu przechodząca w kwiatostan (lub w kwiat) — wówczas zaczynają się rozwijać pączki kątowe w odgałęzienia boczne — pączki, które u + albo w początkowej fazie wzrostu osiowego, dzięki silnej dominacji apikalnej znajdowały się w spoczynku (z roślin uprawnych rzepak, tytoń, len, konopie),
 - ++++ główny wierzchołek wzrostu różnicuje się wyłącznie wegetatywnie, kwiatostany tylko z pączków kątowych (np. bobik, groch),
- bez dominującej osi głównej — najczęściej rozeta — i rozwijających się kilka pędów kątowych,
- wiele pędów równorzędnych (źdźbeł) = charakterystyczne np. dla traw kępkowych.

Przedstawiony tu typologiczny opis modeli, które nazwałem „czasowym” i „przestrzennym” u rośliny żywej realizują się współrzędnie w ciągu procesu rozwojowego. Efektem jest tu to, co moglibyśmy nazwać fazowo zmiennym habitusem danej rośliny. Czynnikiem, który ma zasadniczy wpływ na ów habitus — sylwetkę danej rośliny — jest rozmieszcze-

nie, liczba aktywnych wierzchołków wzrostu i nazwijmy to tak „wyraz”, „charakter” jaki przybiera ta aktywność.

Jak wiadomo, utrzymywanie się merystemów zorganizowanych w wierzchołki wzrostu sprawia, iż rośliny w przeciwieństwie do zwierząt są organizmami otwartymi. Stopień jednak tej „otwartości” jest bardzo różny i zależy od:

- liczby aktywnych równocześnie wierzchołków wzrostu czy też czasowej sekwencji ich uaktywniania się,
- od tego kiedy i czy wszystkie aktywne wierzchołki wzrostu na roślinie przechodzą z wegetatywnego na generatywny kierunek różnicowania, czy też część różnicuje się nadal wegetatywnie lub też dopiero uaktywnia się w momencie, gdy np. główny czy też więcej wierzchołków wzrostu aktywnych poprzednio wegetatywnie zaczyna rozwijać kwiat (lub kwiatostan).

Ściśle monopodialne — jednoosiowe rośliny mają tylko jeden aktywny wierzchołek wzrostu, zmiana kierunku różnicowania z wegetatywnego na generatywny, łączy się u nich z wejściem na nieodwracalną już i przyspieszającą się w miarę kwitnienia drogę starzenia i śmierci. U innych roślin (rzepak) aktywnych może być więcej niż jeden wierzchołek wzrostu, wszystkie one jednak kolejno zmieniają kierunek różnicowania z wegetatywnego na generatywny. Innym typem, o ile chodzi o „działalność” wierzchołków wzrostu byłyby tu rośliny, u których główny wierzchołek wzrostu nie zmienia kierunku różnicowania i pozostaje do końca życia rośliny na etapie wegetatywnego różnicowania (przykładem groch). Najniższe kątowe wierzchołki wzrostu, różnicują się wyłącznie wegetatywnie — wyższe generatywnie. U typowych roślin polikarpicznych utrzymuje się stan, w którym zawsze tylko część wierzchołków wzrostu rozwija się w kwiaty (inne pozostają na etapie wegetatywnego różnicowania) występują tu cykliczne zmiany aktywności różnicująco-wzrostowej i spoczynku.

Przyporządkowanie danej rośliny do danego „modelu” nie wystarczy naturalnie dla jej dokładnego opisu. Musimy tu brać pod uwagę zarówno szereg i to nieraz drobnych cech morfologicznych jak i właściwości ekofizjologicznych. Ta szczegółowa klasyfikacja powinna brać pod uwagę stopień stałości poszczególnych cech wyróżniając cechy stałe z jednej, a fluktuujące z drugiej strony, przy ocenie stopnia fluktuacji — uwzględniając oba rodzaje zmienności — ontogenetyczną i modyfikacyjną.

W ogólnym zarysie podaję próbną klasyfikację cech morfologicznych.

Klasyfikacja cech powinna brać pod uwagę stopień stałości, a więc niejako stopień autonomii (i skalę fluktuacyjną ale z uwzględnieniem obu rodzajów zmienności — ontogenetycznej i modyfikacyjnej ¹⁾).

¹⁾ trzeci rodzaj zmienności — genetycznej — istotny w analizie populacyjnej — nie uwzględniono tu z uwagi na odniesienie do „integronu” indywidualnego — a więc jednostkowego.

Cechy stałe

Cechy stałe są stosunkowo najmniej liczne. Z cech morfologicznych można wymienić: ustawienie liści, kształt, (u części roślin podlega jednak zmienności ontogenetycznej), liczba liści (u niektórych roślin), budowa kwiatu, barwa korony, struktura kwiatostanu, budowa, kształt, zasadnicza wielkość owoców i nasion, budowa korzenia i typy korzenia. Ogólna przestrzenna struktura rośliny (monopodialna, sympodialna, stopień rozgałęzienia).

Cechy stałe ontogenetyczne. Rytm rozwojowy — mono — lub polikarpia (ale u niektórych roślin stała jedynie w ramach naturalnej zmienności warunków środowiska).

Sekwencja faz rozwojowych. Zasadniczy typ reakcji fotoperiodycznej i termicznej. Ogólna długość życia. Liczba aktywnych wierzchołków wzrostu i stopień dominacji apikalnej. Cykliczna zmienność aktywności (obecność okresów spoczynkowych). Ekologiczne typy przystosowawcze (kseryczny, mezofilny, hydrofilny). Chemizm fotosyntezy. Liść — zmienność kształtu (heteroblastia) i wielkość na osi wzrostu (osi czasu), równoległe zachodzą zmiany w intensywności fotosyntezy, D i reaktywności na bodźce fotoperiodyczne (stopień nasilenia różny u różnych gatunków aż do \pm neutralności).

Rozwój generatywny — czas i warunki indukcji generatywnej — sekwencja rozwojowa organów kwiatowych w zależności od regulacji hormonalnej. Relacje liczby kwiatów — owoców — nasion i wpływ od regulacji hormonalnych.

Cykl rozwojowy — pąki kątowe rozwinięte w różnym czasie i w różnych miejscach mają różne quanta ilościowe określonych czynników zewnętrznych dla wyjścia ze stanu spoczynku czy, przejścia z wegetatywnej aktywności wierzchołka wzrostu na generatywny.

Cechy modyfikujące się

Fazy — długość fazy wegetatywnej, czas i obfitość kwitnienia, tempo starzenia się.

Organa wegetatywne — łodyga: długość międzywęzli i ich ilość (u roślin o niezdeterminowanej liczbie liści), wysokość roślin; liść: ilość, wielkość, stopień wzajemnego zacieniania, odcienie barwy, szybkość starzenia się.

Organa generatywne — obfitość kwitnienia, relacje między ilością osadzonych zawiązków — owoców — nasion — kwiatów.

Cykl rozwojowy długość faz, szybkość starzenia i dojrzewania, związek między temperaturą (wysokość i wahania) a długością jaryzacji.

Morfologiczne zmiany habitusu

Główne czynniki modyfikujące — woda, światło (natężenie, barwa), temperatura, pokarm mineralny, siła ciężkości, siła wiatru, obecnie coraz częściej różnego rodzaju zanieczyszczenia chemiczne wody i powietrza, czynniki patogenne.

Przedstawione tu zestawienie cech czy właściwości w podziale na charakter ich stałości względnie zmienności nie jest w pełni wyczerpujący. Traktuję go raczej jako rodzaj zarysu, a niektóre myśli są tu podane w postaci niewątpliwie skrótu myślowego. Nie ulega przy tym wątpliwości, że szeregi zmienności mają najczęściej jednocześnie swój wyraz ontogenetyczny i modyfikacyjny. Przykładem: u różnych motylkowych pierwsze kwiaty formują się dopiero z pąków pachwinowych na pewnej wysokości. Sam fakt iż najniższe pączki kątowe różnicują się wyłącznie wegetatywnie niezależnie od warunków, a wyższe generatywnie wyraża zmienność czasową na osi wzrostu. Natomiast przekonano się, że działając dłużej niższymi temperaturami można spowodować w pewnych granicach obniżenie tzw. węzła zakwitania — w ramach pewnej strefy — na osi wzrostu kierunek rozwojowy pączka kąтового — w zależności od warunków byłby wegetatywny lub generatywny.

Innym dobrym i ładnym przykładem byłyby „okresy” spoczynkowe. Zjawisko cykli większej i mniejszej aktywności jest zakodowaną cechą rozwojową o różnym jedynie stopniu nasilenia. Dobrze stosunkowo zbadane są np. okresy spoczynkowe nasion czy bulw. Okres ten ma fazę tzw. spoczynku absolutnego oraz względnego. W pierwszej — umieszczenie nasion czy bulw w warunkach korzystnych dla kiełkowania nie daje efektu. Dopiero — po różnym zresztą gatunkowo (odmianowo) i różnym w zależności od warunków czasie — nasiona czy budowy osiągną stan fizjologiczny „gotowości kiełkowania” wówczas kiełkują o ile istnieją warunki do kiełkowania — wilgotnościowe, termiczne, świetlne (lub braku światła) dostęp tlenu. Jeżeli tych warunków brak trwa dalej spoczynek względny.

Wchodzenie, wychodzenie i czas trwania pierwszej fazy (L) głębokiego fizjologicznego spoczynku podlegają w pierwszym rzędzie regulacji hormonalnej¹⁾. Jednak np. temperatura czy wilgotność może i w tym okresie modyfikować głębokość czy czas trwania fizjologicznego spoczynku.

¹⁾ u ziemniaka np. poznane są stosunkowo dobrze etapy wchodzenia czy wychodzenia z okresu spoczynkowego. W fazie wchodzenia notuje się zanikanie aktywatorów (GA — podobnych substancji) a wzrost inhibitorów (ABA), a proces odwrotny w okresie wychodzenia ze spoczynku (Bielińska M., Białek K. 1972). Naturalnie iż nie eliminuje to pytania, czy owe zmiany nie są przyczyną ale skutkiem lub też procesem równoległym. Na pytanie to nia ma na razie odpowiedzi. Przyjęcie, iż przyczyną — wydaje się być hipotezą bardziej prawdopodobną i wygodniejszą.

Faza spoczynku względnego w całości mieści się w ramach zmienności modyfikacyjnej. Przykładem znana choćby wysoka korelacja między szybkością kiełkowania a temperaturą.

Innym przykładem tym razem zmienności ontogenetycznej byłyby u tegoż ziemniaka wahania dominacji apikalnej w zależności od wieku fizjologicznego bulwy z jednej a ukończenia spoczynku fizjologicznego z drugiej strony.

Tak powszechnie obserwowane różnice w habitusie roślin (jednowierzchołkowych) rosnących w różnych warunkach są typowym obrazem zmienności modyfikacyjnej. Wystarczy uprzytomnić sobie habitus rośliny rosnącej w warunkach częstych niedoborów wilgotności glebowej i niedostatku składników mineralnych z roślinami ze stanowisk wilgotnych i nawożonych. Wyraźnie uchwytnie są tu różnice w wysokości, w wielkości i barwie liści, ogólnej długości życia i długości faz, obfitości kwitnienia. Można tu od razu zanotować dwie obserwacje: pierwsza, iż u wielu roślin (o skończonej fazie wzrostu) liczba liści w obu wypadkach pozostaje ta sama (np. zboże), a różnice tkwią w wielkości liści i długości ich życia i druga, iż stopień wzajemnego zacieniania w warunkach wysokiej wilgotności i nawożenia azotowego jest większy — stąd aczkolwiek NAR jest wyższy niż w wypadku roślin ze stanowisk ubogich — to różnice te wykazują niższą korelację z powierzchnią liści niż u roślin z gorszych stanowisk.

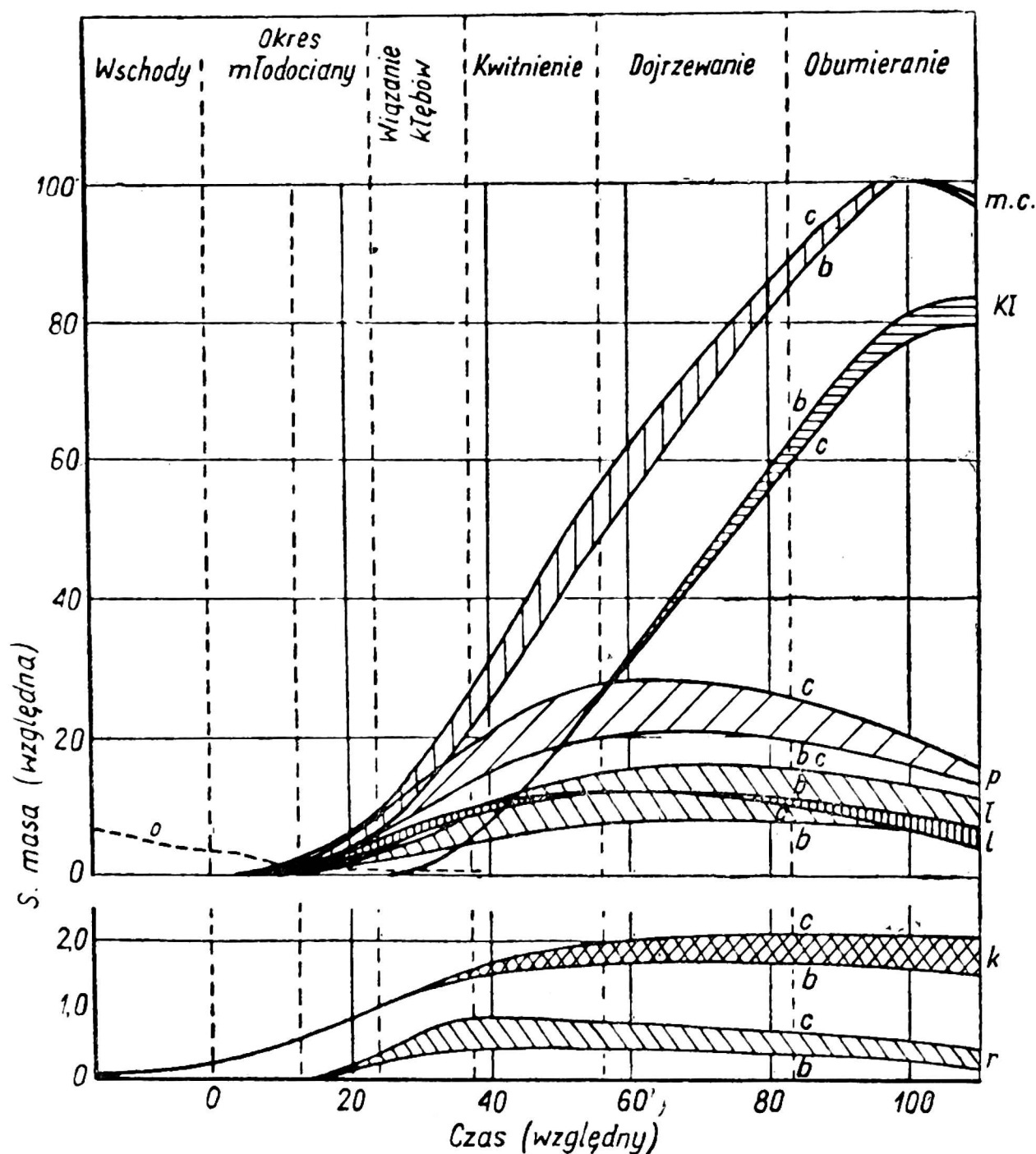
I ostatnia uwaga — ekologiczne typy przystosowawcze wymieniłem w zespole „cech \pm stałych” — chodzi tu zarówno o ogólny pokrój tych roślin jak i o cechy i właściwości szczegółowe np. liście hygrofitów czy roślin ceniolubnych mają blaszki cieńsze, większe, nagie; kserofitów — owłosione, szorstkie, mniejsze, ustawione bardziej skośnie. Naturalnie, że w obrębie tych ekotypów można stwierdzić pewną skalę zmienności modyfikacyjnej. Jest ona naogół największa u mezofitów.

Modele roślin uprawnych mogą być konstruowane z różnych punktów widzenia, mają one jednak zawierać informacje związane bezpośrednio z produktywnością:

a) opis typologiczny oparty jest naturalnie o ten sam poprzednio omówiony zespół cech morfologicznych i rozwojowych. Wszędzie tam, gdzie organa plonowania są równocześnie organami generatywnymi potrzebna jest znajomość optymalnych i krytycznych warunków dla inicjacji generatywnej i wzrostu organów generatywnych, owoców, nasienia, wpływu hormonów i ich relacji jak i modyfikacyjnych oddziaływań na te procesy ze strony makro- czy mikroelementów;

b) dynamiką procesów wzrostowych i gromadzenia suchej masy, a więc równolegle konieczna byłaby znajomość:

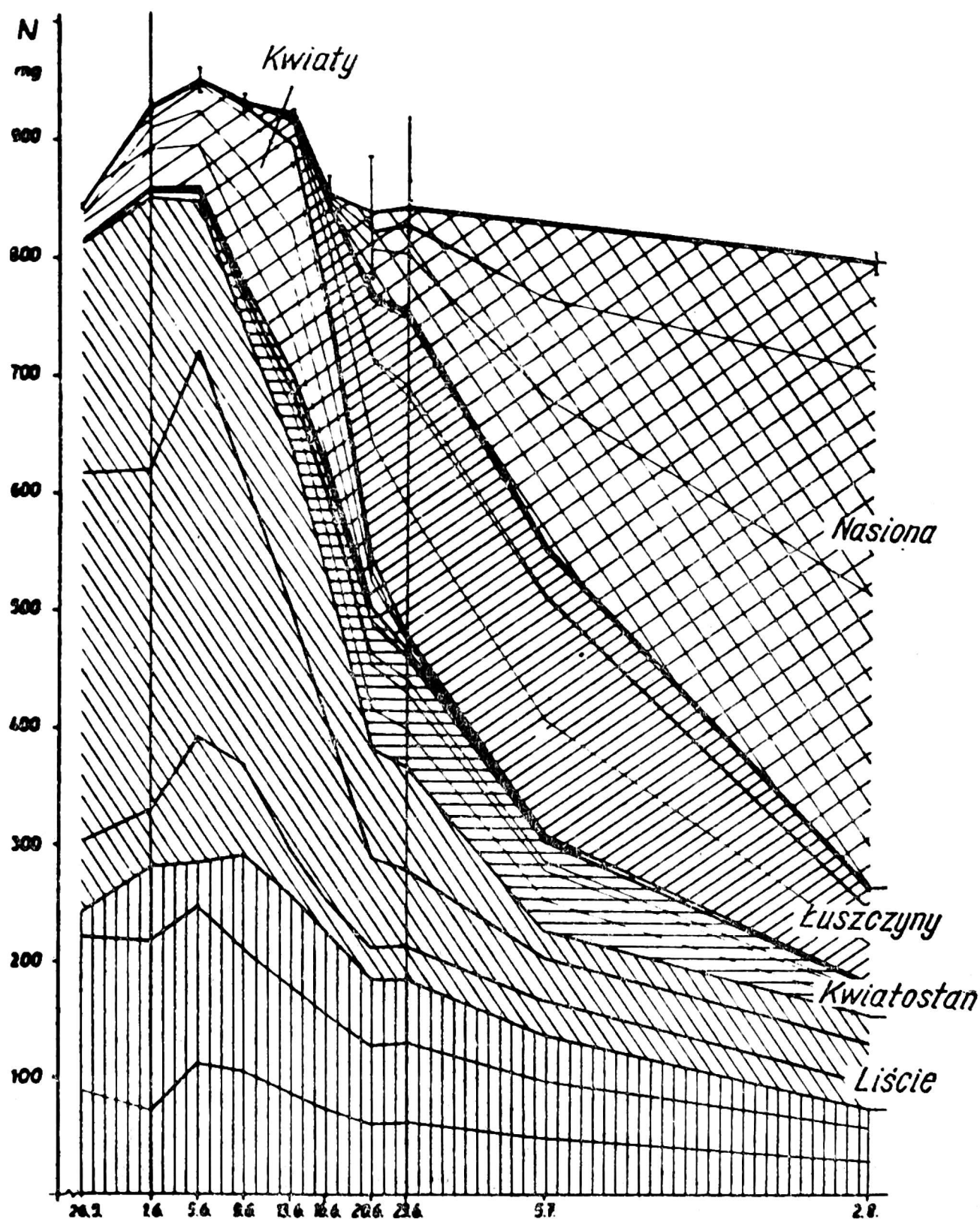
— dynamiki wzrostu suchej masy i dróg przemieszczania się jej w obrębie rośliny w ciągu ontogenezy, czyli inaczej mówiąc — znajomości zmian w absolutnej i względnej zawartości suchej masy w poszczególnych organach z oceną końcowej akumulacji w organach. Łączy się to z bardzo istotnym pytaniem a mianowicie — w jakim stopniu przemieszczania te podlegają wewnętrznej regulacji i są zaprogramowane a w jakich granicach są przesuwalne przy optymalizacji warunków rozwoju roślin,



Rys. 1. Zmiany zawartości suchej masy w poszczególnych organach ziemniaka w ciągu ontogenezy (wg Raeubora i Engla, 1963): o — bulwa macierzysta, b — odmiany wczesne, c — odmiany późne, m.c. — masa całkowita, kl — kłęby, p — pędy, l — łodygi, l — liście, k — korzenie, r — rozłogi

- (intensywności procesów wzrostowych całej rośliny i jej poszczególnych organów,
- i po trzecie znajomości relacji między przyrostem suchej masy a intensywnością procesów wzrostowych.

Pytanie znów bardzo istotne z rolniczego punktu widzenia i to przede



Rys. 2. Kierunek przemieszczania się substancji azotowych u *Sinapis alba* w czasie między początkiem kwitnienia a dojrzewania (wg Schillinga)

wszystkim wówczas, gdy bierze się pod uwagę oddziaływanie czynników intensyfikujących produkcję jak nawożenie, przede wszystkim azotowe, wodę i interakcję obu tych czynników.

Część postulowanych tu informacji daje nam tzw. „analiza wzrostu”, a więc wielokrotna w ciągu rozwoju analiza zmian ogólnej i suchej masy całej rośliny i w poszczególnych organach.

Tego typu modele (rys. 1 i 2) szczególnie jeśli robione są w różnych układach siedliskowych — są bardzo cenne. Informują one bowiem o procesach akumulacji i przemieszczania, a więc i o czasie i intensywności gromadzenia suchej masy w organach plonowania i o tym i czy i na ile mogą zachodzić wahania zarówno zawartości suchej masy jak i w trendzie jej przemieszczania się w ciągu ontogenezy, w różnych warunkach siedliska — czy pod wpływem tych czy innych czynników zewnętrznych.

Modele więc rolniczo ujęte mogłyby być konstruowane z dwojakiego punktu widzenia:

a) pod kątem założenia, że organizm będąc całością podlega wewnętrznym korelacjom, a stąd i „plon” (pojemność organów plonowania) podlega regulacjom całościowym organizmu, nie może więc być dowolnie przesuwalny i to niezależnie od warunków rozwoju rośliny,

b) pod kątem analizy odkształceń w „modelu” idealnym (a więc odpowiadającym warunkom optymalnym) w wyniku tego, że roślina w warunkach naturalnych pracuje w warunkach nieoptymalnych.

Na modelu można analizować i trzeba efekty różnego rodzaju częściowej regulacji.

Patrząc na rośliny od obu wymienionych tu układów modelowych można by uzyskiwać odpowiedzi odnośnie stopnia możliwości regulacji wysokości plonowania danego biotypu.

Nie są to sformułowania zbyt teoretyczne, gdyż niezależnie od tego, że powinno się dążyć aby dany uprawny biotyp „pracował” na możliwie wysokim poziomie swej sprawności produkcyjnej — to otrzymane tu informacje związane są z pytaniem o opłacalności nakładów na środki produkcji względnie o granicach tej opłacalności.

Wspomniałem poprzednio, że w polowych doświadczeniach rolniczych (podobnie jak w produkcji) wysokość plonu odnoszona jest do powierzchni. Jak wiemy z wielu obserwacji, najwyższe plony z rośliny pojedynczo wziętej leżą przy rozmieszczeniu roślin na powierzchni znacznie rzadszej niż ta, która da najwyższy plon w stosunku do powierzchni daną rośliną obsianą. Inaczej mówiąc optymalne plony z powierzchni i z rośliny mają różne wartości.

Konstruując modele produktywności danej rośliny potrzeba szeregu informacji, które uzyskać można jedynie na drodze analizy osobniczej. Naturalnie, że w konkretnych doświadczeniach operujemy zawsze jakimiś

„zbiorami” — indywiduów. Przy tych szczegółowych analizach najczęściej będzie to zbiór nieduży. Wynik odnosimy do średniej.

Stąd zależnie od pytania modele powstawać mogą w oparciu o wartości będące średnimi z analiz pojedynczych roślin, z drugiej strony ponieważ — najczęstszym w rolnictwie jest odnoszenie plonu do powierzchni — w opracowaniach modelowych również z tego faktu należy wyciągać wnioski.

Jest to właściwie rzecz sama przez się zrozumiała, niemniej wydało mi się rzeczą słuszną jej przypomnienie. Stąd inne często wartości dla poszczególnych elementów informacji modelowej możemy otrzymać w zależności od tego z jakich warunków przestrzennego rozmieszczenia i kiedy będą brane rośliny do indywidualnej, osobniczej analizy, jak i z drugiej strony, analogiczne wartości np. końcowej akumulacji suchej masy, możemy otrzymać przy różnym zagęszczeniu powierzchniowym roślin. Wyobraźmy sobie np. populację, którą cechuje rozwój masy liściowej, a więc która szybko pokrywa powierzchnię i drugą o znacznie wolniejszym rozwoju. Nieproduktywne straty energii słonecznej w pierwszej populacji będą mniejsze na początku, natomiast potem, dzięki silniejszemu a trwającemu przez dłuższy czas większemu zacienieniu NAR silniej się obniży. U drugiej populacji odwrotnie — straty początkowe energii słonecznej będą większe, ale zacienienie będzie rosnać słabiej. Końcowa akumulacja suchej masy może być ta sama u obu populacji mimo innego rytmu rozwoju liści.

Przy układach przestrzennej oceny wchodzi w grę czynnik konkurencji między roślinami i to zarówno w zbiorach jedno jak i wielogatunkowych (w tym drugim przypadku może dodatkowo działać jeszcze czynnik alelopatii). Badań w zakresie alelopatii, a co dziwnego jeszcze bardziej w dziedzinie konkurencji jest wciąż bardzo mało. Przykładowo chciałbym tu wspomnieć o jednym z bardziej ciekawych a mało zbadanych problemów. Mam tu na myśli następujący ciąg analityczny:

— liczba ziarn kiełkujących w szalkach przy różnym zagęszczeniu → liczba ziarn wysianych w stosunku do określonej powierzchni (ewentualnie z uwzględnieniem różnej gładkości) → liczba kiełkujących ziarn → liczba roślin w poszczególnych fazach rozwojowych → liczba roślin przy zbiorze. Wypadanie roślin na kolejnych etapach, aż do zbioru niewątpliwie jest procesem o typie konkurencji, ale bardziej złożonym niż to się przypuszcza, a czynniki segregujące nie ograniczają się tu do konkurencji o makroelementy (woda, składniki pokarmowe, światło). Coś niie coś wiedzą o tym leśnicy, znakomity i w dużej mierze zapomniany dzisiaj, badacz jakim był Paczoski, widział tu pewne elementy jakby równowagi „socjalnej”. I chyba słusznie, mimo iż nie bardzo moglibyśmy to ściśle określić.

Oba odniesienia — „do rośliny” i „do zbioru” są to różne podejścia, każde z nich ma swoje strefy właściwych odpowiedzi. Analizę rozwijania programu ontogenezy łącznie z pytaniami o kształtowaniu się elementów produktywności przeważnie powinno się opierać o analizę osobniczą. W ujęciu przestrzennym osobnik jest „zdarzeniem”, znakiem w danej klasie szeregu zmienności. W uzupełnieniu tych uwag o plonie optymalnym i o różnicy między plonem optymalnym z rośliny, a plonem optymalnym z powierzchni można by dodać, że na wartość plonów optymalnych mogą wpływać również stosowane metody uprawowe. Przede wszystkim można by tu wymienić niektóre konsekwencje wynikające z mechanizacji¹⁾. Stosowanie maszyn ciężkich może dać w efekcie ujemne odkształcenia stosunków glebowych, co może się odbić na rozwoju roślin. Również różne zabiegi chemizacyjne ułatwiające pracę (np. herbicydy) mogą dawać pewne skutki następne, trudno nieraz uchwytne. Niektóre z nich rozkładają się szybciej, niektóre wolniej, byłoby chyba jeszcze rzeczą przedwczesną gdybyśmy twierdzili, iż przy dłuższym ich używaniu nie dojdzie do wystąpienia pewnych zjawisk ujemnych jak zmiany w metabolizmie czy nawet kumulowanie się pozostałości. Wreszcie uproszczenie zmianowań może również dać po dłuższym czasie pewne efekty ujemne. W tych wszystkich wypadkach efektem może być to, że plon optymalny uzyskiwany w warunkach pełnej regulacji polowo-produkcyjnej będzie niższy od obserwowanego w doświadczeniach przy nieco innej technologii. To obniżenie może jednak znajdować swe uzasadnienie w racjach natury ekonomicznej czy w wydajności pracy przy jednoczesnym zmniejszeniu wysiłku rolnika a więc, aby tak rzec być humanistycznie uzasadnionym.

III

Jak już zaznaczyłem, analiza fizjologicznych procesów plonowania powinna być rozpatrywana od strony produktywności fotosyntezy i z drugiej od strony akumulacji tych produktów w organach plonowania i rozwojowych procesów tychże organów. Ponieważ zaś główne organy aktywności fotosyntezy, pobierania wody i substancji mineralnych a miejsca akumulacji w organach będących plonem — są przestrzennie rozdzielone więc aktualny jest układ „donor” — drogi przemieszczania — „receptor” — które w całości ujęte dają układ regulujący i sterujący plonowaniem.

Wspomniałem, że historycznie najstarsze było podejście od strony produktywności fotosyntezy, w zależności od rozwoju i aktywności liści, zmian ich powierzchni na roślinie i ustawienia na osi wzrostu. W warunkach polowych stopień w jakim liście mogą realizować swe potencjalne możliwości fotosyntetyzujące zależy od czynników zewnętrznych, jak

¹⁾ Wł. Byszewski, J. Haman — Maszyna — gleba — roślina. PWN (w druku).

mineralne odżywianie, bilans wodny, stopień uszkodzenia przez patogeny i inne czynniki środowiskowe, z drugiej zaś strony od wieku rośliny, wieku liści, stopnia zacieniania się liści. Wpływ jaki wywierają wymienione czynniki na wzrost i powierzchnie liściowe z jednej, a na zawartość suchej masy z drugiej strony analizowany był w wielu doświadczeniach. Stwierdzono powszechnie, iż w pewnych granicach, różnych w zależności od współdziałania różnych czynników i fazy rozwojowej, jak i od gatunku, występuje korelacja między powierzchnią liściową, a suchą masą całej rośliny. Natomiast efekty przeliczane w stosunku do wyników plonu uzyskanego bywały różne, a w każdym razie szerokość przedziału, w którym stwierdzano korelację dodatnią między plonem a powierzchnią liści była węższa niż wówczas, gdy odnoszono ją do całej rośliny. Podobne wyniki różnych doświadczeń z zacienianiem czasowym części liści czy też z częściową defoliacją wskazywały, że nawet większe zmiany powierzchni asymilacyjnej nie odbijały się ujemnie na plonie, a w każdym bądź razie w mniejszym stopniu niż gdyby istniały tak proste jak to niegdyś sądzono zależności między powierzchnią asymilacyjną a suchą masą. Ten brak równoległości między powierzchnią asymilującą, NAR, a plonem można tłumaczyć w rozmaity sposób i rzeczywiście istnieje tu kilka hipotez. Jedną z nich jest hipoteza ostatnio szczególnie podkreślana przez Bremnera (1972), a mówiąca o tym, że nawet w warunkach nieoptymalnych „podaż” asymilatów przekracza na ogół „zapotrzebowanie” jeśli idzie o organy plonowania. Bremner wnioski swe oparł na wynikach doświadczeń z zacienianiem i defoliacją u zbóż zastosowanymi w dwa tygodnie po zapłodnieniu. Obserwowany spadek suchej masy ziarna był w tych warunkach procentowo mniejszy niż spadki przyrostu suchej masy, które miały miejsce w innych częściach roślin. Z porównania z roślinami kontrolnymi wynikało, że te ostatnie syntetyzowały około 1/3 węglowodanów więcej od tej ilości, jaka może być zakumulowana w ziarnie. Pamiętając, iż czasokres defoliacji względnie zacienienia w doświadczeniach Bremnera przypadł po zapłodnieniu, a więc w fazie ukończonego wzrostu i przekroczeniu maksimum aktywności liścia flagowego, a rosnącego „sinku” ku rozwijającym się ziarnom, można było sądzić, iż wyniki rzeczywiście wskazują na względny nadmiar asymilatów w stosunku do możliwości akumulacyjnych w ziarnie.

Może warto tu przytoczyć jeszcze kilka wyników innych doświadczeń. Birecka i inni (1967) stosując dodatkowe opóźnione dawki N uzyskała przedłużenie „D” liścia flagowego jęczmienia, niemniej nie zaobserwowano tu zwiększenia się akumulacji w ziarnie, natomiast zanotowano zwiększone oddychanie kłosa.

Następne obserwacje robiono na ziemniakach:

— przy późnym porażeniu fytophthorą, o ile zmniejszenie powierzchni

- aktywnej liści nie przekracza $\pm 30\%$, to nie obserwuje się na ogół spadku plonu (wg ustnej informacji dr Rutkiewiczowej),
- z doświadczeń Bireckiego i Roztropowicz (1956) nad zależnością plonu od wielkości asymilacyjnej wynikają przede wszystkim dwie interesujące informacje: po pierwsze, że tempo przyrostu ciężaru kłębów wzrasta w pewnych granicach z wielkością powierzchni asymilującej, ale granice te są znacznie szersze jeśli równocześnie wzrasta liczba łodyg, a więc podnosi się stosunek łodyg do liści. U roślin jedнопędowych szybkie zwiększanie się powierzchni liściowej nie daje efektu w plonie. Po drugie, że późne przyrosty powierzchni asymilującej nie mają już jakiegoś wyraźnego wpływu na plon. Obserwacja ta tłumaczyłaby brak efektu późnych dawek N na plon, a więc inaczej mówiąc brak efektu przedłużenia „D” liści jak i uintensywnienia wzrostu a więc i zwiększania się dalszego powierzchni liściowej,
 - również w doświadczeniach Fotymy M. i Kaczorek S., Fotymy E. (13) na późnej odmianie Uran, zwiększone ale opóźnione dawki N dały intensyfikację wzrostu, podniesienie „D” i opóźnienie starzenia, niemniej nie zaobserwowano zmian w plonie, natomiast wzrosła sucha masa łodyg.

Ograniczam się do przytoczenia tych kilku wyników — sądzą jednak, iż przykłady pozwalają na sformułowanie kilku hipotez o charakterze roboczym. Otóż niewątpliwie iż przytoczone tu wyniki, a szczególnie Bremnera, Bireckiej i Rutkiewicz mogą być interpretowane w ten sposób, iż istnieje w roślinie pewien nadmiar asymilatów ale dodajmy od razu, w stosunku do ilości akumulowanej w warunkach doświadczenia w plonie.

Naturalnie, że nie jest to regułą, ale na pewno ma miejsce często, z tym zastrzeżeniem, które wydaje się istotne, że owe nadmiary stają się szczególnie widoczne w nieco późniejszych fazach rozwojowych roślin, a więc na opadającym odcinku wielkiej krzywej wzrostu, gdy procesy wzrostowe zaczynają wygasać, a więc nie działa już tak intensywnie „sink” ku rosnącym młodym liściom i górnym międzywęzłom czy rozwijającym się pędom bocznym — to jeśli chodzi o ziemniak, a po ukończeniu wzrostu źdźbeł lub prawie ukończeniu, gdy chodzi o zboża.

Tu nasuwa się pytanie a właściwie dwa pytania? Pierwsze dotyczące się „nadmiaru” i drugie — czego odbiciem jest owa ograniczona zdolność organów akumulacji. „Nadmiar” zostaje użyty inaczej np. zmagazynowany w łodydze (13). Łodyga tu przy tym odgrywa rolę nie biernego „śpichrza” ale aktywnego regulatora (przykładem byłyby tu wyniki innych doświadczeń Bireckiej, w którym zwiększona akumulacja w źdźble jest czasowa — w okresie późniejszym ma tu miejsce szybsze przechodzenie z łodyg do ziarn), ów „nadmiar” może być również, jak w przytoczonych doświadczeniach z jęczmieniem, wyoddychany, a więc z rolniczo-ekono-

micznego punktu widzenia bezproduktywnie utracony. Co się tyczy drugiej części pytania to rozumowanie brzmiałoby tak: czy akumulacja w organach plonowania ma swe ograniczenia wynikające z korelacji całościowych czy strukturalnych indywiduum jak i mechanizmów regulacyjnych w samych organach będących plonem i w jakim stopniu podlegają te procesy manipulacjom z naszej strony? W tym miejscu dwie uwagi. Uwaga pierwsza: „uzyskany nadmiar” powstaje gdy porówna się syntezę z akumulacją w organach plonowania, zależy więc i od warunków rozwoju tychże organów. Nadmiar jest więc względny. Uwaga druga: to ta, iż owe relacje między „donorem” a „receptorem” będą różnić się w jakiś zasadniczy sposób od siebie w zależności od tego, czy „modelem” jest tu burak, ziemniak czy roślina zbożowa.

a) Burak — tu warto zacytować doświadczenie, które przeczytałem w jednym z podręczników radzieckich ale bez podania nazwiska autora. Chodzi tu o użycie jako zrazu liści z *B. cicla* na korzeniu z główką buraka cukrowego. Autor spodziewał się uzyskać przyrost suchej masy w korzeniu z racji wyraźnego zwiększenia powierzchni liści. Wynik jednak był ujemny, gdyż nie zaobserwował żadnych różnic w akumulacji suchej masy. Burak w pierwszym roku rozwoju jest układem dwuczłonowym — donator — receptor i to układem zamkniętym, korzeń ma czasowo ograniczony cykl wzrostu, pojemność więc tkanki śpichrzowej jest ograniczona.

b) Ziemniak — zacytuję tu interesujące wyniki doświadczeń Börgera i in. (1956). Kombinował on ze sobą drogą szczepienia odmiany niski i wysokoskrobiowe oraz o mniejszej i większej powierzchni liści (typ łodygowy i liściowy). W kombinacji pierwszej podkładka raz pochodziła od niskoskrobiowej o mniejszej powierzchni liściowej a zraz z obficie ulistnionej i wyżej skrobiowej i odwrotnie. W kombinacji drugiej obie odmiany były późne — jedna była wysokoskrobiowa, o średniej liczbie mniejszych bulw, druga niskoskrobiowa o mniejszej liczbie ale większych bulw (tab. 2).

Mateczna część stolonowa zachowała swój status skrobiowy, zwiększenie liści nie wywarło tu wpływu. Wynik przemawiałby za daleko posuniętą autonomicznością części stolonowej. Może się wydać tym dziwniejsze, że jak to wykazały prace Kumar i Wareing (17) determinacja kierunku rozwojowego pączka kątownego nie ma miejsca we wczesnych fazach rozwojowych i w ogóle jest labilna, tzn., że w warunkach polowych tuberyzacja jest procesem raczej krótszym, każdy pąk kątowny może wyrastać w stolon lub pęd ulistniony, co zależy od światła (i wilgotności), gdy chodzi o czynniki zewnętrzne, a od relacji auksynowo-cytokininowej przy mechanizmach regulacji hormonalnej. Obiektem były w tych badaniach sadzonki łodygowe. Na roślinie zintegrowanej strefa stolonowa jest wy-

Tabela 2

Niektóre wyniki doświadczeń ze szczepieniem stolonów ziemniaka różniących się ilością, wielkością bulw i % skrobi (wg Börgera i in.)

A) Klony wyjściowe: 463 — skrobia (średnio) wyższa, obfite ulistnienie, późny
Flava — niskoskrobiowa, słabiej ulistniona, śr. późna

Kombinacja		% skrobi	plon skrobi
zraz	podkładka		
463	× 463	17,3	212
Flava	× Flava	12,5	137
Flava	× 463	14,6	209
463	× Flava	13,6	161

B) Klony wyjściowe: 444 — skrobia (średnio) wyższa, bulwy małe, późny
Magna — niskoskrobiowa, duże bulwy, późny

Kombinacja		Bulwy				
zraz	podkładka	liczba	śr. ciężar	plon bulw	% skrobi	plon skrobi
444	× 444	20	40	1000	17,8	178
Magna	× Magna	13	81	1045	10,6	110
Magna	× 444	16	39	472	17,3	81
444	× Magna	15	72	1426	9,6	139

rażnie ograniczona można ją np. wysokim okopywaniem rozszerzyć, ale tylko do pewnych granic. W każdym razie krótszym od przedziału czasu, w którym tworzą się stolony. Liczba bulw jest mniejsza od liczby stolonów, a jeszcze mniejsza jest liczba bulw większych. Ta ostatnia wydaje się być dość stała odmianowo, w przeciwieństwie do liczby bulw. Obserwuje się również, iż na niektórych stolonach następuje resorpcja zainicjowanych bulw, wreszcie niektóre stolony nie tuberyzują w ogóle przestając również rosnać. Cała część „tuberyzująca” czy „stolonowa” ziemniaka jest również układem otwartym. Można by unąć, iż „graniczny” byłby stan tuberyzacji wszystkich stolonów, stan nie obserwowany również w bardzo korzystnych dla rozwoju ziemniaka warunkach. Całe to zagadnienie jest mało poznane, stąd obracamy się w ramach hipotez roboczych. Można by tu mieć na myśli, iż jest to rezultat stosunków konkurencyjnych i to różnych:

- konkurencji między partią stolonową, a innymi częściami ziemniaka łodyg i liści,
- konkurencji między stolonami,
- konkurencji między bulwami a ich inicjacji.

Oba a właściwie wszystkie trzy układy konkurencyjne mogą tu działać. Pewne światło na te zagadnienie mogą rzucić doświadczenia z resekcją bulw (24). Usunięcie bulw na samym początku ich rozwoju nie ma wyraźnego wpływu, w okresie późniejszym — stymuluje rozwój pędów bocznych i liści, wzrasta więc ich udział w suchej masie rośliny, z tym jednak, że sucha masa jest ogólnie niższa. Można by więc tu wnioskować o istnieniu konkurencji między „wzrostem”, a „akumulacją w bulwach”. Niestety nie ma w tej pracy danych o efekcie usunięcia bulw na wzrost stolonów.

W doświadczeniach wazonowych (zakładanych w styczniu i w maju) analizowaliśmy (A. Listowski i B. Lis-Kaczyńska w opracowaniu) rozwój poszczególnych stolonów i proces tuberyzacji. Otóż część stolonów rośnie krótko i potem wchodzi w okres długotrwałej nieraz stagnacji wzrostowej i w ogóle nie tuberyzuje. U innych również wcześniej rozwijających się obserwuje się początek tuberyzacji w postaci zahamowania wzrostu na długość i lekkiego zgrubienia, które następnie nie zwiększa się, a często odwrotnie — zanika. Tylko więc część stolonów normalnie tuberyzuje z tym, że ich rytm wzrostu jest różny — ciągły lub nieciągły — dwa okresy rośnięcia przedzielone okresem stagnacji. W serii założonej w styczniu, gdy na skutek niższego natężenia światła pędy wyciągnęły się i bardzo szybko rosły na długość obserwowaliśmy, iż nowe stolony zaczynają się intensywnie wytwarzać w czasie, gdy pęd zaczął się starzeć.

Te stolony są krótkie i szybko tuberyzują w czasie kalendarzowo niewiele tylko późniejszym od czasu tuberyzacji stolonów, które zaczęły się rozwijać od samego początku.

W różnych doświadczeniach, również naszych obserwowano, iż retardant CCC przyspiesza tuberyzację (przede wszystkim u odmian wczesnych). Przyczyną lub jedną z przyczyn byłoby to, iż CCC hamuje wzrost łodygi i oddziałuje na dystrybucję asymilatów pomiędzy poszczególne organa zwiększając odpływ ku korzeniom i stonom.

Przemawiałoby to zarówno za istnieniem pewnej konkurencji między pędem a rozwojem stolonów ale wyraźniejszej dopiero w warunkach szczególnie intensyfikującej wzrost. Niezależnie od tego wydaje się że, w normalnych warunkach polowych przy normalnym rozwoju liści i stolonów konkurencja ta jest niewielka. Wskazywałyby na to wyniki (nieogłoszone) doświadczeń przeprowadzonych w warunkach polowych, w których usuwanie kwiatostanów i rosnących intensywnie młodych liści

nie miało wpływu na plon. Być może, iż rzeczywiście mamy często do czynienia z pewnym nadmiarem asymilatów albo że w miarę starzenia się (a tuberyzacja byłaby pierwszym objawem starzenia się) asymilaty kierują się głównie ku dołowi, wzrost zaś ulega zwolnieniu i wreszcie zahamowaniu.

Z cytowanych już poprzednio doświadczeń Fotymów i Kaczorek (1971) zdaje się wynikać, że w warunkach, w których wzrost ulega przedłużeniu, a tym samym i rozwój liści i „D”, powstają nadmiary asymilatów, które odkładane w łodydze nie schodzą do bulw, nie byłoby tu więc konkurencji między „strefą stolonową” a „pędem”.

Reasumując można sądzić, iż układy konkurujące między „pędem” a „strefą stolonową-bulwową” mogą wystąpić, ale że nie zawsze występują i nie w każdej fazie — zanikają zaś zupełnie, prawdopodobnie w okresie pełnego kwitnienia lub przekwitania.

Czy istnieje konkurencja między stolonami — chyba tak, świadczą o tym fakty zaniku zapoczątkowanej już tuberyzacji. Wykazanie ściśle istnienia tej konkurencji w doświadczeniu jest możliwe ale trudne. Mówiąc o konkurencji mam na myśli konkurencję o makroskładniki — przede wszystkim węglowodany. Otóż wydaje się, że można uznać za pewne, że podobnie jak przy determinacji kierunku rozwoju pączka kątownego (stolon czy pąk liściowy) decydują relacje hormonalne, tak samo inicjacja tuberyzacyjna jest hormonalnie indukowana i że w tej indukcji wyróżnić można dwa procesy — zahamowanie wzrostu na długość stolonu, a więc represja merystemu terminalnego, a z drugiej derepresja tych części merystemu, których komórki zaczynają się dzielić stycznie — a więc rozpoczyna się grubienie. Węglowodany i ich „dopływ” może odgrywać rolę dopiero w następnym okresie — wzrostu zawiązanych bulw i wtedy dopiero mogą wystąpić układy konkurencyjne między stolonami.

Z drugiej strony jeśli przyjąć, a wydaje się iż tak często bywa, istnienie nadmiaru asymilatów — to należy również przyjąć istnienie „barier”, a więc mechanizmu regulacji leżącego w łodydze, albo że już w obrębie systemu stolonów ma miejsce nierównomierność w rozdziale asymilatów.

Stolony byłyby równopotencjalne, ale drobne nieraz różnice w ich wzroście, czy w ich umiejscowieniu — w wyniku czego dopływ do nich makroelementów będzie się na początku tylko nieznacznie różnił — stać się może źródłem nierówności szans między poszczególnymi stolonami, które będą się stale pogłębiać w miarę rozwoju. Można więc sądzić, że ostatecznie o „plonie” decydują tu złożone interakcje konkurencji między stolonową strefą a pędem, regulująca rola łodygi i nierównomierność szans rozwojowych między stolonami.

Roślina ziemniaka w przeciwieństwie do buraka przedstawiałaby sobą

„model” otwarty, strefa stolonowa jest na roślinie *in vivo* ograniczona (choć w swej szerokości podlegająca modyfikacji), liczba stolonów może być różna. Przy tym istnieje większy lub mniejszy nie mniej zawsze wyraźny przedział między liczbą stolonów a liczbą stolonów z inicjacją tuberyzacyjną, dalej z inicjacją i z dalszym rozwojem bulw, wreszcie wielkość bulw wykazuje odmianowo nieraz dalej idący stopień stabilizacji. Nie jest rzeczą jasną, na ile te różnice — są wynikiem konkurencji o makroskładniki, na ile podlegają hormonalnej regulacji a więc są ontogenetycznie zaprogramowane na wczesnym etapie różnicowania.

c) Zboże — plon rośliny zbożowej (powierzchni) zależy jak wiadomo od ukłosa (liczby kłosów na roślinie czy powierzchni), liczby ziarn w kłosie, ciężaru ziarn. Ograniczony stopień krzewienia wydaje się być adaptacją przystosowawczą, utrwaloną selekcyjnie przez człowieka. Jak wiadomo produktywność kłosa na źdźble głównym jest największa, pierwsze kłosa boczne mogą się jeszcze w korzystnych warunkach zbliżyć do produktywności kłosa głównego, następne nawet wówczas dadzą plony niższe — częściej zatrzymują się w rozwoju (niedogony) i nieraz szybko obumierają.

Przyjmując tu umownie roślinę o jednym kłosie — jako typ rozwojowy jest to „model” o ograniczonej liczbie liści, jednym aktywnym stożku wzrostu, z którego po indukcji generatywnej rozwija się kłos i organa generatywne, z początku różnicują się kłoski następnie kwiatki w kłosku — z kolei ma miejsce różnicowanie się i wzrost poszczególnych części kwiatka — po wykształceniu się ♀ i ♂ gamet dochodzi do zapylenia i rozwoju ziarna. Liczba i ciężar ziarna z kłosa stanowią dwa następne po ukłoseniu elementy struktury plonu. Liczba kłosków płodnych jest z reguły niższa od ogólnej ich liczby.

Wynikiem stressowych warunków np. suszy jest przede wszystkim zwiększenie się liczby kłosów płonnych u nasady i u wierzchołka kłosa. Kłoski środkowe pozostają płodne, przy czym ciężar ziarn w środkowej części kłosa ulega najmniejszym stosunkowo wahaniom. Świadczy to o tym, iż środkowe partie kłosa są najlepiej zaopatrzone w węglowodany, wodę i substancje mineralne. Liczba kłosków płonnych w kłosie mówi o stopniu odchylenia się warunków od optimum — w modelu teoretycznie optymalnym wszystkie kłoski powinny być płodne. Analizując liczbę ziarn w kłosku stwierdza się z kolei, że liczba ziarn jest mniejsza od liczby rozwiniętych kwiatków, a tych mniejsza od liczby zawiązków kwiatków. Znow teoretycznie liczba ziarn powinna odpowiadać liczbie zawiązków kwiatowych — różnica byłaby miarą odchylenia od optimum warunków.

Szersze światło na to zagadnienie rzucają prace Evansa i wsp. (10, 11) i dalej prace Langera i Hanifa (18). W kłosach — zwłaszcza w

środkowej części kłosa u badanych odmian pszenicy znaleziono 9,0 średnio zawiązków kwiatów. Manipulując różnym poziomem nawożenia i różną długością dnia stwierdzono, że liczba zawiązków pozostaje ta sama, natomiast maksimum utworzonych ziarn (w najlepszej kombinacji) nie przekracza 4. Zawiązki zaś od 5 do 9 degenerują na różnych etapach rozwojowych kwiatu.

Według Evansa i in. (1972) obecność aktywnych zalążków w kwiatkach bazalnych hamuje rozwój kwiatków i osadzanie się ziarn w wyżej położonych kwiatkach na osi kłosa. W wyniku sterylizacji (Konowałow, 1966) dolnych kwiatków nastąpiło uziarnienie wyższych, ale nie było różnicy w plonie ze względu na to, że ziarn było wprawdzie więcej ale były mniejsze. Wydaje się przy tym, że istnieją tu różnice we „wzorcach” odmianowych — u jednej odmiany sterylizacja dolnych kwiatków daje efekty w sensie zwiększenia płodności następnych — u innych nie ma tego efektu.

- Na podstawie wyników przytoczonych tu prac można sądzić, że
- inicjacja kwiatków jest procesem w dużym stopniu autonomicznym, a więc w bardzo szerokim stopniu niezależnym od makroskładników, a węglowodanów w szczególności,
 - sekwencje w rozwoju kwiatków na osi kłosa podlegają w dużym stopniu regulacji hormonalnej,
 - na tym etapie N wyraźnie również wpływa, ale wpływ ten ma charakter bezpośredni, a nie pośredni poprzez oddziaływanie na fotosyntezę.

Azot przyspiesza tempo wzrostu zróżnicowanych już zawiązków a więc zwiększa szansę tych zawiązków, które już nieco wyprzedzają we wzroście i różnicowaniu wyżej od siebie leżące (18). Konkurencja o węglowodany ma miejsce dopiero na pewno po zapłodnieniu — we wcześniejszych okresach jedynie w warunkach stressowych dla fotosyntezy. Można by więc wyciągnąć pewne wnioski ogólne o dużym stopniu prawdopodobieństwa, a mianowicie że bariera określająca maksymalne plony z kłosa leży poniżej ogólnej liczby kłosków i poniżej liczby kwiatków w kłosku. Podobnie istnieją bariery dla ciężaru ziarna. Przy wyższym uziarnieniu średni ciężar jednego ziarna ma tendencję malejącą. Wreszcie również zwiększenie liczby kłosów rośliny koreluje się z rosnącym szybko spadkiem plonu z kłosa. Działają tu mechanizmy regulacji hormonalnej — konkurencja o węglowodany czy inne makroskładniki — gra rolę większą dopiero w warunkach stressowych bo w normalnie korzystnych można się liczyć nawet z nadmiarem względnym produktów fotosyntezy.

Istniejące różnice międzyodmianowe wskazują na możliwości przesunięć barier w tę czy inną stronę.

Na zakończenie warto przytoczyć interesujące wyniki pracy Walpola i Morgana (1974) nad wpływem usuwania liści na rozwój ziarna pszenicy ozimej.

W tydzień po zapyleniu (dlatego dopiero po tygodniu, aby zmniejszyć do minimum wpływ defoliacji na liczbę zawiązanych ziarn), usunięto u części roślin połowę liścia flagowego, u innych cały liść flagowy, wreszcie u trzeciej grupy wszystkie liście, analizując zmiany średniego ciężaru ziarn z kłosa między 14 a 21 dniem, 21 a 28, 28 a 35 i po 35 dniach. Do 14 dni dla wszystkich kombinacji, a 21 dla dwóch pierwszych nie ma różnicy w wypełnianiu się ziarna w porównaniu z kontrolą. Po tym zaczyna się rozchodzenie największe w trzeciej kombinacji co jest zrozumiałe. Można by stąd wnioskować, że w pierwszym okresie mamy do czynienia z nadmiarem asymilatów w stosunku do możliwości inkorporacyjnych ziarna. W późniejszym przyroście suchej masy ziarna wykazują wyższy stopień korelacji z aktywnością asymilacyjną, stąd rosnące znaczenie powierzchni liściowej; liści, a szczególnie liścia flagowego wreszcie fotosyntetycznej aktywności kłosa. Równocześnie jednak wzrasta „sink” (ssanie) wywierane przez ziarna. Względny nadmiar asymilatów maleje, po tym zanika wreszcie może być ich zbyt mało w stosunku do możliwości odkładania ich w ziarnie. „Sink” wywierany przez rosnące ziarno osiąga maximum, potem maleje i spada chyba do zera, w chwili w której ziarno osiąga zaprogramowany rozmiar strukturalny.

Różnie może się też kształtować rola źdźbła. Jest on nie tylko organem aktywnym w sensie regulacji ale fakt, że nawet pełna defoliacja w początkowym okresie formowania się ziarna nie mają ujemnego wpływu, świadczyłaby o tym, że asymilaty zmagazynowane w źble (a częściowo syntetyzowane w źdźbale są ilościowo wystarczające. Gdy wzrost wygasa, a źbło starzeje się to zawarte w nim asymilaty mogłyby być przesunięte do ziarna — są ale tylko częściowo, gdyż po pierwsze „wypróżnienie źbła” jest możliwe tylko do pewnych granic, po drugie zdolności inkorporacyjne ziarna są już wówczas bliskie pułapu możliwości wynikających ze struktury.

Przytoczone tu wyniki nie mogą mieć charakteru ogólnego modelu, gdyż u różnych roślin stosunek między organem będącym donorem a organem plonowania będącym akceptorem w ich udziale czy mechanizmie regulującym wysokość plonu może kształtować się różnie, nie mniej wyniki te są ładnym przykładem iż obie teorie fizjologii plonowania nie są wariantami typu „albo—albo” ale „i—i” szczególnie, gdy są rozpatrywane w ramach rozwoju jako zmienności w czasie.

Na wykładach które miałem w r.ub. w Lublinie i Krakowie przedstawiłem również omawiane tu sprawy i pod tym samym kątem widzenia. Otóż wśród głosów dyskusji były i takie, które pojęcie potencjalne,

a więc niejako granicznej produktywności określały jako pesymistyczne — czy rzeczywiście tak jest?

Po pierwsze możliwości podnoszenia plonów realnych drogą regulacji warunków siedliska są wciąż bardzo duże. Czynniki ograniczające są tu liczne — klimatyczno-glebowe, patogeny, chwasty, błędy agrotechniki. Gdyby założyć, że stosuje się w pełni możliwą regulację czynników środowiska — tą jaka jest możliwa w warunkach polowych, to i tak zmienność czynników klimatyczno-glebowych może utrzymywać „hiatus” między plonem optymalnym danego biotypu a rzeczywistym. Podkreślam danego biotypu. W praktyce rolnej obok technologii uprawowej sensu stricto odgrywa rolę rejonizacja i dobór odmiany — a więc i obecność odmian różniących się reakcją zarówno na naturalne układy środowiskowe jak i na intensyfikację uprawową. Jest to ta druga droga — podnoszenie plonów — która idzie od hodowli poprzez syntezę nowych odmian — a więc biotypów o innym programie ontogenetycznym i innej strukturze.

Historia roślin uprawnych daje nam szereg przykładów na to, że rośliny uprawne różnią się wieloma cechami od swych przodków dzikich:

- można tu wskazać np. na zwiększenie się (zależnie od kierunku użytkowania) wielkości owoców czy nasion,
- wzrost liczby nasion (czy kwiatów) z kwiatostanu,
- zanik lub skracanie się okresów spoczynkowych,
- intensyfikacja wzrostu,
- zmiany w składzie chemicznym,
- różnego rodzaju zmiany jeśli chodzi o liście a więc zmiany wielkości, przedłużenia D.

Według Khana (1970) i Plandona (1769) [cyt. za Beldy 1973] u pszenic dzikich intensywność fotosyntezy na jednostkę powierzchni jest wyższa ale liście są mniejsze a „D” niższe — mimo więc większej niejako zdolności fotosyntetyzującej akumulacja suchej masy jest niższa. U odmian hodowlanych intensywność jest niższa nie mniej ponieważ liście są większe — szczególnie flagowy — a „D” dłuższe więc NAR jest wyższa.

Drogą selekcji można również było zwiększyć % udziału ziarna. Holiday (14) podaje np. że na przestrzeni lat od 1920 do 1965 % ziarna u odmian angielskich wzrósł z 27,5 do 49,0 przy zmianie stosunku ziarna do słomy z 1:2 na 1:1 — plony wzrosły średnio z 22 do 45 q/ha. Drogi zmiany relacji mogą być różne i iść poprzez skrócenie źdźbła głównego z równoczesnym wydłużeniem „D” i wielkości liścia flagowego jak również czasu dojrzewania a więc wydłużenia czasu aktywności fotosyntetycznej kłosa czy ograniczenia krzewienia, szczególności krzewienia ogólnego. Nowe możliwości otwiera hodowla syntetyczna a więc konstrukcje no-

wych biotypów na drodze syntezy międzygatunkowej czy nawet międzyrodzajowej.

Pogłębiona analiza fizjologiczna i poznanie mechanizmów regulacji np. w rozwoju organów plonowania, pozwoli na zbliżenie się do takich układów, w których będzie można zwiększyć stopień produktywności poprzez zapewnienie mu dalszego rozwoju związków danego organu, skoro zostały już zainicjowane, a więc np. tuberyzację stolonu, czy rozwój związku kwiatka w kłosie niezależnie od jego położenia na osi wzrostu.

Badania nad mechanizmem fotosyntezy wykazały istnienie trzech różnych mechanizmów z których dwa znaleziono u roślin uprawnych i nazwano „mechanizmem cyklu Calwina” i „mechanizmem C_4 ”. Rośliny obu mechanizmów różnią się od siebie anatomią liści, budową chloroplastów.

Rośliny cyklu Calwina mają niższy NAR co wynika z ich intensywniejszego fotooddychania. Są również wrażliwsze na niską koncentrację tlenu i ich punkt kompensacji leży wyżej. Do roślin z cyklem Calwina zalicza się większość uprawianych u nas roślin. Kukurydza, trzcina cukrowa, trawa sudańska mają mechanizm „ C_4 ” i wyższe NAR.

Gdyby się udało wśród roślin które ogólnie charakteryzują się posiadaniem mechanizmu fotosyntezy opartego o cykl Calwina znaleźć formy o mechanizmie C_4 to zwiększyłoby to produktywność fotosyntetyczną. Omawiając produktywność fotosyntezy podane tam wskaźniki potencjalnej NAR odnosiłyby się do roślin głównie o mechanizmie fotosyntetycznym C_4 . Wydaje się iż są one graniczne dla struktur wyższych roślin lądowych niezależnie od ich gatunków czy rodzajów. Nieco większe różnice mogą wystąpić — jeśli chodzi o „hiatus” — między owymi wartościami potencjalnymi a maksymalnymi osiąganymi w warunkach w pełni optymalnych, szczególnie dla NAR odniesionego zarówno do całej rośliny jak i do możliwości akumulacyjnych suchej masy poszczególnych organów.

Byłoby rzeczą ryzykowną określać — na podstawie dzisiejszego poziomu tego co wiemy — skale możliwości tych przesunięć biorąc pod uwagę obie drogi uprawową i hodowlaną. Ale byłoby rzeczą również ryzykowną sądzić, iż te możliwości są bardzo szerokie. Organizm jest całością — roślinny również — korelacje wewnętrzne zarówno strukturalne jak i funkcjonalne są zaprogramowane. Fluktuacje są tu możliwe ale nie mogą być tak szerokie aby pewne zasadnicze relacje alelometryczne mogły ulegać przekształceniu.

LITERATURA

1. Baldy Ch.: *Annales Agronomiques* 24 1973.
2. Bingham J.: *Agricultural Progress* 44 1969.

3. Birecka H., Skupinska, J. Bernstein: Acta. Soc. Botan. Polon. 36, 1967.
4. Börger H., W. Huhnke, D. Köhler, F. Schwanitz 1956 Der Züchter 26.
5. Bremner P. N.: Austral. J. Biol. Sc, 25, 1972.
6. Burton G.: The potato, 1966.
7. Byszewski Wł., Haman J.: Maszyna-Gleba-Roślina. (w druku) PWN.
8. Eddowes M., Listowski A.: Podstawy uprawy roślin. PWRL 1972.
9. Engel K. H.: Sitzungsber d. D. Akad der Landwirtschaften 12, (5), 1963.
10. Engel K. H., A. Rauber: Ztschrft f. Pflanzenzücht. 47, 1962.
11. Evans T., J. Bingham M. A.: Rostkamps: Austral. J. Biol Sc, 25, 1972.
12. Evans T., R. L. Dunstone, H. M. Rawson, R. F. Williams: Austral J. Biol Sc 23, 1970.
13. Fotyma M., Kaczorek S., Fotyma E.: Ziemniak, 1971.
14. Holliday R.: Field Crops Abstr 13, 1960.
15. Informacja Problemowa IUNG, 1972 1/1 (Niektóre czynniki wpływające na produktywność zbóż.).
16. Kornilow A. A. 1968 Bioloiczeskija osnovy vysokich urozajew ziernowych kultur Moskwa, 1968.
17. Kumar D. P., Wareing F.: New Phytologist 71, 1971.
18. Langer R. H., Hanif M.: Annal. of Botany 37, 1973.
19. Listowski A., B. Lis-Kaczyńska: Ziemniak, 1972.
20. Listowski A.: Zeszyty Problemowe P.N.R. 125, 1972.
21. Lis-Kaczyńska B., Listowski A.: (Przebieg wzrostu stolonu i tuberyzacja) w druku (Acta Agrobotanica) 1975.
22. Loamis R. S., Williams W. A., Hall A. E.: Annu. Revue of Pl. Physiol. 22 (Agricultural Productivity — duży zestaw literatury), 1971.
23. Monteith J. L.: Agricultural Progress 41 (9), 1966.
24. Nosberger J. E. C., Humphrieies: Ann. of Botany 29, 1965.
25. Rawson H. M., Evans L. T. Austral. J. Biol Sc 23, 1970.
26. Shilling G.: Sitzungber d. D. Akad. d. Landwirtsch. 12, 1963.
27. Shoueishi Yoshida: Ann Rev of Pl. Physiol 23 (437) Physiological Aspect of grain Yield (duży zestaw literatury), 1972.
28. Starck Zofia: Postępy Nauk Rolniczych Nr 3, 1971.
29. Wardlaw C. W.: Botan. Rev 34 (70), 1968.
30. Walpole P. R., Morgan D. C.: Annals of Botany 38 (779), 1974.
31. Watson D. J.: Annals of Botany, 22, 1958.
32. Watson D. J.: „Growth of the Leaves) — Red F. L. Milthorpe, Lord, 1956.