

URSZULA WOJCIESKA, EWA ZINKIEWICZ

Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa w Puławach

STOSUNEK FOTOSYNTAZY DO ODDYCHANIA JAKO WSKAŹNIK PRODUKTYWNOŚCI ROŚLIN NA TLE NIEKTÓRYCH CZYNNIKÓW KSZTAŁTUJĄCYCH PLON

Stopniowe zmniejszanie się areału przeznaczanego pod uprawę roślin wskutek uprzemysławiania i urbanizacji, a z drugiej strony szybki przyrost ludności i wzrost zapotrzebowania na żywność zmuszają do szukania rozwiązań problemu wyżywienia poprzez zwiększanie wydajności z jednostki powierzchni. Skłania to do poszukiwania nowych dróg prowadzących do wzrostu możliwości produkcyjnych roślin. Punktem wyjścia do tego rodzaju badań jest stwierdzenie, że wysokość plonu jest wynikiem współdziałania czynników wewnętrznych rośliny, co określa się jako genotyp oraz czynników zewnętrznych, środowiskowych.

W związku z tym, że masa roślinna jest w głównej mierze produktem fotosyntezy dużą uwagę zwraca się na czynniki, które wywierają określony wpływ na przebieg tego procesu. W literaturze spotyka się jednak dane, które wskazują, że mimo ważnej funkcji jaką fotosynteza pełni w wytwarzaniu masy roślinnej i plonów, proces ten nie jest czynnikiem ograniczającym wysokość plonów [Limberg cyt. wg 30]. Ważną rolę odgrywają czynniki determinujące wzrost roślin oraz czynniki korzystnie wpływające nie tylko na intensywność ale i na wydajność procesu fotosyntezy [Hsia i Wang 1964 — cyt. wg 3, 9, 38].

Boonstra [cyt. wg 2] w doświadczeniach z owsem wykazał, że długość życia liści jest ważnym czynnikiem determinującym plon. Watson [37] różnice w ciężarze suchej masy roślin przypisywał powierzchni liści. Według Stoya [30] prócz dużej i korzystnie rozłożonej na pędzie powierzchni asymilacyjnej ważnym czynnikiem w wytwarzaniu plonu jest utrzymanie w odpowiednio długim czasie organów asymilujących w stanie wysokiej sprawności. Ma to szczególnie duże znaczenie w późnych okresach wzrostu i rozwoju roślin. Już w 1939 r. Norman i Watson [cyt. wg 1] zaobserwowali, że u pszenicy i jęczmienia około 1/3 końcowego plonu suchej masy roślin powstaje po ich wykłoszeniu. W świetle badań Stoya [30], Thorne [34, 35] długość okresu wegetacji po kłoszeniu ma u zbóż doniosłe znaczenie dla produkcji suchej masy. Badania Bireckiej i współpracowników [7, 8], Luptona [20], Wojcieszkiej [39], Szczypy i



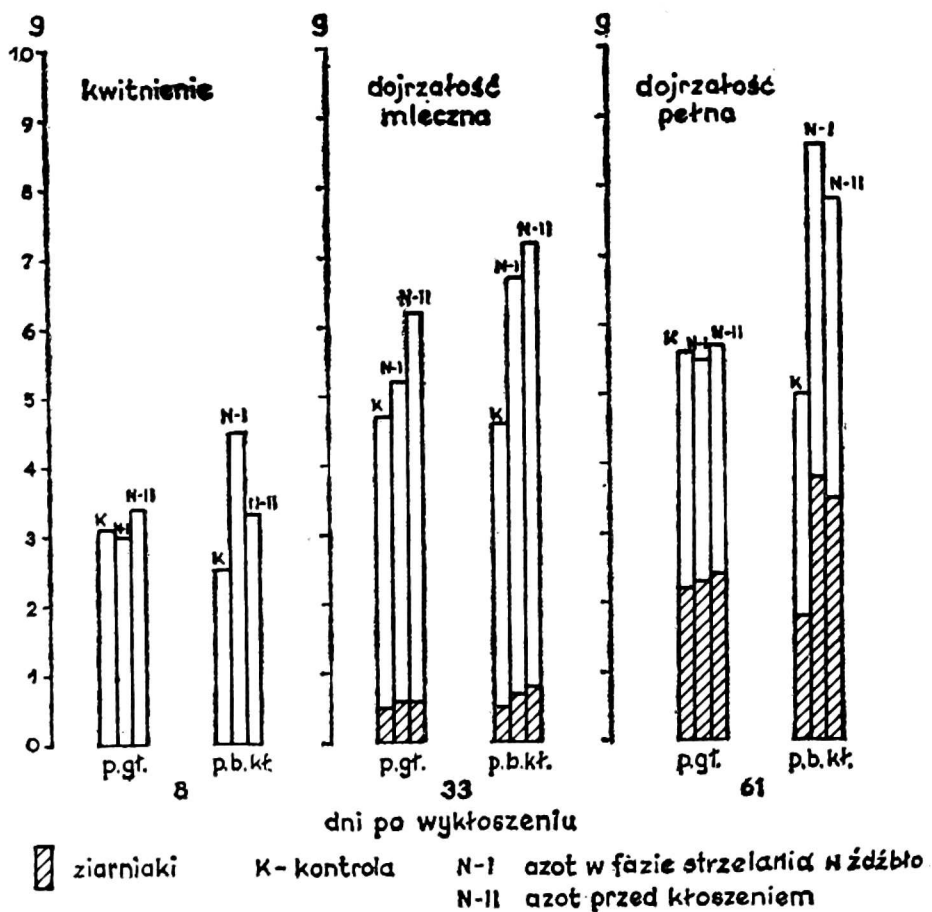
F1C-2472

Tabela 1

Wpływ nawożenia azotem na plon roślin (gramy suchej masy na roślinę)

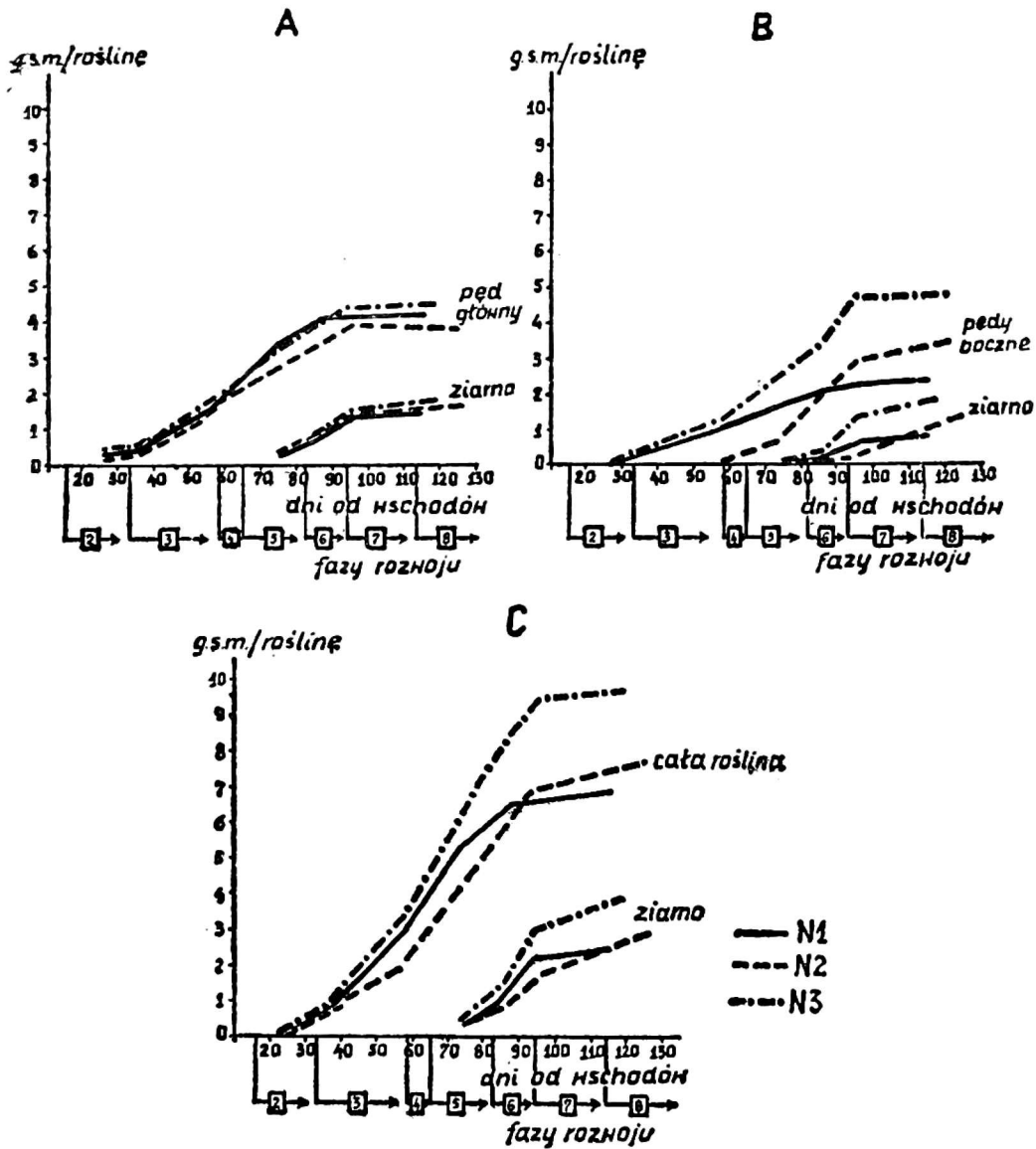
Odmiana	Niska dawka azotu				Wysoka dawka azotu			
	pęd główny		pędy boczne		pęd główny		pędy boczne	
	cały	ziarno	cały	ziarno	cały	ziarno	cały	ziarno
P s z e n i c a								
Chłopicka	4,27	1,71	1,35	0,42	4,80	2,05	3,10	1,15
Ostka Popularna	5,40	2,08	0,60	0,08	5,70	2,34	3,19	0,88
J ę c z m i e ń								
Browarny PZHR	2,79	1,19	5,38	2,41	2,82	1,25	8,32	3,95
O w i e s								
Udycz Żółty	7,12	3,32	1,97	0,88	8,44	4,10	2,71	1,24
Avena B/H	6,25	3,08	—	—	6,46	3,37	2,00	—
Blenda	6,52	3,14	—	—	6,62	3,35	1,79	—

Azot zróżnicowano w fazie strzelania w źdźbło.
Według Bireckiej i in. [5, 7, 8]



Rys. 1. Wpływ poziomu N i terminu jego stosowania na plon żyta ozimego Smolickie.
Według Wojcieszkiej [39]

Wojcieszkiej [31] wykazały, że plon ziarna jest głównie uzależniony od fotosyntezy w okresie rozwoju ziarniaków. Obserwacje te przyczyniły się do podjęcia badań nad opóźnieniem starzenia się organów asymilujących u zbóż po ich wykłoszeniu. Przeprowadzono szereg doświadczeń nad wpływem azotu i CCC (jako czynników opóźniających starzenie się)



A - ped główny B - pędy boczne kłosonośne C - cała roślina

- | | |
|-------------------------|-------------------------------|
| 1 - wschody | 5 - kwitnienie |
| 2 - krzewienie | 6 - mleczna dojrzałość ziarna |
| 3 - strzelanie w źdźbło | 7 - młoka dojrzałość ziarna |
| 4 - kłoszenie | 8 - pełna dojrzałość ziarna |

Rys. 2. Wpływ poziomu N i terminu jego stosowania na plon pszenicy jarej Ostka Popularna
 N 1 — 0,75 g N/waz. — dostarczony we wczesnych fazach rozwoju, N 2 — 1,20 g N/waz. — niedobór N w fazie krzewienia, a dobre zaopatrzenie w azot w okresie kłoszenia, N 3 — 1,50 g N/waz. — równomierne rozłożenie azotu w całym okresie wegetacji.

Według Zinkiewicz [46]

na aktywność fotosyntetyczną, jej produktywność oraz na transport i akumulację asymilatów w ziarnie. Liczne badania [5, 7, 8, 17, 39, 46] wykazały, że późne stosowanie azotu (od fazy strzelania w źdźbło) powoduje zwiększenie zawartości chlorofilu, opóźnienie obumierania liści, zwiększenie stopnia krzewienia oraz wzrost plonu roślin (tab. 1, rys. 1, 2). Wyższa dawka azotu stosowana w fazie strzelania w źdźbło (lub później) zwiększała intensywność i aktywność fotosyntetyczną roślin (tab. 2, 3, rys. 3, 4, 5a i b). Pod tym względem wystąpiły jednak wyraźne różnice gatunkowe i odmianowe [5, 8]. Pomiarzy fotosyntezy poszczególnych organów roślin wykazały, że wzrost aktywności fotosyntetycznej pędów roślin lepiej zaopatrzonych w azot był w głównej mierze spowodowany wzrostem aktywności fotosyntetycznej blaszek liściowych dolnych międzywęźli i samych międzywęźli. Przyczyną tego było opóźnienie procesu starzenia spowodowane działaniem azotu. Po potraktowaniu chlorkiem chlorocholiny (CCC) rośliny zachowały się podobnie [4, 6, 40, 42]. Mimo, że azot i CCC zwiększały aktywność fotosyntetyczną wszystkich pędów, to jednak szczególnie wyraźne działanie tych czynników uwidoczniło się w aktywności fotosyntetycznej pędów bocznych i wzrastało z wiekiem roślin w wyniku zahamowania procesu starzenia. Godnym uwagi jest fakt, że ten wzrost aktywności fotosyntetycznej rośliny, wywołany opóźnieniem starzenia się organów asymilujących, nie miał istotnego wpływu na przyrost masy pędu głównego. Zwiększona aktywność fotosyntetyczna i plon pędów bocznych kłosonośnych były głównie wynikiem wzrostu ilości tych pędów pod wpływem azotu. Wyniki te są zgodne z opinią Bireckiej [7] i Listowskiego [19], którzy podają, że późne przyrosty powierzchni liściowej nie mają wpływu na plon roślin. Mniejszy, niż należałoby oczekiwać na podstawie wzrostu aktywności fotosyntetycznej, plon roślin nawożonych azotem dopiero w fazie strzelania w źdźbło lub przed kłoszeniem oraz traktowanych chlorkiem chlorocholiny wskazuje na obniżenie wydajności fotosyntezy w tych warunkach.

Brak wpływu zarówno zwiększonej dawki azotu jak i terminu jego stosowania oraz chlorku chlorocholiny na ogólny ciężar pędu głównego, mimo podwyższenia aktywności fotosyntetycznej tegoż pędu, pozostaje przypuszczalnie w związku z tym, że wielkość jego biomasy, a zatem potencjalna produktywność pędu głównego zostały zdeterminowane już wcześniej. Pędy boczne, fizjologicznie młodsze od pędów głównych, były jeszcze zdolne efektywniej wykorzystać produkty zwiększonej fotosyntezy do tworzenia masy organicznej, ale i w wypadku pędów bocznych kłosonośnych przyrost ich biomasy i ziarna był bardziej rezultatem zwiększonej ilości niż przyrostu ich masy.

Stwierdzane w wyżej omówionych pracach duże straty asymilatów znakowanych ^{14}C z pędów roślin lepiej zaopatrzonych w azot i traktowa-

Tabela 2

Radioaktywności roślin natychmiast po ekspozycji z $^{14}\text{CO}_2$ i w fazie pełnej dojrzałości
(10^3 imp. min.⁻¹ rośl.⁻¹)
(jęczmień)

Wiek roślin w dniach	Niska dawka azotu						Wysoka dawka azotu					
	pęd główny			pędy boczne			pęd główny			pędy boczne		
	natych- miast po ekspo- zycji	pełna dojrzałość	w ziar- nie %	natych- miast po ekspo- zycji	pełna dojrzałość	w ziar- nie %	natych- miast po ekspo- zycji	pełna dojrzałość	w ziar- nie %	natych- miast po ekspo- zycji	pełna dojrzałość	w ziar- nie %
37	509	314	9,8	673	452	8,9	495	295	10,0	785	560	6,9
44	305	206	21,6	512	420	21,0	436	230	16,3	820	666	12,3
53	361	228	66,2	641	448	60,2	489	232	60,0	1220	798	48,1
60	322	180	89,4	555	358	82,4	378	202	87,6	1005	665	87,0
67	30	27	93,3	94	81	92,6	63	38	92,1	214	156	93,0

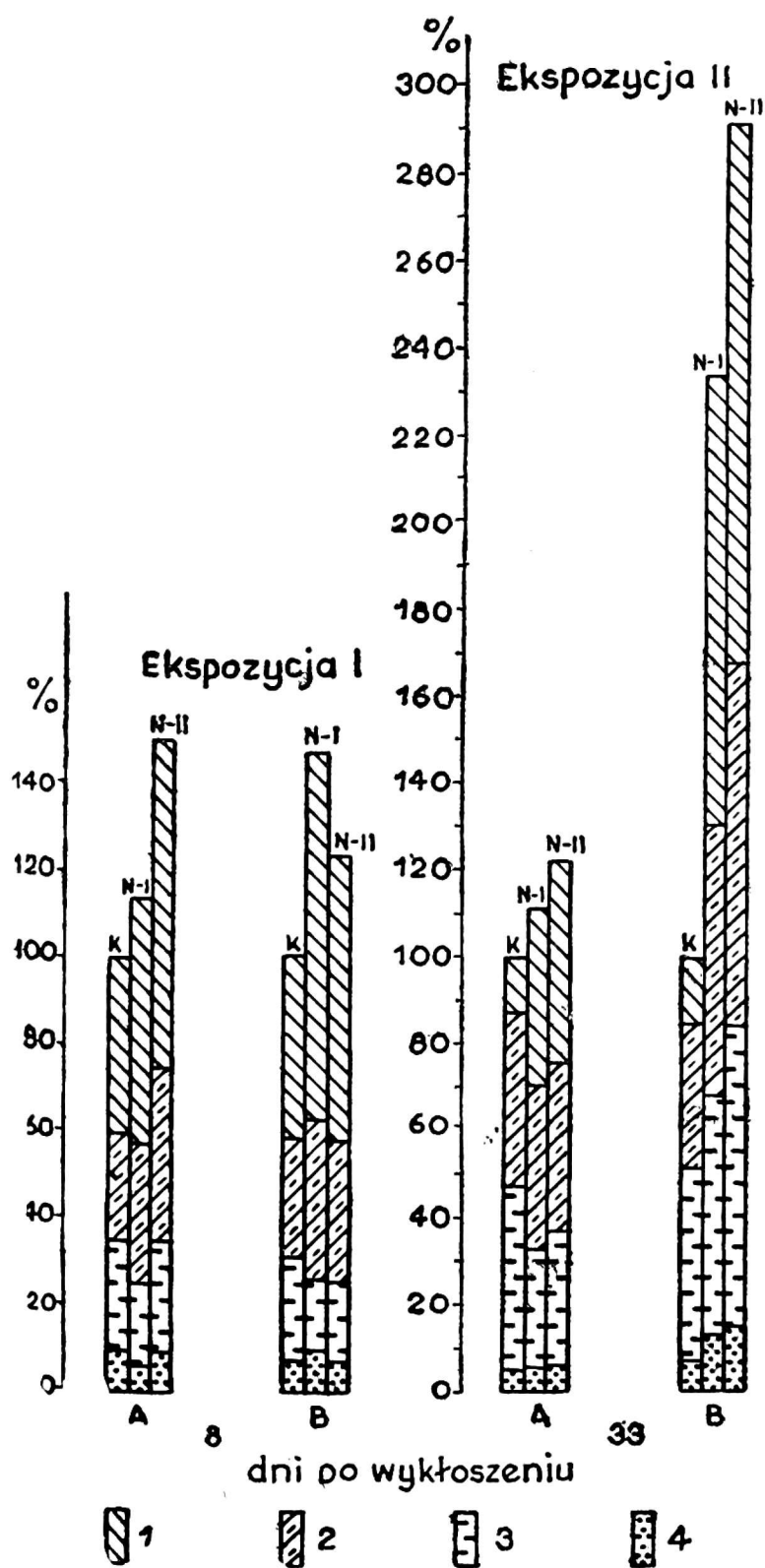
Azot zróżnicowano w fazie strzelania w źdźbło.
Według Bireckiej i in. [7].

Tabela 3

Aktywność fotosyntetyczna i akumulacja ¹⁴C asymilatów w zależności od
zróżnicowanego nawożenia azotem
Ostka Popularna 1970 r.

Organ	N1 — 0,75 g/waz.			N2 — 1,2 g/waz.			N3 — 1,5 g/waz.					
	86*		121*	86*		128*	86*		122*			
	mleczna d.z.			mleczna d.z.			mleczna d.z.					
	w tys. zlicz /min. na 1 rośl.	% w stos. do fotos.	w tys. zlicz /min. na 1 rośl.	% w stos. do fotos.	w tys. zlicz /min. na 1 rośl.	% w stos. do fotos.	w tys. zlicz /min. na 1 rośl.	% w stos. do fotos.	w tys. zlicz /min. na 1 rośl.	% w stos. do fotos.		
Ziarno	15,7	4,8	1286,4	65,4	34,8	1,2	1237,5	44,7	33,9	0,9	1858,1	49,1
Cały kłos	287,7	14,6	1353,7	68,8	252,3	9,1	1324,1	47,8	253,8	6,7	1983,6	52,4
Żdźbło												
I międz.	920,1	46,8	84,6	4,3	1033,7	37,4	90,7	3,3	1328,5	35,1	149,3	4,0
Żdźbło poz. międz.	760,1	38,6	111,2	5,6	1481,4	53,5	191,7	6,9	2199,9	58,2	266,7	7,0
Cały pęd głów.	1967,9	100,0	1549,5	78,7	2767,4	100,0	1606,5	58,0	3782,2	100,0	2399,6	63,4

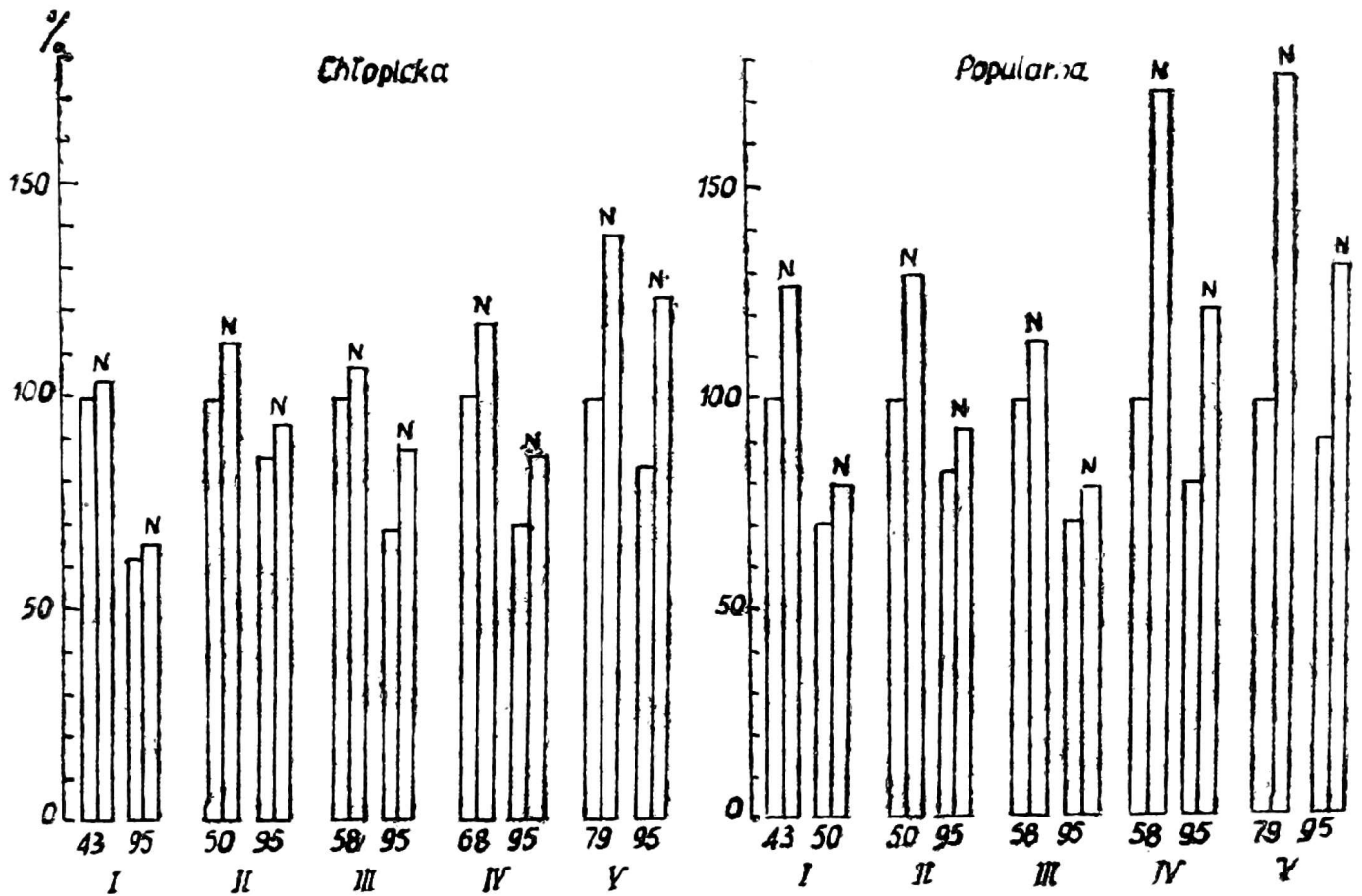
* — wiek roślin w dniach
Objaśnienia poziomów N jak przy rysunku 2.
Według Zinkiewicz [46].



Rys. 3. Wpływ poziomu N i terminu jego stosowania na aktywność fotosyntetyczną żyta ozimego Smolickie 1 — blaszki liściowe, 2 — pochwy liściowe, 3 — źdźbło, 4 — kłos, K — kontrola, N-I — azot w fazie strzelania w źdźbło, N-II — azot przed kłoszeniem. Ekspozycja I — faza kwitnienia, Ekspozycja II — faza dojrzałości mleczno-woskowej. Według Wojcieszkiej [41].

nych CCC przy jednoczesnym braku odpowiadającej ich akumulacji w ziarniakach w fazie pełnej dojrzałości sugerowały pytanie jakie były „losy” wytworzonych produktów. Nasuwały się dwie możliwości: a) straty asymilatów towarzyszące procesowi oddychania mogły być większe u roślin rosnących na wyższym poziomie azotu i traktowanych chlorkiem chlorocholiny, b) azot i CCC zwiększały transport asymilatów do korzeni.

Pomiary oddychania ciemniowego roślin rosnących w warunkach zróżnicowanego pod względem dawki i terminu nawożenia azotem prowadzone przez Zinkiewicz [46] oraz Wolską i Wojcieszką [45] pozwoliły, w pewnej mierze, na wyjaśnienie obserwowanej rozbieżności między wzrasta-

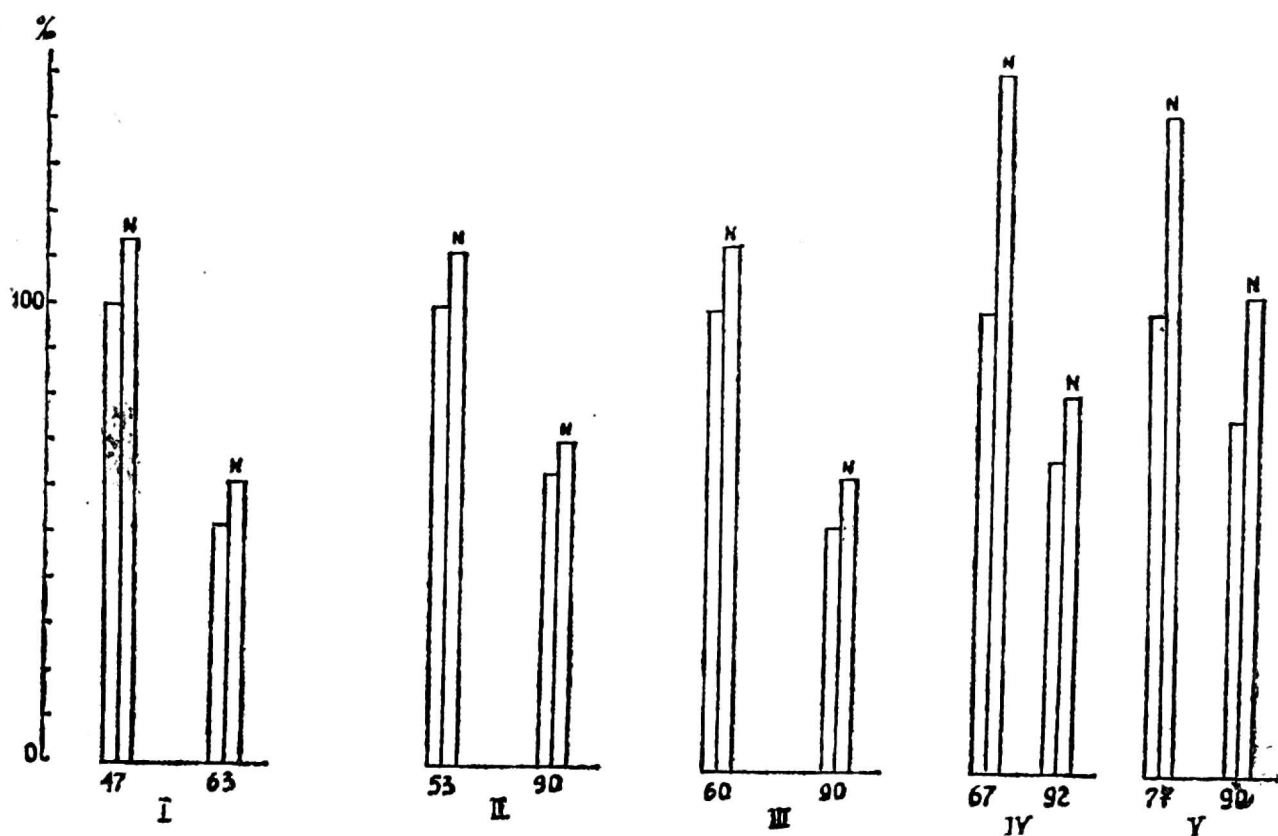


Rys. 4. Wpływ poziomu N na aktywność fotosyntetyczną i straty asymilatów w pędach (oddychanie i transport do korzeni) pszenic. Za 100% przyjęto aktywność fotosyntetyczną roślin kontrolnych bezpośrednio po ekspozycji w atmosferze zawierającej $^{14}\text{CO}_2$. N — rośliny, które w fazie strzelania w źdźbło otrzymały dodatkową dawkę azotu. Cyfry arabskie pod słupkami określają wiek roślin w dniach podczas ekspozycji w $^{14}\text{CO}_2$ i w fazie pełnej dojrzałości; cyfry rzymskie — kolejność ekspozycji. Pierwsze pary słupków charakteryzują aktywność fotosyntetyczną pędów bezpośrednio po ekspozycji roślin w atmosferze znakowanej ^{14}C ; drugie — radioaktywność pędów roślin dojrzałych.

Według Bireckiej, Włodowskiej [5].

jącą aktywnością fotosyntetyczną roślin, a małą procentową akumulacją asymilatów roślin lepiej zaopatrzonych w azot. Wzrost intensywności oddychania wraz ze zwiększeniem dawki nawożenia azotem jest zgodny z doniesieniami cytowanymi w literaturze [15, 21, 24, 30]. Należy zwrócić uwagę na fakt, że im później podany był azot, tym większe były straty asymilatów w procesie oddychania [45, 46].

Według Wojcieszkiej i Wolskiej [43] dobre zaopatrzenie roślin w azot już we wczesnym okresie wzrostu podobnie jak późniejsze stosowanie tego pierwiastka [5, 7, 41, 46], stymulowało wzrost i aktywność fotosyntetyczną roślin (tab. 4, 5). Większe ubytki wytworzonych asymilatów z pędów roślin rosnących na wyższym poziomie azotu były rezultatem większego oddychania części nadziemnej (rys. 6) co jest zgodne z danymi Nalborczyka [21]. Pieczenowej [25], Stoya [30] i Zinkiewicza [46] oraz



Rys. 5. Wpływ poziomu N na aktywność fotosyntetyczną i straty asymilatów w pędach (oddychanie i transport do korzeni) owsa Udycz Żółty
Objaśnienia jak na rysunku 4.
Według Bireckiej, Wojcieszkiej [8].

Tabela 4

Wpływ azotu na plon żyta w fazie pełnej dojrzałości
(gramy suchej masy na roślinę)

Pęd	Niska dawka azotu		Wysoka dawka azotu		Przyrost w %	
	cały	ziarno	cały	ziarno	cały	ziarno
Pęd główny	5,58	2,27	6,62	2,58	18,6	13,6
Pędy boczne kłosonośne	5,41	2,03	10,98	3,59	102,9	76,8
Pędy boczne płone	0,16		0,56		250,0	
Część nadziemna	11,15	4,30	18,16	6,17	62,9	43,5
Korzeń	0,89		0,51			
Cała roślina	12,04		18,67		55,1	

Azot zróżnicowano w krzewieniu.
Według Wojcieszkiej i Wolskiej [43].

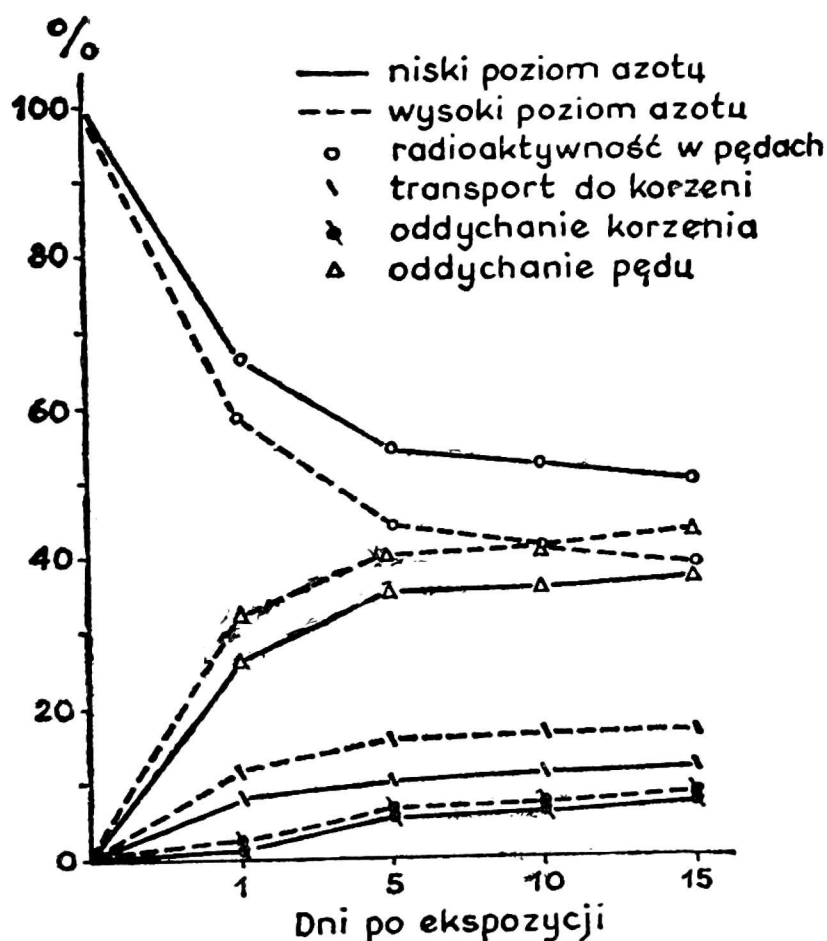
zwiększonego transportu asymilatów do korzeni i dużych strat w procesie oddychania tych organów (rys. 6). Transport asymilatów do korzeni i oddychanie korzeni wzrastało również pod wpływem CCC [4, 6, 13, 42]. Większe straty asymilatów u roślin rosnących na wysokim poziomie azotu, również przy wczesnym jego stosowaniu, powodowały obniżenie wy-

Tabela 5

Wpływ nawożenia azotem na aktywność fotosyntetyczną żyta
(10^3 imp. organ⁻¹)

Pęd	Przed kłoszeniem			Wypełnianie ziarna			Woskowa dojrzałość ziarna		
	Niska dawka azotu	Wysoka dawka azotu	Przyrost w %	Niska dawka azotu	Wysoka dawka azotu	Przyrost w %	Niska dawka azotu	Wysoka dawka azotu	Przyrost w %
Pęd główny	1380	1601	16	628	798	27	434	586	35
Pędy boczne kłosonośne	1118	1721	54	552	955	73	375	1280	241
Pędy boczne płone	85	325	282	25	112	348	ślady	98	
Cała roślina	2583	3647	41	1205	1865	55	809	1964	143

Azot zróżnicowano w krzewieniu.
Według Wojcieszkiej i Wolskiej [43].

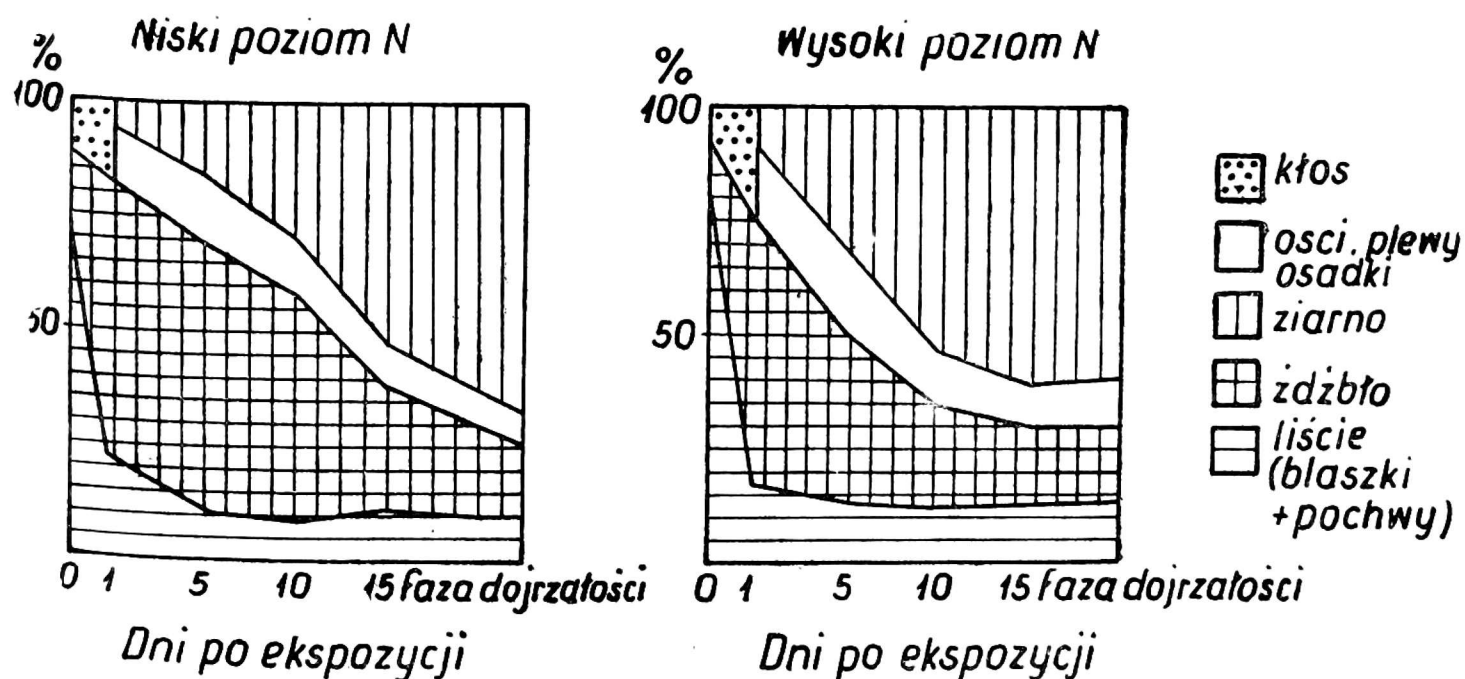


Rys. 6. Wpływ poziomu N na aktywność fotosyntetyczną i bilans ^{14}C -asymilatów w roślinach żyta Dańkowskie złote. Dodatkowa dawka N podana w fazie krzewienia. Za 100% przyjęto radioaktywność całych roślin. Ekspozycja roślin w $^{14}\text{CO}_2$ w fazie wypełniania ziarna. Według Wojcieszkiej i Wolskiej [43].

dajności procesu fotosyntezy. Spadek wydajności fotosyntezy u tych roślin nie był jednak tak duży jak stwierdzono wtedy, kiedy dodatkowa dawka azotu była zastosowana dopiero w fazie strzelania w źdźbło lub przed kłoszeniem [5, 7, 41, 46]. Przyczyną tego był najprawdopodobniej

fakt że rośliny, które otrzymały późno dodatkową dawkę azotu były mniej przystosowane do wysokiego poziomu azotu niż rośliny, które wysoką dawkę N otrzymały już w fazie krzewienia i to przy dobrym zaopatrzeniu w ten składnik od początku wegetacji. Założenie to jest zgodne z danymi Osady [24]. Wykazał on, że wzrost intensywności oddychania na jednostkę suchej masy przez zwiększenie zaopatrzenia roślin w azot był większy u odmian mniej przystosowanych do wysokiego nawożenia, podczas gdy wzrost aktywności fotosyntetycznej był większy u odmian dobrze przystosowanych do wysokiego nawożenia azotem. Heichel [16] również wykazał, że niski poziom oddychania roślin jest dobrze skorelowany z intensywnym nagromadzeniem suchej masy.

Wojcieszka i Wolska [43] wykazały, że azot wywiera wpływ na dystrybucję ^{14}C -asymilatów (rys. 7). W roślinach rosnących na niskim poziomie azotu duża ilość ^{14}C -asymilatów była przejściowo akumulowana w źdźbłach. W późniejszym okresie, kiedy zapotrzebowanie kłosa na asymilaty wzrastało, były one remobilizowane i przemieszczane do ziarniaków. Zjawisko zwiększonej remobilizacji związków organicznych i pierwiastków z organów wegetatywnych, szczególnie ze źdźbła roślin rosnących w niesprzyjających warunkach zostało również stwierdzone przez Asana i in. [3], Wardława [36] Nealsa i in. [22], Ślusarczyka [33], Szczygę-Wolską [32].



Rys. 7. Dystrybucja ^{14}C -asymilatów w pedzie głównym po ekspozycji w atmosferze zawierającej $^{14}\text{CO}_2$ w fazie wypełniania ziarna. Za 100% przyjęto radioaktywność całego pedu w czasie pobierania próbek. Dodatkowa dawka N podana w fazie krzewienia.

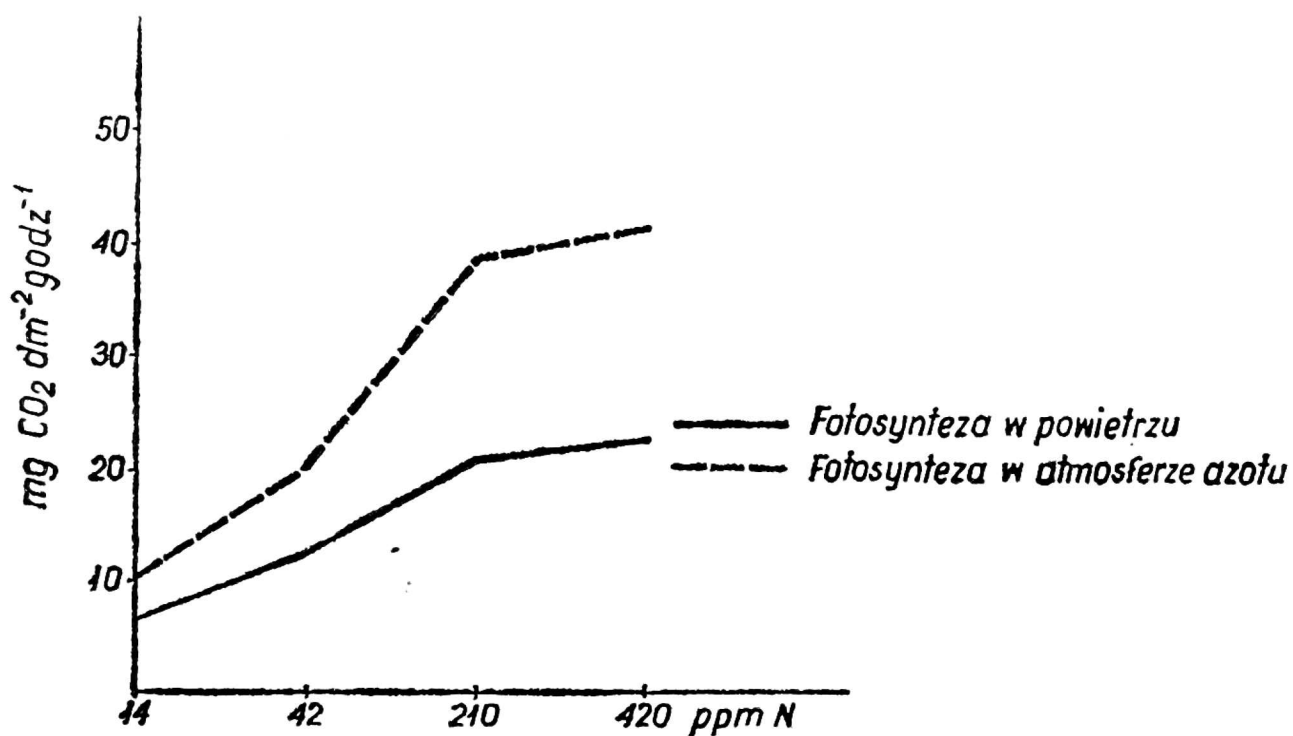
Według Wojcieszkiej i Wolskiej [43].

Bardziej bezpośredni transport asymilatów do ziarna i mniejsza ich przejściowa akumulacja w źdźbłach roślin rosnących na wysokim poziomie azotu w porównaniu z roślinami rosnącymi na niskim poziomie N sugeruje, że zapewnienie roślinom dobrych warunków już we wczesnym okresie wzrostu i rozwoju ma pozytywny wpływ na rozwój organów generatywnych. Znalazło to odzwierciedlenie w zwiększonej pojemności ziarniaków na asymilaty już we wczesnym okresie ich rozwoju. W rezultacie plon ziarna wzrastał nie tylko przez zwiększenie krzewienia produktywnego, jak to miało miejsce przy późnym dostarczaniu azotu [5, 7, 46], lecz także przez zwiększenie plonu ziarna pędu głównego (tab. 4) na co zwróciła uwagę również Zinkiewicz [46]. Wzrost pojemności ziarna jako akceptora, spowodowany wczesnym podaniem azotu, nie był jednakże wystarczający aby rośliny mogły zużyć całą ilość związanego węgla. Duża jego ilość została włączona do związków konstytucyjnych [12, 14, 33] w organach wegetatywnych. Z powodu wysokiej aktywności fotosyntetycznej (w wyniku odmłodzenia aparatu asymilującego i wzrostu powierzchni asymilacyjnej pod wpływem N nawet w okresie wypełniania ziarna) tylko mała ilość asymilatów była remobilizowana. Duża ich ilość pozostawała w organach wegetatywnych aż do pełnej dojrzałości. Znaczna część asymilatów wytworzonych przez rośliny rosnące na wysokim poziomie azotu była tracona w zwiększonym oddychaniu i to zarówno w części nadziemnej jak i w korzeniach (rys. 6). W rezultacie stosunek fotosyntezy do oddychania, który może być przyjęty jako indeks wydajności w produkcji suchej masy, jest wyraźnie niższy u roślin dobrze zaopatrzonych w azot w porównaniu z roślinami rosnącymi przy niższej dawce azotu prowadząc do obniżenia efektywności nawożenia azotem, zarówno przy wzroście dawki jak i przy opóźnionym terminie jego stosowania.

Innym czynnikiem prowadzącym do obniżenia wydajności fotosyntezy w warunkach intensywnego nawożenia roślin azotem jest fotooddychanie. Intensywność tego procesu wzrasta bowiem w miarę wzrostu dawek N i to znacznie bardziej niż intensywność fotosyntezy (rys. 8).

Eilrich i Hageman [10] również stwierdzili silny spadek efektywności nawożenia azotem w miarę wzrostu dawek, a w szczególności w miarę opóźnienia terminu jego stosowania (tab. 6). Wysokie dawki azotu stosowane zbyt późno nie tylko nie zwiększały plonu ziarna i słomy, ale powodowały nawet jego spadek.

Osada [24] próbował ustalić czy istnieją określone i stałe różnice między odmianami ryżu w intensywności fotosyntezy na jednostkę powierzchni oraz w jakim stopniu intensywność fotosyntezy i inne czynniki związane z tym procesem biorą udział w produkcji ziarna poszczególnych odmian. Wyniki jego doświadczeń wskazują, że w warunkach jednako-



Rys. 8. Wpływ poziomu N na intensywność fotosyntezy i fotooddychania (różnica między intensywnością fotosyntezy w powietrzu i w atmosferze azotu). Według Wojcieszkiej [44].

Tabela 6

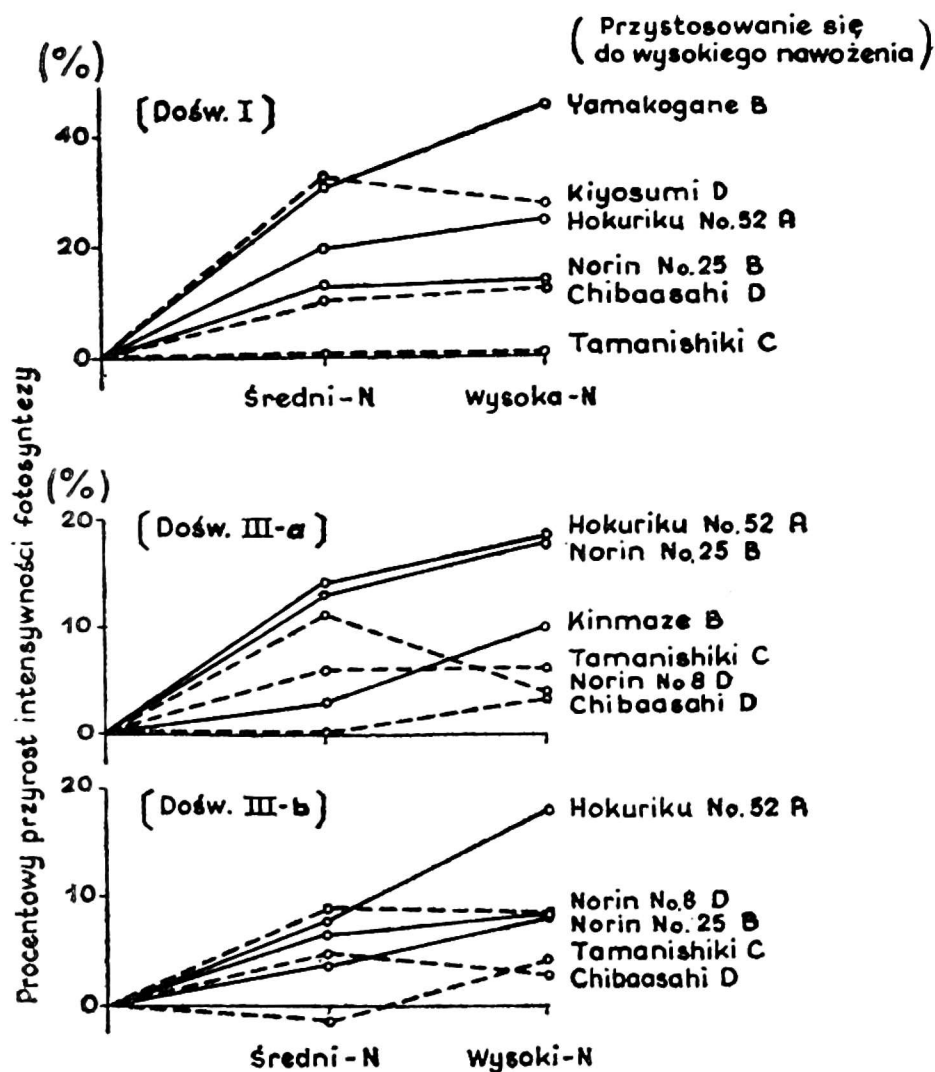
Wpływ dawki i terminu nawożenia azotem na plon ziarna i słomy, procentową zawartość azotu w ziarnie i słomie oraz na bezwzględną zawartość azotu w całym pędzie dojrzałej pszenicy Arthur

Zastosowana dawka N	Plon ziarna w kg·ha ⁻¹	Procent N w ziarnie	Plon słomy w kg·ha ⁻¹	Procent N w słomie	Suma N w kg·ha ⁻¹
0 kg Kontrola	3030	2,27	4640	0,43	79,6
34 kg 1.IV.	3900	2,30	6130	0,41	103,2
68 kg 1.IV.	4400	2,33	6270	0,48	119,0
102 kg 1.IV.	4630	2,43	6230	0,49	128,5
34 kg 15.IV	3900	2,31	5520	0,43	102,4
68 kg 15.IV.	4520	2,39	6270	0,48	123,9
102 kg 15.IV.	4480	2,52	6750	0,55	135,0
34 kg 29.IV.	3300	2,39	5630	0,50	97,1
68 kg 29.IV.	3910	2,57	5910	0,48	115,6
102 kg 29.IV.	4070	2,64	6810	0,53	129,1
34 kg 13.V.	3260	2,45	5390	0,47	95,1
68 kg 13.V.	3350	2,66	5500	0,54	108,1
102 kg 13.V.	3260	2,80	5520	0,56	110,2
34 kg 27.V.	3170	2,47	4620	0,48	90,3
68 kg 27.V.	3110	2,70	5090	0,48	97,2
102 kg 27.V.	2860	2,80	4310	0,55	93,7

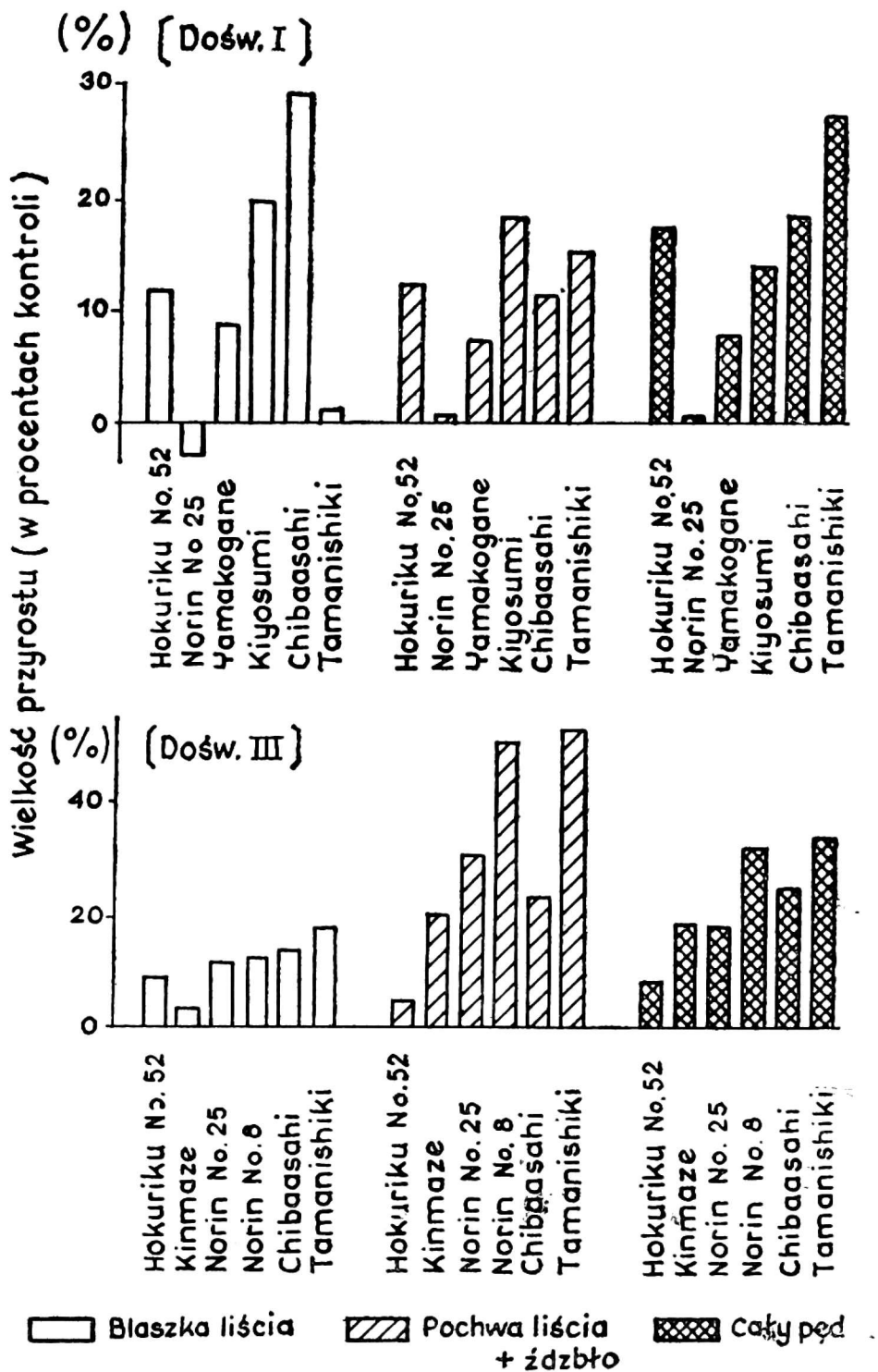
Według Erlicha i Hagemana [10].

wego zaopatrzenia w azot wystąpiły stałe różnice w intensywności fotosyntezy na jednostkę powierzchni liści wśród 12 odmian ryżu różniących się długością okresu wegetacyjnego. Te różnice odmianowe utrzymywały się od stadium siewek do końca wegetacji, nawet przy porównywaniu wyników doświadczeń z różnych lat. Przeciwnie, w warunkach zróżnicowanego nawożenia azotem, różnice odmianowe w intensywności fotosyntezy ulegały zmianom, co wskazuje, że reakcja fotosyntezy na stosowane dawki azotu była różna u poszczególnych odmian. Intensywność fotosyntezy była ściśle skorelowana z zawartością azotu białkowego, co obserwuje się również w wypadku oddychania.

Cytowany autor przeprowadził próbę wyjaśnienia różnic odmianowych w produkcji suchej masy wykorzystując wspomniane różnice odmianowe w reakcji na nawożenie. W pierwszym rzędzie zwrócił on uwagę na stosunek fotosyntezy do oddychania. Wykazał, że istnieje ścisła współzależność między tym stosunkiem i zdolnością przystosowawczą roślin do wysokich dawek azotu. Ogólnie stosunek fotosyntezy do oddychania malał pod wpływem azotu we wszystkich odmianach lecz, na co należy zwrócić szczególną uwagę, intensywność spadku była niższa u odmian bardziej przystosowanych do wysokich dawek azotu niż u odmian mniej przystosowanych (rys. 9, 10, 11). Wzrost intensywności oddychania w przeliczeniu na jednostkę masy w wyniku wzrastających



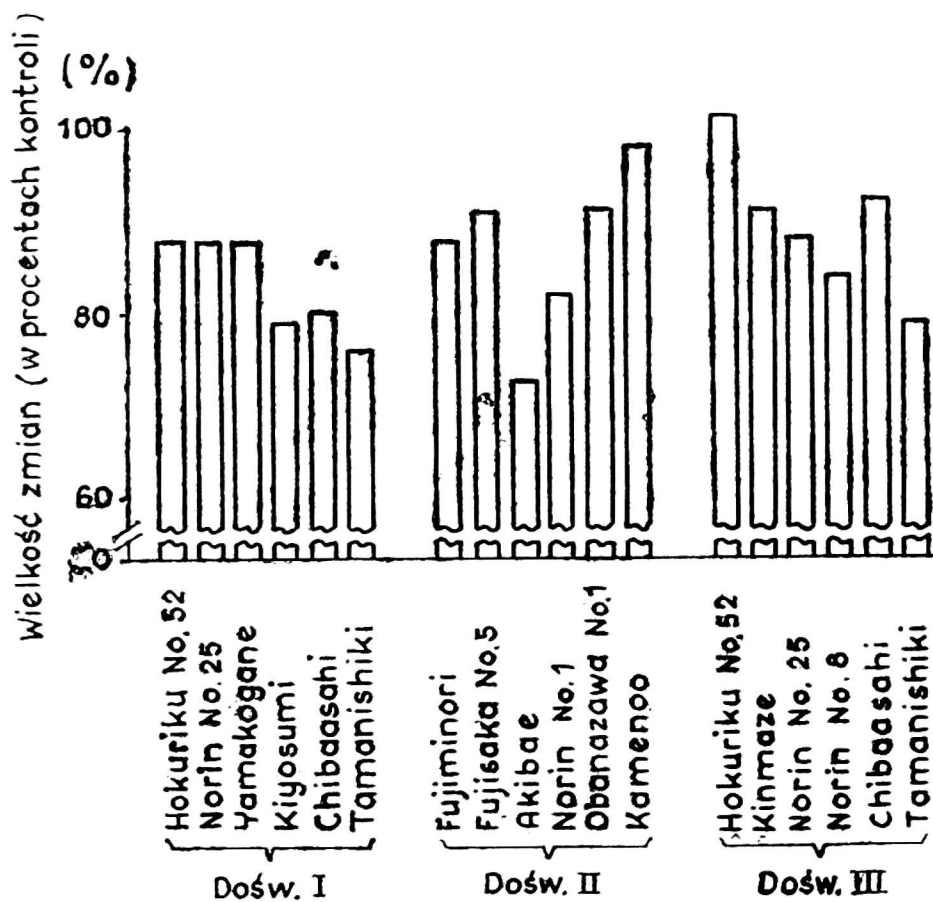
Rys. 9. Wpływ poziomu N na intensywność fotosyntezy porównywanych odmian ryżu. A — najlepiej przystosowane, B — dobrze przystosowane, C — najmniej przystosowane, D — najmniej przystosowane. Według Osady [24].



Rys. 10. Wpływ poziomu N na intensywność oddychania porównywanych odmian ryżu.
Według Osady [24].

dawk azotu był wyższy u odmian mniej przystosowanych do wysokiego nawożenia, podczas gdy wzrost intensywności fotosyntezy był wyższy u odmian dobrze znoszących wysokie nawożenie azotem. Autor zakłada, że stosunek fotosyntezy do oddychania (P/R) jest determinowany przez kombinację zmian takich czynników jak: intensywność fotosyntezy na jednostkę powierzchni liścia, intensywność oddychania na jednostkę suchej masy, ilość pochłoniętego światła i powierzchnia liściowa, przy czym

szczególną wagę przywiązuje do intensywności fotosyntezy i oddychania. Według Osady odmiany lepiej przystosowane do wysokiego nawożenia mogą wytwarzać suchą masę bardziej wydajnie niż odmiany gorzej przystosowane do wzrostu w warunkach obfitego zaopatrzenia w azot i w efekcie dawać wyższy plon.



Rys. 11. Wpływ poziomu N na stosunek fotosyntezy do oddychania u porównywanych odmian ryżu. Według Osady [24].

Według Nalborczyka i Geja [21] intensywne odmiany półkarłowe pszenicy wykazywały silniejszą reakcję na azot niż odmiany ekstensywne. Odmiany intensywne charakteryzowały się ponadto niższą intensywnością oddychania niż odmiany ekstensywne, ale tylko do fazy młecznego dojrzalności. W późniejszym okresie zależności te układały się odwrotnie. Wydaje się, że było to wynikiem obserwowanego przez autorów przedłużenia okresu wysokiej sprawności fizjologicznej organów u odmian intensywnych. Wzrastające dawki azotu powodowały wzrost intensywności oddychania u wszystkich odmian.

Stoy [30] podaje, że wzrost produkcji suchej masy można osiągnąć nie tylko przez zwiększenie intensywności fotosyntezy, ale także przez odpowiednie zmniejszenie stopnia oddychania. Sprawa ta zasługuje na szczególną uwagę ze względu na to, że np. u zbóż, około 40% ogólnej produkcji asymilatów jest zużywane w procesie oddychania [Müller 1960

— cyt. wg 30]. Wartości te będą o wiele większe, jeżeli w rozważaniach uwzględni się nie tylko oddychanie ciemniowe, ale również fotooddychanie, intensywność którego stanowi od trzydziestu kilku do czterdziestu kilku procent intensywności fotosyntezy, a w warunkach intensywnego nawożenia azotem może dochodzić do pięćdziesięciu procent lub nawet więcej [44]. Ważną rolę będzie więc odgrywało prawidłowe ukształtowanie warunków zewnętrznych tak, aby stosunek fotosyntezy do oddychania był jak najszerszy.

Występują różnice gatunkowe i odmianowe w intensywności oddychania — na przykład żyto wykazuje wyższy stopień oddychania niż pszenica, jęczmień czy owies.

Ogólnie rzecz biorąc odmiany wysokoproduktywne charakteryzują się wyższą intensywnością oddychania niż rośliny ekstensywne, co związane jest z tym, że genotypy roślin o szybkim tempie wzrostu i o dużej produkcji masy wymagają większego dopływu energii niż powoli rosące formy. W relacji do fotosyntezy, jednakże, odmiany wysokoproduktywne charakteryzują się niższym oddychaniem niż odmiany ekstensywne. Niezmiernie ważną sprawą jest tu wydajność procesu fosforylacji oksydatywnej, dostarczającego wysokoenergetycznych związków fosforowych (adenozynotrójfosforanów). Związki te stanowią bowiem główne źródło energii dla przebiegu procesów życiowych w roślinie. O szybkości powstawania związków wysokoenergetycznych w mitochondriach wnioskuje się na podstawie ilości adenozynodwufosforanu przemiennego w adenozynotrójfosforan (ADP w ATP) w przeliczeniu na ilość zużytego tlenu. Według Schreitera i innych [29] genotypy o szybkim tempie wzrostu i dużej produkcji masy charakteryzują się szerokim stosunkiem ADP/O.

Według Engelgardta [cyt. wg 18], Pietinowa i Bierko [26] a także Żółkiewicza [47, 48] stopień oddychania w większości wypadków odzwierciedla poziom intensywności przemiany materii roślin. Jednakże w pewnych warunkach wysoka intensywność oddychania może nieodpowiadać ogólnemu poziomowi procesów życiowych. Kusznirenko [18] sformułował nawet definicję nieproduktywnego oddychania. Według tego autora jest to oddychanie, którego energia nie zostaje wykorzystywana do przeprowadzania endotermicznych syntez, podtrzymywania protoplazmatycznych struktur i przeprowadzania normalnych procesów życiowych.

Przyczyną nieproduktywnego, z punktu widzenia plonu rolniczo-użytecznego, zużywania asymilatów u roślin obficie nawożonych azotem [5, 7, 45, 46] jak i odmładzanych przez traktowanie retardantami [4, 6, 40] jest też obserwowany przez Birecką [4, 6], Scheibe i Meyer zu Drewer [28], Wojciską, Wolską [42], Wojciską, Wolską [43], zwiększony

transport asymilatów do korzeni i ich straty w procesie wzmożonego oddychania tych organów. Z drugiej strony, czynnikiem obniżającym produktywność fotosyntezy z punktu widzenia plonu ziarna jest niekorzystna dystrybucja wytworzonych asymilatów. W odróżnieniu od gatunków i odmian intensywnych rośliny ekstensywne oraz rośliny obficie nawożone azotem (szczególnie w późnych terminach) lub odmładzane poprzez stosowanie retardantów, nagromadzają dużo asymilatów w organach wegetatywnych. Przyczyną nagromadzenia dużej ilości asymilatów w organach wegetatywnych zbóż może być zbyt mała pojemność ziarniaków na obficie wytwarzane asymilaty oraz ograniczona zdolność floemu do transportu asymilatów [11], szczególnie wtedy, kiedy dobre warunki wzrostu i rozwoju roślin zapewniono roślinom zbyt późno. Struktura floemu w źdźbłach jest bowiem determinowana w bardzo wczesnych stadiach rozwoju źdźbła, a czynnikiem określającym tę strukturę jest prawdopodobnie liczba kłosek wykształconych w kłosie, również determinowana bardzo wcześnie.

Reasumując, należy podkreślić, że kształtowanie się plonów roślin jest uzależnione od wielu czynników. Wśród nich szczególną uwagę zwraca się na fotosyntezę. Nie zawsze jednak poziom fotosyntezy odpowiada poziomowi wytwarzanej masy roślinnej. Wzrost plonów osiąga się nie tylko przez zwiększenie intensywności fotosyntezy, ale także przez odpowiednie zmniejszenie intensywności oddychania. Stosunek fotosyntezy do oddychania może być przyjęty jako jeden ze wskaźników produktywności roślin. Dążenia człowieka do uzyskania jak największych plonów powinny zmierzać do tego by stosunek fotosyntezy do oddychania stale wzrastał. Zapewnienie roślinom dobrych warunków rozwoju, już od początku wegetacji, jest również bardzo istotnym czynnikiem kształtowania wielkości plonów, ponieważ potencjalna produktywność roślin determinuje się już we wczesnych fazach ich rozwoju. Zwiększenie stopnia fotosyntezy przez stosowanie, dopiero w końcowych etapach wegetacji, czynników przedłużających czas funkcjonowania organów asymilujących, nie powoduje zwyczajnie plonów. Pula asymilatów będąca wynikiem wzmożonej fotosyntezy nie jest w pełni wykorzystywana w produkcji plonów, ale tracona w zwiększonym oddychaniu. Przyczyną tego jest najprawdopodobniej fakt, że rośliny których potencjalna produktywność została zdeterminowana w niekorzystnych warunkach środowiska (składniki pokarmowe, woda i inne czynniki) nie są już w stanie efektywnie wykorzystać optymalnych warunków zapewnionych im dopiero w późnych fazach wzrostu i rozwoju. Przedstawione wyniki, obok teoretycznych informacji o czynnikach kształtujących plon, dają więc także praktyczne wskazania, aby zapewnić roślinom prawidłowy wzrost i rozwój już od samego początku wegetacji.

Ogólnie można stwierdzić, że chociaż fotosynteza roślin i „straty” w procesie oddychania określają w głównej mierze plon roślin (20), to jest on również uzależniony od szeregu procesów metabolicznych i czynników, które są ściśle ze sobą powiązane i działanie których jest kompleksowe. [9, 23, 27, 30, 47].

Spośród czynników dotyczących samych roślin należy wymienić: a) optymalny wzrost powierzchni asymilacyjnej, b) możliwie najdłuższy czas trwania organów asymilujących, c) maksymalna intensywność i produktywność fotosyntezy, d) duża szybkość przemieszczania produktów fotosyntezy, e) efektywne zużywanie energii oddychania, f) optymalny stosunek części plonu rolniczo-użytecznego do plonu ogólnego, g) wysoka aktywność biologiczna systemu korzeniowego.

LITERATURA

1. Asana R.D., Mani V.S.: Studies in physiological analysis of yield. I. Varietal differences in photosynthesis in the leaf, stem and ear of wheat. *Physiol. Plant.* 3, s. 22, 1950.
2. Asana R.D., Mani V.S.: Studies in physiological analysis of yield. II. Further observation on varietal differences in photosynthesis in the leaf, stem and ear of wheat. *Physiol. Plant.* 8, s. 8, 1955.
3. Asana R.D., Parvaticar S.R., Saxena N.P.: Studies in physiological analysis of yield. IX. Effect of light intensity on the development of the wheat. *Physiol. Plant.* 22, s. 915, 1969.
4. Birecka H.: Effect of (2-chloroethyl) trimethylammonium chloride (CCC) on photosynthesis and photosynthate distribution in oat and wheat after heading. *Bull. Acad. Pol. Sci.*, t. 14, s. 261, 1966.
5. Birecka H., Dakić - Włodkowska L.: Photosynthetic activity and productivity before and after ear emergence in spring wheat. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 35, s. 637, 1966.
6. Birecka H.: Influence of 2-chloroethyl trimethylammonium (CCC) on photosynthetic activity and assimilate distribution in wheat. *Isotopes in plant nutrition and physiology.* IAEA, Vienna, s. 189, 1967.
7. Birecka H., Skupińska J., Bernstein I.: Photosynthetic activity and productivity before and after ear emergence in spring barley. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 36, s. 387, 1967.
8. Birecka H., Wojcieszka U.: Photosynthetic activity and productivity before and after heading in oats. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 37, s. 77, 1968.
9. Black I.N., Watson D.J.: Photosynthesis and the theory of obtaining high crop yields by A.A. Nicziporowicz. *Field Crop Abstr.*, 13, s. 169, 1960.
10. Eilrich G.L., Hageman R.H.: Nitrate Reductase Activity and its Relationship to Accumulation of Vegetative and Grain Nitrogen in Wheat (*Triticum aestivum* L.). *Crop Sci.* 13, s. 59, 1973.

11. Evans L.T. et al.: The phloem of the wheat stem in relation to requirements for assimilate by the ear. *Aust. J. biol. Sci.* 23, s. 743, 1970.
12. Falkowski M., Kozłowski S.: Wpływ nawożenia azotowego na zmiany zawartości cukrów prostych w trawach pastwiskowych. *Post. Nauk Roln.*, 2, s. 43, 1972.
13. Głazewski S.: Wpływ chlorku chlorocholiny (CCC) na wzrost, morfologię i aktywność metaboliczną grochu. *Wyd. Wł. IUNG*, R 110, 1975.
14. Green D.G., Beard J.B.: Seasonal relationship between nitrogen nutrition and soluble carbohydrates in the leaves of *Agrostis palustris* Huds. and *Poa pratensis* L. *Agron. Journ.* 61, s. 107, 1969.
15. Gumiński S.: *Oddychanie roślin*. PWN, 1972.
16. Heichel G.H.: Confirming Measurements of Respiration and Photosynthesis with Dry Matter Accumulation. *Photosynthetica*. 5, s. 93, 1971.
17. Kuszelewski L.: Działanie wysokich dawek nawozów mineralnych na glebach bielicowych lekkich. I. Działanie na plony głównych roślin uprawnych. *Rocz. Nauk Roln.*, ser. A. 90, s. 285, 1965.
18. Kuszniренко S.W.: Nieproduktowne dychanie listjew i ustojcziwost tepłolubnych rasteni k ochłazdzeniu korniewych sistiem. *Fizjoł. Rast.*, 8, s. 345, 1961.
19. Listowski A.: Z zagadnień fizjologii plonowania. *Post. Nauk Roln.*, 4, s. 3, 1975.
20. Lupton F.G.H.: The analysis of grain yield of wheat in terms of photosynthetic ability and efficiency of translocation. *Ann. appl. Biol.*, 61, s. 109, 1968.
21. Nalborczyk E., Gej B.: Comparative investigations on the photosynthetic productivity of different varieties of spring wheat. *Pol. ecol. Stud.*, 1, s. 71, 1975.
22. Neales T.F., Anderson M.J., Wardlaw I.R.: The role of the leaves in the accumulation of nitrogen by wheat during ear development. *Austr. J. Agr. Res.*, 14, s. 725, 1963.
23. Nicziporowicz A.A.: Fotosintez i mineralnyje udobrenja. *Agrochimija*, 1, s. 40, 1964.
24. Osada A.: Relationship between Photosynthetic Activity and Dry Matter Production in Rice Varieties, Especially as Influenced by Nitrogen Supply. *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Tokyo*, 14, s. 117, 1966.
25. Pieczenow W.A.: Pieredwizenje ¹⁴C-asymilatow sacharnoj swiekły pri rozlicznych usłowjach żywienia i uwłaznienia. *Fizjoł. i Bioch. Kult. Rast.* 7, s. 286, 1975.
26. Pietinow N.S., Bierko N.F.: Wlijanje wodnego režima na pogłotitielnuju diejatielnost i intiensiwnost dychanija korniewoj sistemy kukuruzy. *Fizjoł. Rast.*, 8, s. 51, 1961.
27. Pietinow N.S., Szań-Łuń: Wlijanije wodnego režima i mineralnego pitanja na fotosintiez rastienij w swiazi s produktiwnostju. *Fizjoł. Rast.*, 9, s. 309, 1962.
28. Scheibe A., Meyer zu Drewer H.: Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsintensität der Wurzeln unterschiedlicher Genotypen bei Getreidearten. *Zeitschrift für Acer und Pelanzenbau*. 108, 1959.
29. Schneider A.A. et al.: Relationship of mitochondrial efficiency to forage yield in alfalfa. *Crop Sci.* 14, s. 821, 1974

30. Stoy V.: Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring wheat in relation to yield. *Physiol. Plant., Suppl.*, 4, s. 125, 1965.
31. Szczypa E., Wojcieszka U.: Wzrost i produktywność fotosyntezy pszenic ozimych. I. Dynamika wzrostu i przyrost masy roślin. *Pam. Puł.*, 44, s. 31, 1971.
32. Szczypa - Wolska E.: Wpływ wilgotności gleby na produktywność fotosyntezy roślin na przykładzie żyta ozimego. Praca doktorska 1973.
33. Ślusarczyk M.: Zmiany w zawartości i składzie węglowodanów w pszenicy jarej wywołane nawożeniem azotowym. *Pam. Puł.*, 62, s. 1975.
34. Thorne G.N.: Varietal differences in photosynthesis of ears and leaves of barley. *Ann. Bot.*, 27, s. 245, 1963.
35. Thorne G.N.: Photosynthesis of ears and flag leaves of wheat and barley. *Ann. Bot. N.S.*, 29, s. 317, 1965.
36. Wardlaw J.F.: The control and pattern of movement of carbohydrates in plant. *Bot. Review*, 1, s. 79, 1968.
37. Watson D.J.: Comparative physiological studies on the growth of field crops. II. The effect of varying nutrient supply on net assimilation rate and leaf area. *Ann. Bot.*, 11, s. 41, 1947.
38. Watson D.J.: The physiological basis of variation in yield. *Advances in agronomy*, 4, s. 101, 1952.
39. Wojcieszka U.: Badania nad dynamiką niektórych procesów fizjologicznych w późnych fazach rozwoju żyta ozimego (*Secale cereale* L.). Praca doktorska 1969.
40. Wojcieszka U.: Dynamika wzrostu i produktywność fotosyntezy żyta ozimego (*Secale cereale* L.). II. Wpływ chlorku chlorocholiny na wzrost i rozwój roślin oraz na aktywność fotosyntetyczną i akumulację asymilatów. *Pam. Puł.*, 56, s. 31, 1973.
41. Wojcieszka U.: Dynamika wzrostu i produktywność fotosyntezy żyta ozimego (*Secale cereale* L.). III. Wpływ żywienia azotem na długość życia liści oraz na wzrost roślin i ich aktywność fotosyntetyczną. *Pam. Puł.*, 56, s. 51, 1973.
42. Wojcieszka U., Wolska E.: Wpływ chlorku chlorocholiny na aktywność fotosyntetyczną i transport asymilatów do korzeni żyta. *Pam. Puł.*, 62, s. 23, 1975.
43. Wojcieszka U., Wolska E.: Photosynthesis, respiration, translocation and final accumulation of assimilates as effected by nitrogen supply. (w druku).
44. Wojcieszka U.: Dane niepublikowane.
45. Wolska E., Wojcieszka U.: Dane niepublikowane.
46. Zinkiewicz E.: Próba określenia granicy produktywnego zużywania asymilatów u pszenicy jarej w zależności od zróżnicowanego nawożenia azotowego. Praca doktorska 1975.

47. Żółkiewicz W.N.: Wlijanje oraszenja na obmien wieszczestw u jarowej pszenicy w swiazi s jeje produktiwnostju. Fizjoł. Rast. 2, s. 123, 1955.
48. Żółkiewicz W.N.: O sootnoszenii mieźdu intensiwnostju dychanija i sodierżaniem fosforylirowannych sojediniij pri zasuchie. Dokł. Akad. Nauk SSSR, 121, s. 1093, 1958.