

Urszula Wojcieszka-Wyskupajtys

Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa w Puławach

Fizjologiczna rola azotu w kształtowaniu plonu roślin

Część III. Żywienie roślin azotem a produktywność fotosyntezy*

Powszechnie znane jest efektywne oddziaływanie azotu na plon, a wybrane rezultaty badań w tym przedmiocie omówiono w pierwszej części opracowania [37]. Niedobór tego składnika, podobnie jak jego nadmiar ograniczają wzrost roślin, przyrost biomasy, a także plon rolniczy. Dużym zmianom pod wpływem azotu ulega przebieg fotosyntezy, podstawowego procesu w wytwarzaniu biomasy. Przynajmniej częściowo dzieje się to za sprawą bezpośredniego, jak i pośredniego wpływu N na parametry wymiany CO₂, co pokrótce omówiono w drugiej części opracowania [38]. Przedstawione tam wyniki badań wskazywały, że wraz ze wzrostem koncentracji azotu w środowisku bardziej wzrastała intensywność oddychania ciemniowego i fotorespiracji niż intensywność fotosyntezy na jednostkę masy lub powierzchni asymilacyjnej. Ten zróżnicowany wpływ azotu na przebieg procesów kształtujących fotosyntezę netto prowadził do rozszerzenia stosunku fotosyntezy rzeczywistej do fotosyntezy netto, a zatem do zmniejszenia produkcji fotosyntetycznej z jednostki powierzchni asymilacyjnej (tab. 1). W rezultacie efektywność azotu (to znaczy przyrost g biomasy na jednostkę – np. 100 mg – dodanego do środowiska odżywczego azotu) w produkcji biomasy malała wraz ze wzrostem jego koncentracji w środowisku (tab. 1), [37, 38, 39, 40 i wielu innych].

Należy jednak zachować dużą ostrożność w odnoszeniu obserwacji z doświadczeń laboratoryjnych do roślin rosnących w polu. Gregory i in. [11] sugerowali na przykład, że jeśli gleba zawiera około lub powyżej 10⁻³M azotu (a duży procent gleb uprawnych zawiera taką ilość N), jest mało prawdopodobne, aby zawartość azotu w liściach była zmniejszana do tego stopnia, aby bezpośrednio oddziaływać na intensywność fotosyntezy. Jeśli dodatkowo uwzględnimy fakt, że w warunkach dostatecznego żywienia N występuje na ogół pewien nadmiar chlorofilu oraz karboksylazy 1,5-dwufosforanu rybulozy, enzymu odpowiedzialnego za karboksylację 1,5 RuBP z wytworzeniem trioz, to nasuwa się przypuszczenie, że w warunkach wystąpienia przejściowego niedoboru N

* Części I i II ukazały się w nr 1/94 PNR.

Tabela 1. Wpływ żywienia azotem na wybrane parametry wymiany CO₂ w liściach pszenicy (mg CO₂ · dm⁻¹ · h⁻¹) i suchą masę roślin (g na roślinę) [40]

Parametry	Koncentracja N w pożywce [mg N · dm ⁻³]				
	20	60	180	360	odchylenie standardowe
Intensywność fotosyntezy	29,1	35,3	43,1	41,2	3,6–5,9
Aktywność RuBPC	21,7	25,8	29,2	27,1	3,4–4,0
Wydzielanie CO ₂					
— w ciemności	1,28	1,84	2,14	2,46	0,31–0,42
— na świetle	1,36	2,01	2,86	2,97	0,28–0,51
Punkt kompensacyjny CO ₂ (cm ³ CO ₂ · cm ⁻³)	51	49	56	63	4,7–6,0
Sucha masa rośliny	1,37	1,86	3,03	2,47	0,30–0,37

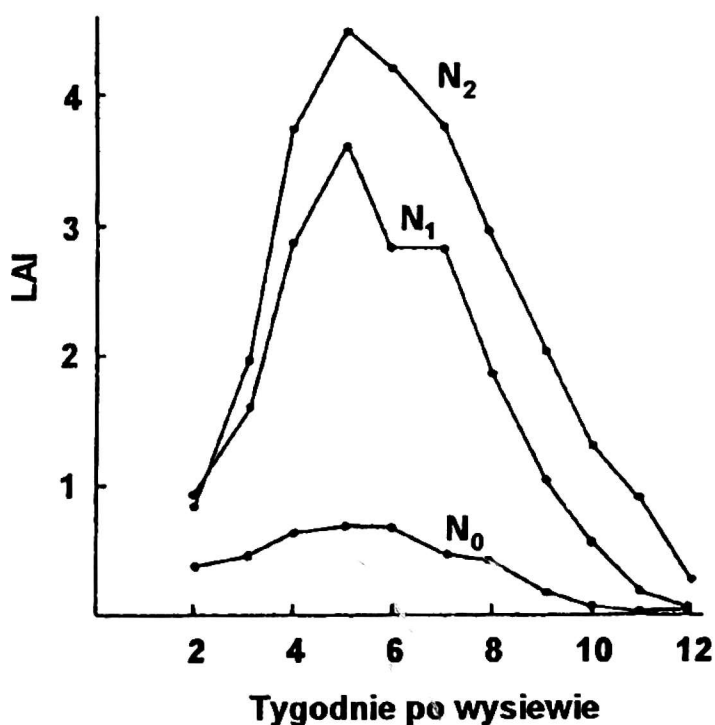
enzym ten może służyć jako źródło protein niezbędnych w liściu dla podtrzymania fotosyntezy [5, 14]. Zgadza się to z obserwacjami Crafts-Brandnera i Salvucciego [6], którzy stwierdzili, że zmniejszenie zapotrzebowania na substancje pokarmowe w wyniku usunięcia strąków soi (symulujące ich opadanie w naturalnych warunkach w czasie stresów) spowodowało przejście dużych ilości karboksylazy/oksygenazy RuBP (Rubisco) z fazy rozpuszczalnej do nierozpuszczalnej. Sugerowało to autorom, a także Chapi-nowi i jego współpracownikom powstanie kompleksów Rubisco z białkami wysoko-cząsteczkowymi i możliwość pełnienia przez Rubisco nie tylko funkcji enzymatycznej (rozpuszczalna forma), ale także możliwości stanowienia formy zapasowej azotu (Rubisco skompleksowana). Stąd też w doświadczeniach polowych intensywność fotosyntezy na jednostkę powierzchni może czasem nie ulegać zmianie w wyniku poprawy zaopatrzenia w azot, mimo zwiększonej akumulacji karboksylazy RuBP i chlorofilu [30]. Niemniej jednak zawartość azotu w liściach może stać się dostatecznie niska, aby oddziaływać na fotosyntezę w rezultacie jego mobilizacji i eksportu z tych organów. Dzieje się to wtedy, kiedy pobieranie azotu z gleby jest niewystarczające, aby sprostać łącznemu zapotrzebo-waniu wszystkich organów rośliny na ten składnik. U zbóż na przykład pobieranie azotu jest silnie zredukowane krótko po zapłodnieniu [10, 35]. Tylko około 40–50% azotu obecnego w kłosach roślin dojrzałych to azot pobrany w okresie wypełniania ziarna [10, 19, 23, 35]. Wartości te mogą być znacznie niższe (20–25%), jeśli w tym okresie wystąpią susza i upały [11]. Pozostała część to N przetransportowany z liści i innych organów asymilacyjnych. To wycofywanie azotu z liści jest naturalnym elementem ich starzenia się, ale zachodzi wcześniej i w większym rozmiarze, jeśli pozostałe organy mają niedobór tego składnika. Również Hay i Walker [13] – omawiając wyniki licznych doświadczeń polowych – postulują, że zawartość azotu w większości gleb może być dostateczna, aby nie ograniczać fotosyntezy netto z jednostki powierzchni w ciągu znacznego okresu życia roślin, jednakże w czasie wytwarzania organów zapasowych i generatywnych zmniej-

szone jego pobieranie, połączone z dużym zapotrzebowaniem tych organów na azot (bulwy ziemniaków, korzenie buraków, ziarniaki zbóż), może powodować reutilizację i ubytki azotu z liści, a w rezultacie obniżenie intensywności fotosyntezy.

Fotosynteza, mimo iż ulega dużym zmianom pod wpływem warunków środowiska (w tym pod wpływem zaopatrzenia w składniki pokarmowe), jest uwarunkowana genetycznie i jest cechą gatunkową i odmianową roślin. Pozytywna korelacja między intensywnością fotosyntezy na jednostkę powierzchni lub masy i plonem występuje jednak tylko w niektórych wypadkach. Bardzo często odmiany charakteryzujące się wysoką intensywnością fotosyntezy dają niższe plony niż odmiany wykazujące niższą intensywność tego procesu. Wynika to z tego, że w produkcji biomasy dużą rolę odgrywa nie tylko intensywność fotosyntezy, ale również wielkość powierzchni asymilacyjnej, a w szczególności długość życia i okres zdolności organów asymilacyjnych do efektywnej fotosyntezy. Stąd też wyrażane są również opinie, że mimo ważnej funkcji, jaką fotosynteza pełni w wytwarzaniu masy roślinnej, intensywność tego procesu nie jest czynnikiem ograniczającym wysokość plonów. Ważną rolę odgrywają też czynniki determinujące wzrost roślin oraz czynniki korzystnie wpływające nie tylko na intensywność fotosyntezy netto ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{godz.}^{-1}$), ale również na aktywność fotosyntetyczną całych roślin ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{roślina}^{-1} \cdot \text{godz.}^{-1}$), która jest kształtowana przez intensywność fotosyntezy, wielkość powierzchni asymilacyjnej i okres aktywności fizjologicznej organów asymilujących, a także na dystrybucję wytworzonych asymilatów.

Azot silnie aktywizuje procesy wzrostowe, wywiera wpływ na rozwój i morfologię roślin. Już podczas kiełkowania azot wpływa na dystrybucję rezerw węgla endospermy pomiędzy pęd i korzeń, a więc jeszcze przed rozwojem aparatu fotosyntetycznego. Może to powodować zróżnicowany rozwój liści i prowadzić w konsekwencji do różnic w wytwarzaniu biomasy roślin nawet wtedy, gdy nie występują różnice w intensywności fotosyntezy z jednostki powierzchni asymilacyjnej.

Pod wpływem azotu następuje wzmożone krzewienie i wytwarzanie odgałęzień bocznych [11, 39, 42 i wielu innych]. Wzrasta ulistnienie (rys. 1) zarówno poprzez zwiększenie liczby liści, głównie w związku ze



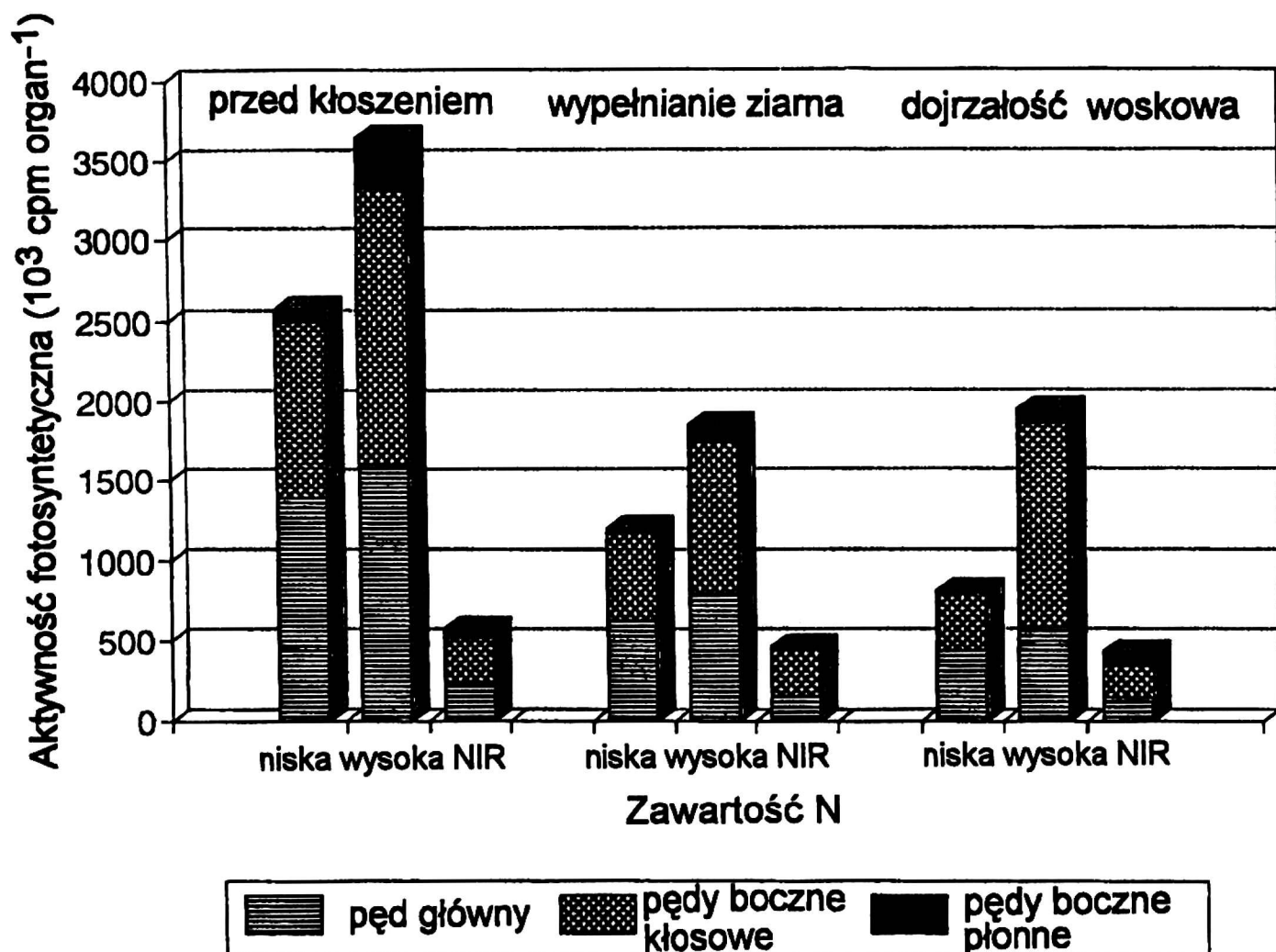
Rysunek 1. Sezonowe zmiany w wartości wskaźnika liściowego (LAI) rzepaku w zależności od żywienia azotem: N₀ – 0; N₁ – 105; N₂ – 210 kg N · ha⁻¹ [1]

Tabela 2. Wpływ azotu na asymilację $^{14}\text{CO}_2$ przez dm^2 blaszek liściowych (10^3cpm) [41]

Blaszka liścia	Przed kłoszeniem		wzrost %	W fazie wypełniania ziarna		wzrost %
	zawartość N			zawartość N		
	niska	wysoka	niska	wysoka		
Flagowego	374	407	9	267	296	11
2	381	419	10	241	272	13
3	232	264	14	168	203	21
4	181	210	16	53	70	32
5	152	181	19			

wzmocnionym rozkrzewieniem, jak i poprzez wzrost powierzchni poszczególnych blaszek liściowych. Nie bez znaczenia jest też działanie azotu, przedłużające aktywność fizjologiczną organów asymilujących, co na przykładzie żyta pokazano w tabeli 2.

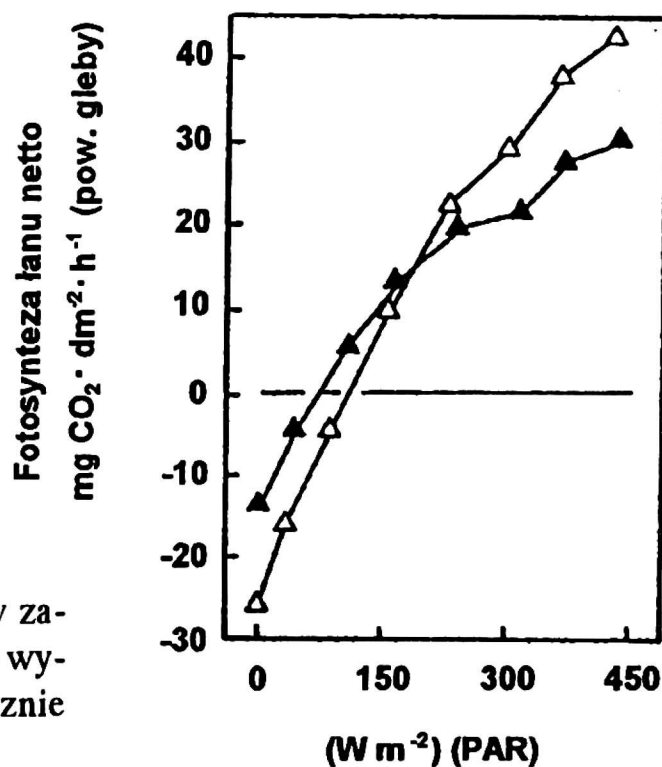
Zwiększona pod wpływem azotu powierzchnia asymilacyjna (zwłaszcza liści, głównych organów asymilujących) oraz przedłużenie okresu jej sprawności fizjologicznej, łącznie ze wzrostem intensywności fotosyntezy z jednostki powierzchni lub masy, powoduje wzrost aktywności fotosyntetycznej całych pędów (rys. 2).



Rysunek 2. Wpływ żywienia azotem na aktywność fotosyntetyczną żyta [41]

Tabela 3. Żywienie azotem a intensywność oddychania organów pędu głównego żyta w fazie dojrzałości mleczej (absorpcja $O_2 - \mu l \cdot g \text{ s.m.}^{-1} \cdot \text{godz.}^{-1}$) [41]

Organ	Zawartość azotu		NIR
	niska	wysoka	
Liść flagowy	486	577	82
Międzywęźle pierwsze	307	377	64
Kłos	674	808	107

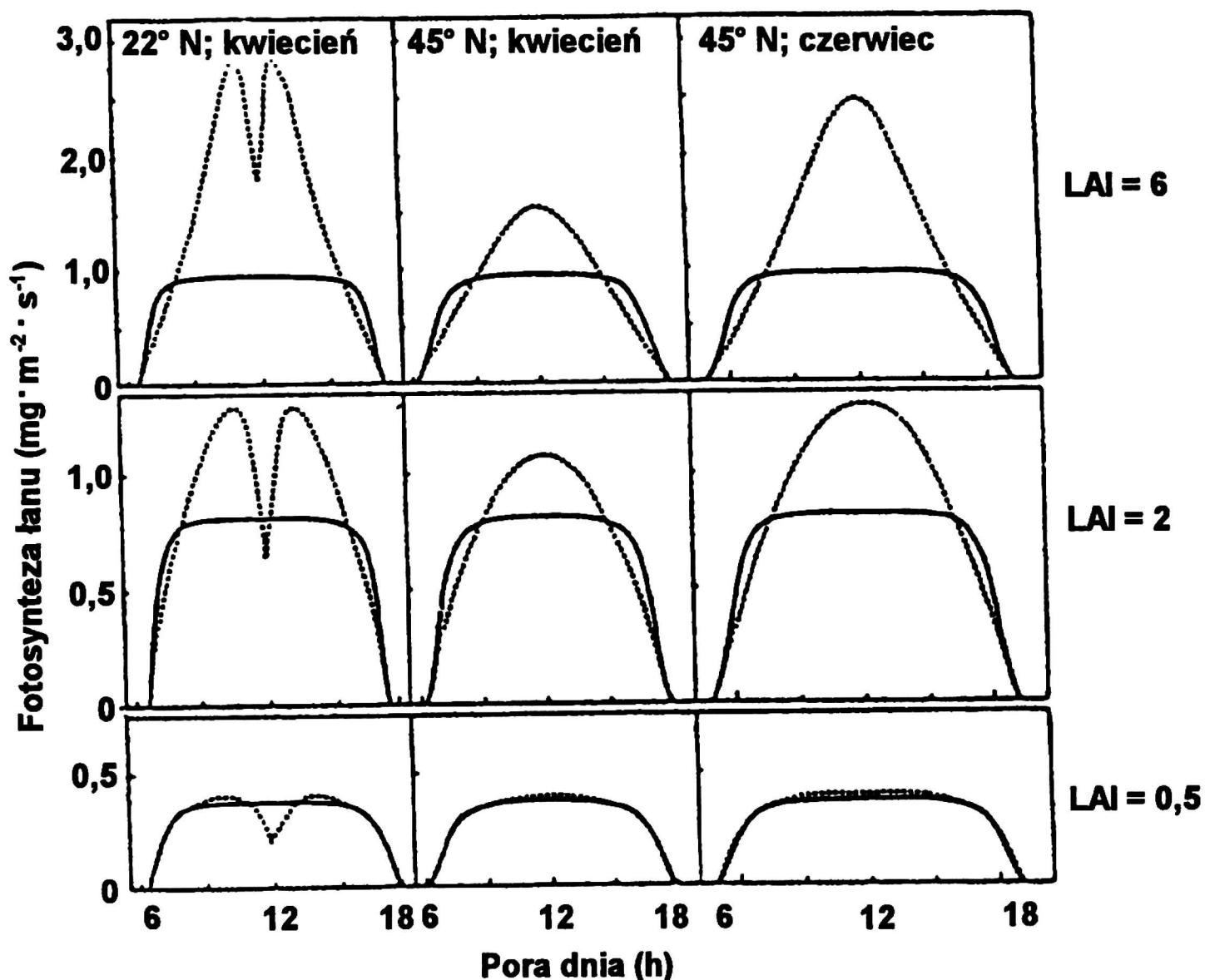


Rysunek 3. Fotosynteza netto łanu żyty w zależności od zawartości N (\blacktriangle – niska; \triangle – wysoka) i intensywności światła fotosyntetycznie czynnego [22]

Z drugiej strony nadmiernie duża powierzchnia asymilacyjna liści może prowadzić do ich wzajemnego zacielenia się i zmniejszenia intensywności fotosyntezy liści zacielenionych, przy nie zmienionej, a często nawet zwiększonej przez azot intensywności oddychania [34, 38, 39, 40, 44], (tab. 1). Ponieważ oddychają nie tylko organy asymilujące dwutlenek węgla, ale również dobrze wyrosnięte pod wpływem N organy minimalnie lub wcale nie asymilujące (tab. 3), to maleje fotosynteza netto roślin nadmiernie zaopatrzonych w azot, maleje wytwarzanie biomasy, zwłaszcza przy niskich intensywnościach światła [21, 22] (rys. 3). Jest to kolejny powód obniżania się efektywności stosowanego N w miarę poprawy jego statusu w środowisku i w roślinach.

W doświadczeniach Selga i in. [25] osłabienie oświetlenia z 250 do 25 $W \cdot m^{-2}$ powodowało dwukrotny spadek intensywności fotosyntezy z jednostki powierzchni, a w konsekwencji ograniczało wytwarzanie biomasy.

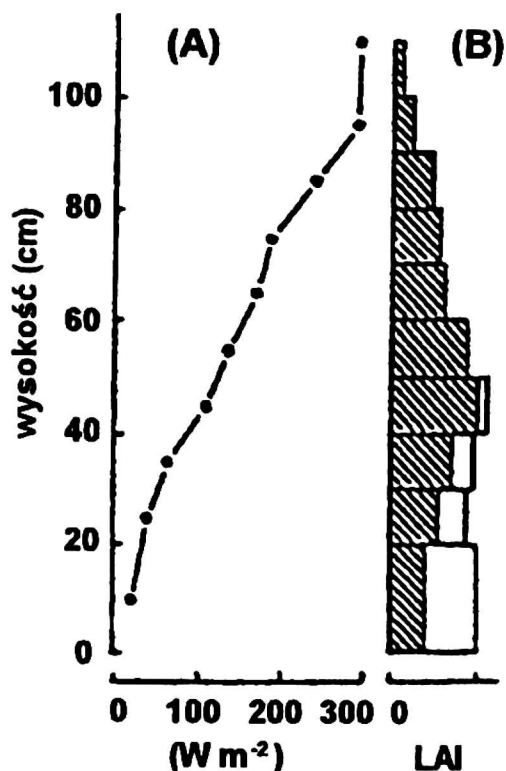
W łanie produktywność fotosyntezy uzależniona jest nie tylko od natężenia oświetlenia powierzchni, ale także od wartości współczynnika powierzchni liści (LAI) w łanie i od kąta ich ustawienia (rys. 4). Natężenie radiacji spada w kolejnych



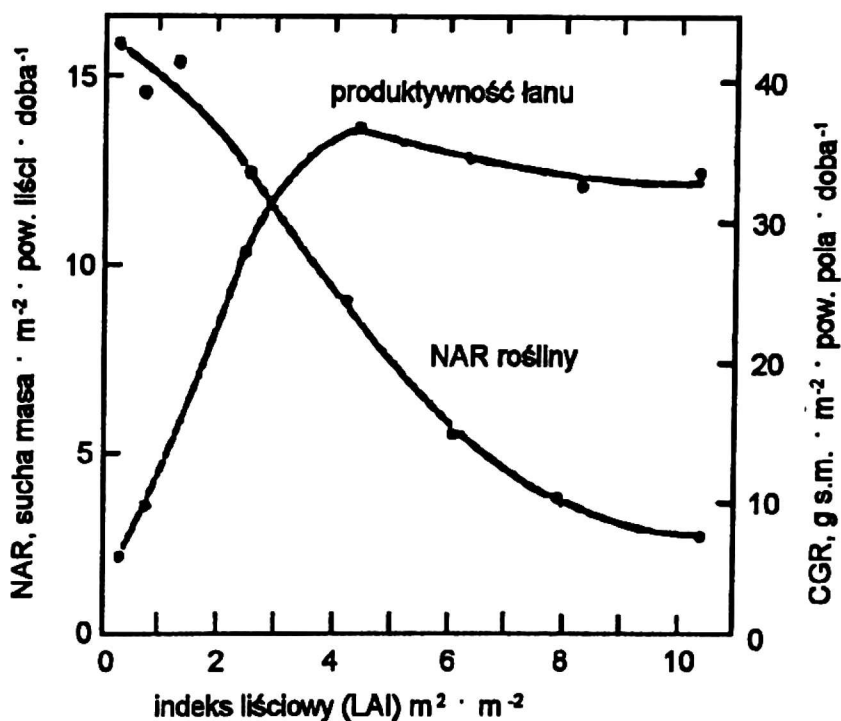
Rysunek 4. Symulacja fotosyntezy w łąnie przy pionowym (-----) lub horyzontalnym (—) ustawieniu liści i wzrastających wartościach LAI [15]

warstwach łąnu (rys. 5) tym bardziej, im bardziej łąn jest zagęszczony, m.in. w wyniku zbyt obfitego nawożenia azotem [16]. Stanowi to jedną z przyczyn tylko częściowego wykorzystania potencjalnych możliwości fotosyntetycznych całkowitej powierzchni liści. Jest to szczególnie ważne, gdy wartości LAI są duże. Według Larchera [16] w łąnie kukurydzy przy wartościach LAI w granicach 4–8 zaledwie kilkanaście procent energii świetlnej, w porównaniu do wolnej przestrzeni, dociera do powierzchni gruntu. W rezultacie spada wartość współczynnika określającego produkcję biomasy jednostki powierzchni liści w ciągu doby (NAR) przy znacznie mniejszych różnicach w całkowitej produkcji łąnu (CGR), która jest iloczynem $NAR \times LAI$ (rys. 6). W efekcie liście dolnych pięter roślin w łąnie lub umiejscowione w głębi korony drzew na ogół nie osiągają punktu wysycenia świetlnego, o czym należy pamiętać przy ocenie potencjalnej produktywności upraw rolniczych [18].

Należy pamiętać, że oddziaływanie azotu na wzrost roślin jest kompleksowe i może prowadzić do rozlicznych rezultatów. Na przykład w doświadczeniu Pearmana i in. [20] z pszenicą zastosowanie $195 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$ powodowało znaczny wzrost



Rysunek 5. Penetracja światła w głąb łanu jęczmienia (A) i udział powierzchni poszczególnych pięter (hachurka – zielonej; biały – zasychającej) w sumarycznej powierzchni liści (B) [3]



Rysunek 6. Intensywność asymilacji netto (NAR) i produktywność łanu (CGR) kukurydzy jako funkcja wzrastającego indeksu liściowego (LAI) [16]

wartości LAI w fazie zapłodnienia w porównaniu do dawki $15\ kg\ N \cdot ha^{-1}$. Wystąpiły tam jednakże również różnice w strukturze łanów. Znacznie większe liście flagowe w obiektach z wysoką dawką azotu stanowiły większy udział w wartości LAI niż liście flagowe w obiektach z niską jego dawką, powodując wyższe tempo starzenia się dolnych liści i pochew w łanach lepiej zaopatrzonych w azot, co prowadziło do obniżenia ich fotosyntezy. W wypadku żyta rośliny o mniejszych niż u pszenicy i innych zbóż blaszkach liściowych (zwłaszcza liście flagowego), rzadziej rozłożonych na pędzie, ze względu na dłuższe niż u pszenicy źdźbła, nie obserwuje się tak wzmożonego starzenia się dolnych liści u roślin lepiej zaopatrzonych w azot, a przeciwnie – przedłużenie ich aktywności fizjologicznej [41].

W wyniku absorpcji promieniowania niebiesko-fioletowego i czerwonego przez barwniki asymilacyjne w głąb łanu przenika mała ich ilość, prowadząc do przewagi promieniowania dalekiej czerwieni nad promieniowaniem czerwonym. Następuje zmiana w składzie spektralnym światła przenikającego przez kolejne warstwy liści, co jest jednym z czynników obniżających produktywność roślin w łanach zwłaszcza zbyt zagęszczonych, m.in. przez nadmierne rozkrzewianie się roślin obficie nawożonych azotem.

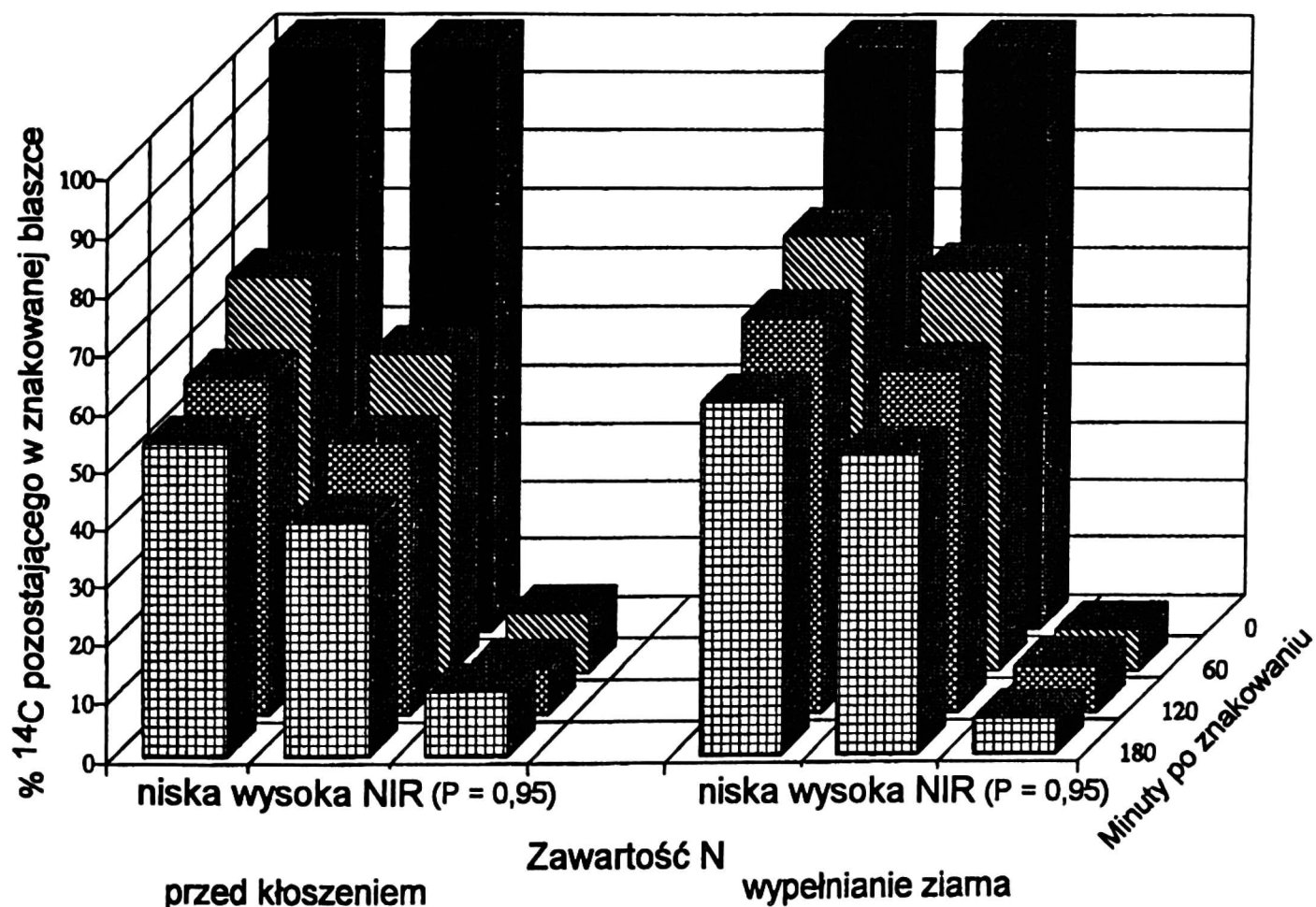
Ograniczenie wzrostu systemu korzeniowego, jakie obserwuje się przy obfitym nawożeniu [4, 7, 37, 38], może spowodować zakłócenia w zaopatrzeniu pędów w pozostałe składniki mineralne i w wodę, prowadząc tym samym do zaburzeń w integracji procesów zachodzących w części nadziemnej i w korzeniach.

Warunkiem intensywnego przebiegu fotosyntezy w dłuższym czasie jest ciągły eksport asymilatów z organów asymilujących (donorów) do organów akceptorów – organów rosnących lub zapasowych (sinków). Mechanizmy regulacji transportu asymilatów omówili między innymi Starck [26], Wardlaw [31, 32, 33]. Jest on regulowany przez szereg czynników endogennych (np. wzrost organów, ich wiek, zawartość hormonów, pojemność naczyń przewodzących) oraz środowiskowych (warunki świetlne, żywieniowe, temperatura i in.).

Wiek organów asymilujących m.in. determinuje retencję substancji pokarmowych związaną ze wzrostem i wytwarzaniem energii w procesie oddychania. Młode liście, na przykład, są bardzo aktywnymi akceptorami asymilatów. Donorami stają się dopiero wtedy, gdy osiągną przynajmniej połowę swych ostatecznych rozmiarów (występują tu różnice międzygatunkowe). W tym okresie z liści roślin C3 eksportowane jest około 50–60% bieżąco wytwarzanych asymilatów, a z liści roślin C4 – nawet do 80% [26].

Eksport produktów fotosyntezy z organów asymilujących tylko w części zależy od warunków panujących w nich samych; duży wpływ ma również aktywność organów akceptorów. Największą aktywnością charakteryzują się merystemy, mają one jednak małą masę, a zatem stosunkowo małą pojemność recepcyjną. Organy zapasowe często charakteryzują się dużą pojemnością akumulacyjną, natomiast wielokrotnie mniejszą niż merystemy aktywnością, w stosunku do jednostki masy [26]. Według Starck [26], Wardlawa [33] i innych priorytet w zaopatrywaniu w asymilaty, a także inne składniki, a nawet hormony, mają przede wszystkim tkanki merystematyczne, charakteryzujące się intensywnym wzrostem komórek i intensywnym oddychaniem. Przy niedostatecznym zaopatrzeniu w asymilaty roślina przede wszystkim ogranicza akumulację substancji pokarmowych w organach spichlerzowych.

W okresie intensywnego wzrostu akceptorów lub intensywniej akumulacji substancji zapasowych (np. w okresie wzrostu bulw ziemniaka, korzeni buraka cukrowego, ziarniaków zbóż, nasion roślin strączkowych) eksport z liści wzrasta bardzo znacznie [31, 33]. Zwiększony eksport z liści roślin motylkowych obserwuje się również podczas zakażenia korzeni bakteriami brodawkowymi [24]. Stosunkowo silnym akceptorem stają się także organy porażone przez choroby (liście, owoce), np. przez rdzę [9]. W roślinach żyta obficie zaopatrzonych w azot asymilaty wytworzone tuż przed kłoszeniem i w fazie wypełniania ziarna szybciej były eksportowane z liści niż u roślin rosnących przy niskim poziomie tego składnika (rys. 7). Przynajmniej częściowo wynikało to z faktu, że kłosa roślin obficie zaopatrzonych w N już we wczesnych fazach wzrostu były aktywniejszym akceptorem w porównaniu do kłosów roślin gorzej zaopatrzonych (rys. 8).

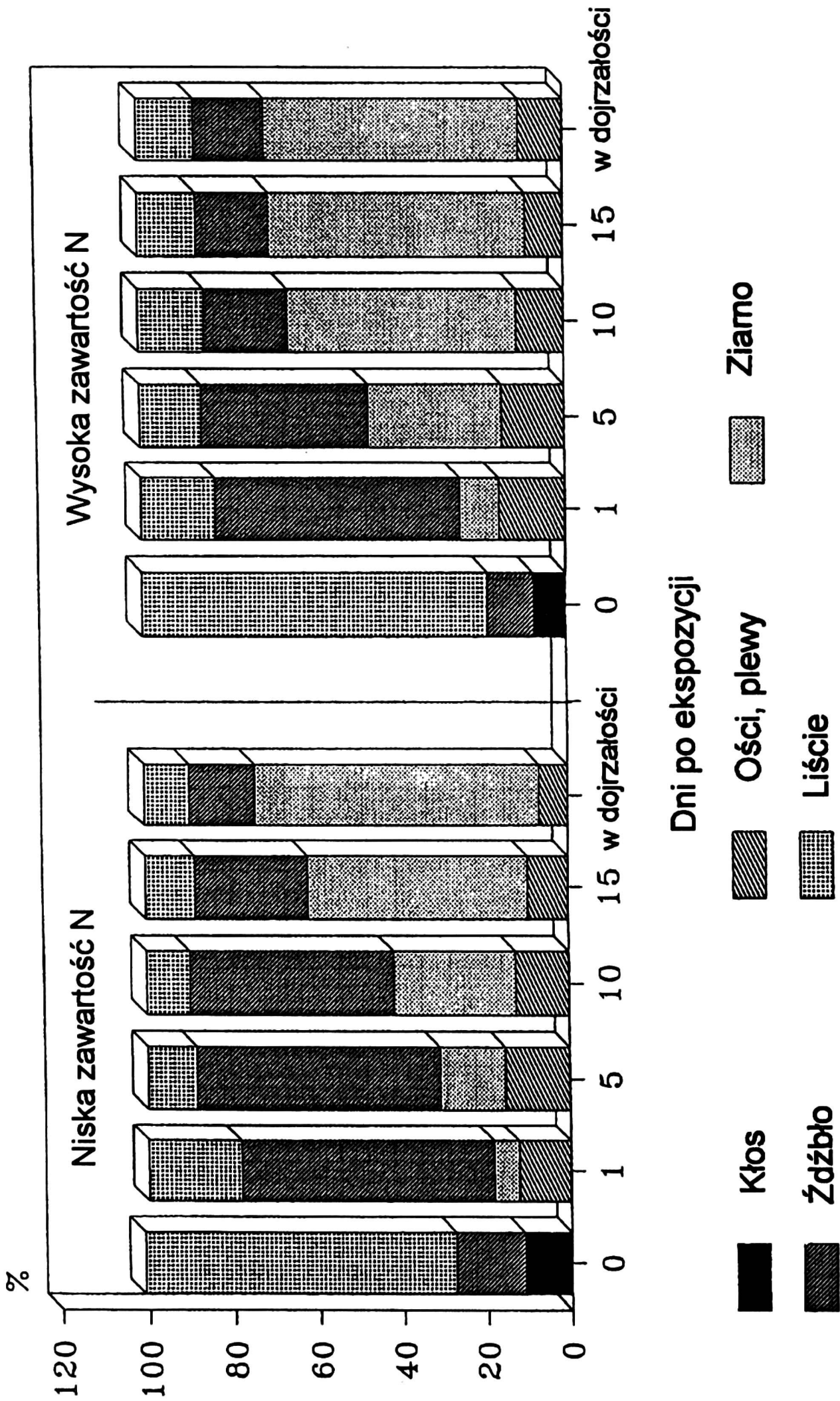


Rysunek 7. Wpływ żywienia azotem na eksport ^{14}C -asymilatów z liści [41]

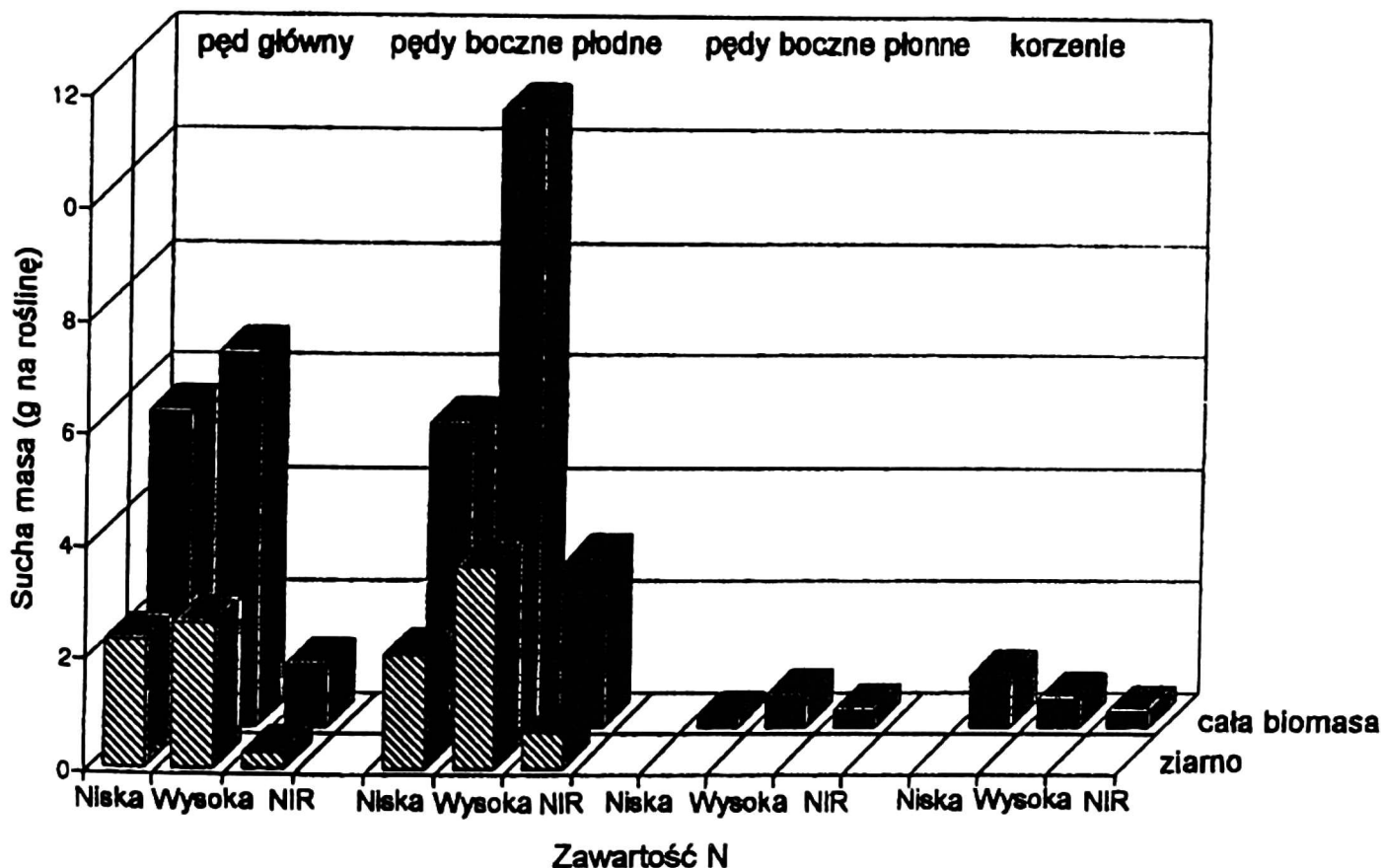
Azot wywiera również wpływ na dystrybucję asymilatów [12, 17, 36, 41, 42, 43, 44]. W roślinach zbóż dobrze zaopatrzonych w azot już we wczesnych fazach rozwoju (krzewienie) produkty fotosyntezy były bardziej bezpośrednio transportowane do kłosa (ziarna), a ich przejściowa akumulacja w organach wegetatywnych i redystrybucja były mniejsze niż u roślin słabiej zaopatrzonych w N (rys. 8).

Zjawisko remobilizacji związków organicznych i składników mineralnych z organów wegetatywnych, w tym ze źdźbeł zbóż rosnących w niesprzyjających warunkach, jest stwierdzane przez wielu autorów [2, 8, 12, 27, 29, 32]. Zgodnie z opinią Wardława [32], Franceshi [8], Starck [27], Starck i in. [28] substancje pokarmowe gromadzone przejściowo w organach wegetatywnych stają się buforowym donorem, umożliwiając uruchamianie substancji pokarmowych w wypadku warunków ograniczających bieżącą produkcję fotosyntetyczną bądź w okresie, kiedy zapotrzebowanie organów akceptorów na asymilaty przewyższa zdolność organów fotosyntetyzujących do ich wytwarzania, np. w okresie wypełniania ziarna zbóż, szybko rosnących bulw ziemniaków czy korzeni buraków.

Bardziej bezpośredni transport asymilatów do ziarna zbóż, odpowiednio zaopatrzonych w azot już we wczesnym okresie wzrostu i rozwoju, oraz mniejsza ich przejściowa akumulacja w źdźble, w porównaniu ze słabo zaopatrzonymi (rys. 8), sugeruje, że zapewnienie roślinom dobrych warunków do wzrostu już na początku wegetacji ma pozytywny wpływ na rozwój organów generatywnych. Wzrasta wtedy



Rysunek 8. Dystrybucja ^{14}C -asymilatów w pędzie po ekspozycji w atmosferze zawierającej $^{14}\text{CO}_2$ w fazie wypełniania ziarna (Radioaktywność całego pędu w czasie zbioru – 100%) [41]



Rysunek 9. Plon suchej masy roślin dojrzałych żyta [41]

pojemność ziarniaków na asymilaty już we wczesnym okresie ich rozwoju. Rezultatem jest wzrost plonu ziarna nie tylko przez zwiększenie produktywnego krzewienia, jak stwierdzano przy późnym stosowaniu azotu [2, 36, 42, 43, 44,], ale również przez zwiększenie plonu ziarna pędów głównych (rys. 9).

W doświadczeniu z żytem zwiększenie pojemności ziarniaków, jako akceptora, w wyniku wczesnego podania azotu, nie było wystarczające na tyle, aby wszystkie związki węgla, wytworzone w zwiększonej pod wpływem N fotosyntezie, mogły być wykorzystane w wytwarzaniu masy ziarna. Znaczna ich część pozostała w organach vegetatywnych do dojrzenia (rys. 8), prowadząc do obniżenia pod wpływem N wartości stosunku plonu ziarna do plonu biomasy całej części nadziemnej (do obniżenia współczynnika plonowania – harvest index).

Nagromadzenie dużej ilości asymilatów w organach vegetatywnych roślin obficie nawożonych azotem (szczególnie w późnych fazach rozwoju) jest kolejnym czynnikiem obniżającym produktywność fotosyntezy, zwłaszcza w odniesieniu do plonu ziarna, czynnikiem obniżającym efektywność nawożenia azotem, wraz ze wzrostem dawek i opóźnianiem terminu jego stosowania.

Jedną z przyczyn nagromadzenia dużej ilości asymilatów w organach vegetatywnych zbóż może być zbyt mała pojemność ziarniaków na wytwarzane asymilaty oraz ograniczona zdolność floemu do transportu asymilatów. Może to mieć miejsce zwłaszcza wtedy, kiedy dobre warunki wzrostu i rozwoju roślin stwarza się zbyt późno.

Struktura floemu w źdźbłach jest bowiem determinowana w bardzo wczesnych fazach rozwoju źdźbła, a czynnikiem określającym tę strukturę jest prawdopodobnie liczba kłosek wykształconych w kłosie – również determinowana bardzo wcześnie.

Podsumowanie

Stres azotowy (jego niedobór i do pewnego stopnia także nadmiar) ogranicza wzrost roślin, syntezę chlorofilu i białek oraz produkcję suchej masy. Wraz ze wzrostem koncentracji azotu w środowisku bardziej wzrasta intensywność oddychania ciemniowego i fotorespiracji niż intensywność fotosyntezy na jednostkę masy lub powierzchni asymilacyjnej. Ten zróżnicowany wpływ azotu na przebieg procesów kształtujących fotosyntezę netto prowadzi do rozszerzania stosunku fotosyntezy rzeczywistej do fotosyntezy netto przy bardzo wysokich koncentracjach N, a zatem do zmniejszania produkcji fotosyntetycznej z jednostki powierzchni asymilacyjnej i efektywności zastosowanego azotu w miarę wzrostu jego koncentracji w środowisku (to znaczy, że w miarę dodawania azotu do środowiska ilość wytworzonej biomasy na jednostkę dodanego N maleje).

Zwiększona pod wpływem azotu powierzchnia organów asymilujących oraz przedłużenie okresu jej sprawności fizjologicznej, łącznie ze wzrostem intensywności fotosyntezy z jednostki powierzchni lub masy, powoduje wzrost aktywności fotosyntetycznej całych pędów i plonu. Nadmiernie duża powierzchnia asymilacyjna liści prowadzi do ich wzajemnego zacieniania się i obniżania intensywności fotosyntezy liści zacienionych przy zwiększonej przez azot intensywności oddychania, a w efekcie do spadku plonu biomasy.

Warunkiem intensywnego przebiegu fotosyntezy w dłuższym czasie jest ciągły eksport asymilatów z organów asymilujących (donorów) do organów akceptorów (organów rosnących lub zapasowych – sinków). Priorytet w zaopatrywaniu w asymilaty, a także inne składniki, a nawet hormony, mają przede wszystkim tkanki merystematyczne. Przy niedostatecznym zaopatrzeniu w asymilaty roślina najsilniej ogranicza akumulację substancji pokarmowych w organach spichlerzowych.

W niesprzyjających dla wegetacji warunkach występuje zjawisko przedwczesnej remobilizacji związków organicznych z organów wegetatywnych. Dzieje się tak w wypadku warunków ograniczających bieżącą produkcję fotosyntetyczną bądź w okresie, kiedy zapotrzebowanie organów akceptorów na asymilaty przewyższa zdolność organów fotosyntetyzujących do ich wytwarzania.

Zapewnienie dobrych warunków do wzrostu już na początku wegetacji ma pozytywny wpływ na rozwój organów generatywnych (np. ziarniaki zbóż), a także zapasowych wegetatywnych (bulwy, korzenie). Wzrasta wtedy ich pojemność na asymilaty, prowadząc do dużych plonów. Nadmierne nawożenie N, zwłaszcza w późnych fazach rozwoju, prowadzi do dużej akumulacji asymilatów w organach wegetatywnych roślin i jest kolejnym czynnikiem obniżającym produktywność fotosyntezy.

Następuje obniżenie stosunku plonu ziarna do plonu słomy u zbóż oraz plonu bulw ziemniaków czy korzeni buraków do pozostałej masy wegetatywnej.

Uzyskane w badaniach wyniki dają przynajmniej częściowe wyjaśnienie przyczyn pozytywnego wpływu nawożenia azotem na produktywność roślin, jak również obniżania się efektywności stosowanego azotu w miarę poprawy zaopatrzenia w ten składnik.

Literatura

- [1] Allen E.J., Morgan D.S. 1972. A quantitative analysis of effects of nitrogen on the growth, development and yield of oilseed rape. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 78: 315–324.
- [2] Birecka H., Wojcieszka U. 1968. Photosynthetic activity and productivity before and after heading in oats. *Acta Soc. Bot. Pol.* 37: 77–100.
- [3] Biscoe P.V., Clark I.A., Gregson K., McGowan M., Monteith J.L., Scott R.K. 1975. Barley and its environment. I. Theory and practice. *Journal of Applied Ecology*, 12: 227–247.
- [4] Chapin F.S. Cyt. Hansson and Göransson 1993.
- [5] Chapin III F.S., Schluze E.D., Mooney H.A. 1990. The ecology and economics of storage plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423–447.
- [6] Crafts-Brandner S.J., Salvucci M.E. 1994. The Rubisco complex protein: a protein induced by fruit removal that forms a complex with ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta*. 194: 110–116.
- [7] Fitchner K., Schulze E.D. 1992. *Oecologia*. 92: 236–241.
- [8] Franceschi V.R. 1986. Temporary storage and its role in partitioning among sinks. 399–409. In: Phloem transport. Alan R. Liss, Inc.
- [9] Frick G.W. 1975. Cyt. Starck 1978.
- [10] Giza A. 1991. Dynamika wzrostu i pobierania składników pokarmowych przez ozime formy pszenżyta, pszenicy i żyta w warunkach zróżnicowanego żywienia NPK. II. Pobieranie azotu i aktywność reduktazy azotanowej. *Pam. Puł.* 99: 75–88.
- [11] Gregory P.J., Marshall B., Biscoe P.V. 1981. Nutrient relations of winter wheat. 3. Nitrogen uptake, photosynthesis of flag leaves and translocation of nitrogen to the grain. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*. 96: 539–547.
- [12] Hansson H.J., Göransson. 1993. Growth and biomass partitioning of *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. and *Festuca ovina* (L.) at different relative addition rates of nitrogen. *Materiały XII Międzynarodowego Kolokwium Żywienia Roślin*. Ed. N.I. Barrow Kluwer Academic Publishers: 207–210.
- [13] Hay R.K.M., Walker A.J. 1992. An introduction to the physiology of crop yield. Ed. Longman Group, U.K. Limited.
- [14] Huffaker R.C., Peterson L.W. 1974. Protein transport in plants and possible means of its regulation. *Ann. Rev. of Plant Physiol.* 25: 363–392.
- [15] Jones H.G. 1983. *Plants and microclimate*. Cambridge Univ. Press.
- [16] Larcher W. 1980. *Physiological plant ecology*. Springer Verlag.
- [17] Olf H., van Andel J., Bakker I.P. 1990. *Func. Ecol.* 4: 193–200.
- [18] Ort D.R., Baker N.R. 1988. Consideration of photosynthetic efficiency at low light as a major determinant of crop photosynthetic performance. *Plant Physiol. Biochem.* 26: 555–365.
- [19] Palta J.A., Fillery I.R.P. 1993. Postanthesis remobilisation and losses of nitrogen in wheat in relation to applied nitrogen. *Materiały XII Międzynarodowego Kolokwium Żywienia Roślin*. Ed. N.I. Barrow, Kluwer Academic Publishers: 199–202.
- [20] Pearman I., Thomas S.M., Thorne G.N. 1978. Effect of nitrogen fertilizer on growth yield of semi-dwarf and tall varieties of winter wheat. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*. 91: 31–45.

- [21] Pearman I., Thomas S.M., Thorne G.N. 1981. Dark respiration of several varieties of winter wheat Given different Amounts of nitrogen fertilizer *Ann. Bot.* 47: 535–546.
- [22] Robson M.J., Parsons A.J. 1978. Nitrogen deficiency in small closed communities ad S 24 regrass. I. Photosynthesis, respiration and dry matter production and partition. *Ann. Bot.* 42: 1185–1197.
- [23] Rosolem C.A., Kato S.M., Machado J.R., Bicudo S.J. 1993. Nitrogen redistribution to sorghum grains as affected by plant competition. *Materiały XII Międzynarodowego Kolokwium Żywnienia Roślin.* Ed. N.I. Barrow, Kluwer Academic Publishers. 219–226.
- [24] Russel W.J., Johnson D.R. 1975. Cyt. Starck 1978.
- [25] Selga M., Vitola A., Kristkalne S., Gubar G.D. 1983. Accumulation of photosynthates in chloroplasts under irradiances and mineral nutrition of cucumber plants. *Photosynthetica.* 17: 171–175.
- [26] Starck Z. 1978. Dystrybucja asymilatów jako jeden z czynników determinujących plon rolniczy. *Post. Nauk Roln.* 1: 17–34.
- [27] Starck Z., Stahl E., Witek-Czupryńska B. 1987. Responsiveness of tomato plants to growth regulators depends on light and temperature conditions. *J. Plant. Physiol.* 128: 121–131.
- [28] Starck Z., Chołuj D., Niemyska B. 1993. Fizjologiczne reakcje roślin na niekorzystne czynniki środowiska. Wydawnictwo SGGW.
- [29] Szczypa-Wolska E. 1976. Wpływ wilgotności gleby na produktywność fotosyntezy żyta ozimego Dańkowskie Złote. Wydawn. IUNG, R(112).
- [30] Thomas S.M., Thorne G.N. 1975. Effect of nitrogen fertilizer on photosynthesis and ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase activity in spring wheat in the field. *Journal of Experimental Botany.* 26: 43–51.
- [31] Wardlaw I.F. 1980. Translocation and source–sink relationship 297–339. W: *The biology of crop productivity.* Ed. Carlson P.S., Acad. Press.
- [32] Wardlaw I.F. 1985. The regulation of photosynthetic rate by sink demand. *British Plant Growth Regul. Group monogr.* 12, Regulation of source and sink in crop plants.
- [33] Wardlaw I.F. 1990. The control of carbon partitioning in plants *New Phytol.* 116: 341–381.
- [34] Wojcieszka U., Wolska E. 1978. Photosynthesis, respiration, translocation and accumulation of assimilates as affected by nitrogen supply. W: *Crop and Animal Productivity.* Ed. Oxford and IBA Publishing CO.
- [35] Wojcieszka U., Wolska E., Giza A. 1989. Wzrost, rozwój, akumulacja suchej masy i pobieranie składników pokarmowych przez pszenżyto jare MAH-183 i pszenicę jarą Kadett. III. Zmiany zawartości N, P, K, Ca i Mg w czasie rozwoju roślin. *Pam. Puł.* 94: 99–118.
- [36] Wojcieszka U. 1992. Wpływ podziału dużych dawek i terminu stosowania azotu na plon owsa oraz na przebieg niektórych procesów fizjologicznych. *Pam. Puł.* 101: 35–50.
- [37] Wojcieszka U. 1994a. Fizjologiczna rola azotu w plonowaniu roślin. I. Oddziaływanie azotu na plon roślin. *Post. Nauk Roln.* 1: 115–126.
- [38] Wojcieszka U. 1994b. Fizjologiczna rola azotu w plonowaniu roślin. II. Żywnienie roślin azotem a fotosynteza, fotorespiracja i oddychanie ciemniowe. *Post. Nauk Roln.* 1: 127–143.
- [39] Wojcieszka U. 1994c. The effect of nitrogen nutrition of soybean on plant growth and CO₂ exchange parameters. *Acta Physiol. Plant.* 16: 263–268.
- [40] Wojcieszka U. 1994d. The effect of nitrogen nutrition of wheat on plant growth and CO₂ exchange parameters *Acta Physiol. Plant.* 16: 269–272.
- [41] Wojcieszka-Wyskupajtys U. Effect of nitrogen nutrition on yield and some physiological parameters in rye plants. 1996. *Acta Physiol. Plant.* 18: 19.
- [42] Wolska E., Wojcieszka U. 1985. Wpływ azotu na przebieg niektórych procesów fizjologicznych oraz na wielkość i strukturę plonu owsa. *Pam. Puł.* 86: 61–78.
- [43] Zinkiewicz E., Skiba T., Burszewska-Samiec H. 1978. Próba określenia zmian w intensywności fotosyntezy, oddychania oraz przyrostów suchej masy pszenic jarych w zależności od zróżnicowanego nawożenia azotem w warunkach polowych. *Pam. Puł.* 69: 133–139.
- [44] Zinkiewicz E., Skiba T. 1978. Produktywność fotosyntezy u pszenicy jarej w zależności od zróżnicowanego nawożenia azotem. Cz. II. Absorpcja ¹⁴CO₂ i rozmieszczenie ¹⁴CO₂ w roślinach. *Pam. Puł.* 70: 145–161.

Physiological role of nitrogen in plant yielding Part III. Nitrogen nutrition of plants and photosynthetic productivity

Summary

The subject of the paper is a discussion of the effect of plant nitrogen nutrition (its deficiency and surplus) on processes affecting photosynthetic productivity and total biomass and agricultural (or economical) yield production. Among others, attention was paid to the effect of nitrogen nutrition on chlorophyll and protein synthesis, as well as on the rate of photosynthesis, photorespiration and dark respiration (process contributing to net photosynthesis) bringing about a rise in the ratio of true to net photosynthesis, which reflects photosynthetic productivity per dm^2 of assimilating area. The influence of nitrogen nutrition on the assimilating area, translocation and final accumulation of the photosynthate in the organs for agricultural usage is also discussed.