

BARBARA KIELISZEWSKA-ROKICKA

4. WYMIANA GAZOWA, GOSPODARKA WODNA I TRANSPORT¹

4.1. WYMIANA GAZOWA I GOSPODARKA WODNA

4.1.1. ZDOLNOŚĆ ASYMLACYJNA

Fraxinus excelsior L. należy do drzew o stosunkowo wysokiej aktywności fotosyntetycznej (Larcher 1969; Harbinson i Woodward 1984). Miarą natężenia fotosyntezy jest szybkość pobierania CO₂ przez określoną powierzchnię lub masę liści w określonym czasie. Najczęściej podaje się natężenie fotosyntezy netto (P_N). Wartość P_N jest różnicą między wartością natężenia fotosyntezy brutto (P_G) i wartością natężenia całkowitego oddychania na świetle (R_L). Całkowite oddychanie na świetle obejmuje fotooddychanie (R_L') i oddychanie mitochondrialne na świetle (R_M). Przybliżone natężenie oddychania mitochondrialnego na świetle (R_M) jest równe 25% oddychania mitochondrialnego w ciemności (R_D) (Julinyová i Masarovičová 1984).

$$P_N = P_G - R_L$$

$$R_L = R_L' + R_M$$

$$R_M = 0,25 R_D$$

¹ Praca recenzowana do druku przez Z. Hejnowicza.

Średnie maksymalne natężenie fotosyntezy netto (P_{Nmax}) liści słonecznych *Fraxinus excelsior* wynosi 20 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹, co w szeregu gatunków drzew ułożonym według zmniejszających się wartości P_{Nmax} stawia jesion wyniosły na jednym z czołowych miejsc: *Populus tremuloides* > *Fraxinus excelsior* > *Betula pendula* > *Salix purpurea* > *Quercus pubescens* > > *Fagus sylvatica* > *Quercus robur* > *Quercus alba* > *Pseudotsuga menziesii* > *Picea abies* > *Pinus cembra* (Larcher 1969). Wartości P_{Nmax} zestawione przez Larchera (1969) dotyczą pomiarów wykonanych w okresie letnim, w warunkach optymalnych dla fotosyntezy i przy normalnym stężeniu CO₂ w powietrzu.

Zdolność asymilacyjna rośliny zależy przede wszystkim od budowy morfologicznej i anatomicznej liści, zawartości chlorofilu, liczby i wielkości szparek, aktywności enzymów związanych z fotosyntezą, a także od funkcjonowania tkanek transportujących. Te cechy rośliny są zależne od jej przynależności do gatunku, odmiany lub ekotypu, a także od stadium rozwoju osobniczego, rozwoju korony drzewa, wieku liści i ich pozycji w koronie (Larcher 1969).

Zdolność asymilacyjną mają nie tylko liście jesionów, ale również liście nie i zielona kora pędów. Fotosynteza liścieni jest bardzo istotna dla wzrostu siewek we wczesnych stadiach rozwojowych, szczególnie dla szybkiego wzrostu w korzystnych warunkach (Marshall i Kozłowski 1974, 1976). Wartości P_N liścieni gatunków drzew badanych przez Marshalla i Kozłowskiego (1976) można uszeregować następująco: *Robinia pseudacacia* > *Ailanthus altissima* > *Fraxinus pennsylvanica* > *Ulmus americana* (patrz: rozdział 5). Fotosynteza zielonej kory bezlistnych pędów *Fraxinus americana* jest równoważona przez oddychanie i nie ma wpływu na natężenie fotosyntezy netto (Keller 1973). Znaczenie fotosyntezy kory młodych pędów polega na produkcji tlenu potrzebnego do oddychania, a nie na produkcji węglowodanów (Hejnowicz 1980; Romberger i in. 1993).

Wymianę gazową uważa się za optymalną, gdy maksymalna ilość węglowodanów jest produkowana na jednostkę transpirowanej wody w danych warunkach środowiska. Na wielkość wymiany gazowej wpływają znacząco czynniki zewnętrzne, takie jak światło, temperatura liścia, stężenie dwutlenku węgla i stężenie tlenu w powietrzu, wilgotność powietrza, prędkość wiatru i warunki glebowe (temperatura gleby, zawartość wody i związków pokarmowych w glebie), a także zanieczyszczenia powietrza.

4.1.2. CZYNNIKI ZEWNĘTRZNE FOTOSYNTETY

Badania bezpośredniego wpływu warunków zewnętrznych na fotosyntezę roślin wyższych jest utrudnione, ponieważ wiele czynników jak: światło, temperatura i wilgotność powietrza, wpływa jednocześnie na funkcjonowanie szperek, a więc także pośrednio na fotosyntezę.

4.1.2.1. ŚWIATŁO

Procesy fotobiologiczne, takie jak fotosynteza, są zależne od promieniowania świetlnego absorbowanego przez liście. Rośliny wykorzystują w fotosyntezie tylko promieniowanie fotosyntetycznie czynne (Photosynthetically active radiation – PAR) o długości fali 400–700 nm. Około 44% energii słonecznej docierającej do Ziemi jest światłem fotosyntetycznie czynnym. Natężenie energii świetlnej w zakresie 400–700 nm w pełnym słońcu (100% PAR) wynosi około $2000 \mu\text{moli m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Do zacienionych środowisk dociera czasami tylko 1% PAR dostępnego w miejscach eksponowanych.

Zróżnicowane warunki świetlne wywołują adaptację liści położonych w różnych częściach drzewostanu lub korony drzewa. Rośliny lub pędy rosnące w cieniu wytwarzają tak zwane liście cieniste, których budowa morfologiczna, anatomiczna i cechy biochemiczne są wysoce wyspecjalizowane dla potrzeb absorpcji światła w warunkach zacienienia (patrz: rozdział 4.1.3). Liście cieniste cechuje niższa zdolność fotosyntetyczna w porównaniu z liśćmi słonecznymi.

Fotosynteza netto (P_N) jest funkcją oświetlenia. Wartość P_N wzrasta liniowo od świetlnego punktu kompensacyjnego, czyli takiego natężenia światła, w którym natężenie fotosyntezy jest równoważone natężeniem oddychania, aż do świetlnego punktu wysycenia, czyli takiego natężenia światła, powyżej którego szybkość pobierania CO_2 i wydzielania O_2 utrzymują się na stałym poziomie. Natężenie fotosyntezy liści młodych drzew *Fraxinus pennsylvanica* osiąga najwyższe wartości maksymalne i średnie przy wysokim natężeniu światła (80–90% PAR). Liście jesionów są tolerancyjne na zacienienie i najefektywniej wykorzystują energię słoneczną przy oświetleniu 4–18% PAR. (Dla porównania – gatunki światłolubne jak brzoza i osika najefektywniej wykorzystują światło 10–50% PAR.) Świetlny punkt kompensacyjny dla liści jesionów stanowi światło o intensywności około 3% PAR. Przy oświetleniu poniżej 3% PAR bilans CO_2

Tabela 1

Wpływ warunków świetlnych na natężenie fotosyntezy i oddychania ciemniowego liści młodych drzew *Fraxinus pennsylvanica* (Celniker 1977)

	Intensywność światła (% PAR)					
	90	80	18	8	4	0,50
P_{max}	7,90	7,30	5,10	3,70	3,00	2,40
P_{sz}	5,20	4,70	3,50	1,40	0,60	-0,6
R_D	0,58	0,68	0,66	0,60	0,59	1,34

P_{max} – maksymalne natężenie fotosyntezy ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$);

P_{sz} – średnie natężenie fotosyntezy ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$);

R_D – natężenie oddychania ciemniowego ($\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

liści jest ujemny, co stwierdził u *Fraxinus excelsior* Vézina (1960), a u *F. pennsylvanica* Celniker (1977) (tab. 1). Świetlny punkt wysycenia liści *F. pennsylvanica* i *F. caroliniana* określa się na około 18% PAR (Celniker 1977; Jones i McLeod 1990). Wraz ze wzrostem natężenia światła w zakresie do $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (około 15% PAR) fotosynteza netto i przewodnictwo szparkowe liści *F. caroliniana* wzrastają liniowo (Jones i McLeod 1990).

Wysycenie świetlne fotosyntezy podrostu jesionu rosnącego pod osłoną lasu następuje przy oświetleniu 9000 lux, a podrostu jesionu wyrosłego na odsoniętym miejscu – przy oświetleniu 42 000 lux (dla podrostu dębu wartości te są, odpowiednio, 7000 i 30 000 lux) (Malkina 1965).

Natężenie oddychania liści zależy od ich położenia w koronie drzewa i od temperatury. Wysokie temperatury stymulują, a niskie – hamują procesy oddechowe. Liście słoneczne oddychają intensywniej niż liście cieniste. Löhr (1969) stwierdziła, że odcięte liście *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica* i *Quercus robur* umieszczone w temperaturze 20°C wykazują podobne natężenie oddychania (tab. 2). Podobieństwo aktywności oddechowej liści, odpowiednio, słonecznych i cienistych różnych gatunków autorka tłumaczy podobną zawartością żywych komórek.

Tabela 2

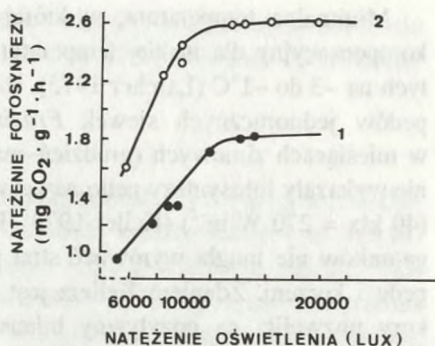
Aktywność oddechowa liści *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica* i *Quercus robur* w czerwcu, w temperaturze 20°C (Löhr 1969)

Gatunek	Natężenie oddychania liści ($\text{mg CO}_2 \text{ 50 cm}^{-2} \text{ godz.}^{-1}$)	
	liście słoneczne	liście cieniste
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	0,83	0,09
<i>Fagus sylvatica</i> L.	0,83	0,11
<i>Quercus robur</i> L.	0,92	0,24

Uwaga: Liście słoneczne pochodzą z górnej części korony drzew, a liście cieniste – z wysokości 1 m powyżej poziomu gruntu. Oświetlenie liści cienistych: *F. excelsior* – 1,1% PAR, *F. sylvatica* – 1% PAR, *Q. robur* – 3,8% PAR.

Ryc. 1. Natężenie fotosyntezy liści jesionu oświetlanych (wg Kniazeva 1970)

1 – błyskami świetlnymi, 2 – światłem równomiernie rozproszonym



Fotosynteza i oddychanie są zależne także od miejsca, które drzewa zajmują na plantacji leśnej. Natężenie fotosyntezy liści 5-letnich osobników *Fraxinus pennsylvanica* rosnących na obrzeżach i w przeredzonej części plantacji w zachodnim Kazachstanie jest 1,5–2,1 razy wyższe niż liści drzew rosnących w środku plantacji. Natężenie oddychania liści jest 1,2–1,7 razy wyższe na obrzeżach plantacji niż w jej środku i stanowi 23–24% całkowitej wymiany gazowej jesionu (Hlebnikova 1958b).

Znaczącą część energii świetlnej absorbowanej przez liście wewnątrz korony drzew i liście siewek rosnących pod okapem drzew stanowią błyski świetlne o różnej częstotliwości pojawiania się i różnym czasie trwania (Evans 1965). Są to plamy światła, które przenikają przez korony drzew i docierają do dna lasu. Dla liści rosnących w cieniu plamy świetlne są źródłem około 50% całej energii świetlnej dostarczanej w ciągu dnia. Krótkotrwałe błyski świetlne (< 1 minuta) zwiększają szybkość wiązania CO₂, a błyski świetlne o dłuższym czasie trwania mogą mieć także znaczący wpływ na stosunki wodne rośliny (Thornley 1974; Gaudillere 1977). Harbinson i Woodward (1984) stwierdzili, że błyski świetlne stymulują fotosyntezę netto liści młodych osobników *F. excelsior* rosnących pod okapem innych drzew, gdzie dociera tylko 1,5% PAR. W tych warunkach liście jesionu osiągają stan wysycenia świetlnego już przy natężeniu energii świetlnej 153 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (około 8% PAR). Jednakże natężenie fotosyntezy młodych siewek jesionu oświetlanych światłem równomiernie rozproszonym jest wyższe niż siewek oświetlanych błyskami światła o takim samym natężeniu (Kniazeva 1970) (ryc. 1).

4.1.2.2. TEMPERATURA

Temperatura wpływa na fotosyntezę bezpośrednio przez aktywację lub hamowanie enzymów ciemnej fazy fotosyntezy. Temperatura reguluje też aktywność enzymów związanych z procesem oddychania. Reakcje fotochemiczne fotosyntezy są prawie niezależne od temperatury. Pośredni wpływ temperatury na fotosyntezę i oddychanie polega na regulowaniu ruchów szparek, szybkości dyfuzji CO₂ i translokacji węglowodanów (Larcher 1969).

Minimalna temperatura, w której zachodzi fotosynteza netto (punkt kompensacyjny dla niskiej temperatury), jest określana dla drzew liściastych na -3 do -1°C (Larcher 1975). Badania wymiany gazowej bezlistnych pędów jednorocznych siewek *Fraxinus americana* i *Populus tremula* w miesiącach zimowych (grudzień–marzec) w warunkach laboratoryjnych nie wykazały fotosyntezy netto nawet w korzystnych warunkach świetlnych ($40 \text{ klx} = 270 \text{ W m}^{-2}$) (Keller 1973). Fotosynteza kory obu wymienionych gatunków nie mogła wyrównać strat poniesionych w wyniku oddychania pędu i korzeni. Zdaniem Kellera jest nieprawdopodobne, aby fotosynteza kory pozwoliła na pozytywny bilans CO_2 podczas zimowych miesięcy w warunkach klimatycznych środkowej Europy.

Optymalna temperatura dla pobierania CO_2 przez drzewa liściaste strefy umiarkowanej jest określana na 15 – 25°C i zależy od wieku drzew, ich pochodzenia, a także od pory roku (Larcher 1975).

Maksymalną temperaturę, w której u drzew liściastych zachodzi fotosynteza netto (punkt kompensacyjny dla wysokiej temperatury) określa się na 40 – 45°C (Larcher 1975), a nawet 48°C (Stojanov 1964). *F. excelsior* należy do gatunków liściastych bardzo odpornych na podwyższoną temperaturę, natomiast *F. americana* do gatunków o pośredniej odporności. Maksymalna temperatura, w której zarejestrowano fotosyntezę netto liści *F. excelsior*, to 44°C (dla *F. americana* – temperatura 40°C). W liściach *F. excelsior* w temperaturze 46°C procesy oddychania dominują nad procesami asymilacji CO_2 , natomiast w liściach *F. americana* procesy oddychania przeważają już w 42°C (Stojanov 1964).

4.1.2.3. DWUTLENEK WĘGLA

Dwutlenek węgla jest substratem w procesie asymilacji węgla, a poziom CO_2 jest czynnikiem wpływającym bezpośrednio na aktywność asymilacyjną liści (Taylor i Terry 1984). Stężenie CO_2 w powietrzu wewnątrz lasu zmienia się w ciągu doby i zależy od natężenia fotosyntezy i oddychania organizmów oraz od panującego tam mikroklimatu. Pod okapem drzew na wysokości 35 cm stężenie CO_2 waha się od 150 do $380 \mu\text{l CO}_2 \text{ l}^{-1}$ powietrza. Obniżenie stężenia CO_2 poniżej $180 \mu\text{l CO}_2 \text{ l}^{-1}$ powietrza powoduje wyraźne obniżenie natężenia fotosyntezy *F. excelsior*, *Quercus robur* i *Tilia* ssp. (Malkina 1965). Pomiar stężenia CO_2 wewnątrz liścia, w przestrzeniach międzykomórkowych, pozwalają pominąć wpływ czynników ze-

wewnętrznych na przewodnictwo szparek i określić bezpośrednią zależność fotosyntezy od poziomu CO_2 (Farquhar i in. 1980; Farquhar i von Caemmer 1982).

4.1.2.3.1. STĘŻENIE KOMPENSACYJNE CO_2

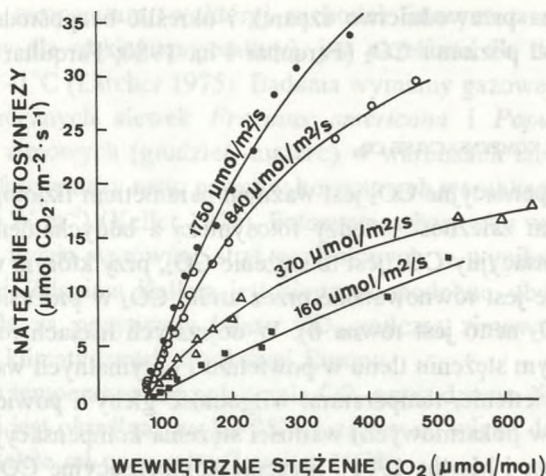
Stężenie kompensacyjne CO_2 jest ważnym parametrem fizjologicznym charakteryzującym zależność między fotosyntezą a oddychaniem na świetle. Punkt kompensacyjny CO_2 jest to stężenie CO_2 , przy którym wiązanie CO_2 w fotosyntezie jest równoważone przez utratę CO_2 w procesie oddychania (wymiana CO_2 netto jest równa 0). W dojrzałych liściach roślin typu C_3 , przy normalnym stężeniu tlenu w powietrzu i optymalnych warunkach środowiska (oświetlenie, temperatura, wilgotność gleby i powietrza, dostępność związków pokarmowych) wartości stężenia kompensacyjnego CO_2 są zbliżone (Bauer i Martha 1981). Stężenie kompensacyjne CO_2 dla szeregu gatunków, w tym drzew liściastych, wynosi 31–40 $\mu\text{l CO}_2 \text{ l}^{-1}$ powietrza.

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

4.1.2.3.2. PODWYŻSZONE STĘŻENIE CO_2

Stężenie CO_2 w atmosferze podniosło się od około 300 $\mu\text{l l}^{-1}$ na początku tego stulecia do około 350 $\mu\text{l l}^{-1}$ obecnie i, jak powszechnie uważa się, może osiągnąć 600 $\mu\text{l l}^{-1}$ w połowie XXI wieku (Schneider 1989; Amthor 1991). Podwyższony poziom CO_2 może wpływać na wzrost roślin bezpośrednio przez stymulację fotosyntezy (efekt nawożenia) i pośrednio, przez zmiany klimatyczne (efekt szklarniowy).

Krótkotrwałe działanie podwyższonego stężenia CO_2 w przestrzeniach międzykomórkowych stymuluje natężenie fotosyntezy liści (Eamus i Jarvis 1989). Dwutlenek węgla o stężeniu dwukrotnie wyższym od normalnego powoduje wzrost natężenia fotosyntezy średnio o 61% u drzew liściastych i o 40% u drzew iglastych. Ta różnica jest związana prawdopodobnie z większą



Ryc. 2. Zależność natężenia fotosyntezy od stężenia CO_2 wewnątrz liścia *Fraxinus pennsylvanica* i od natężenia promieniowania świetlnego (wg Davis i in. 1987)

zdolnością asymilacyjną drzew liściastych (Ceulemans i Saugier 1992). Stężenie CO_2 dwukrotnie wyższe od normalnego stymuluje natężenie fotosyntezy liści *Fraxinus pennsylvanica* o 70–100% (Davis i in. 1987). Wpływ podwyższonego stężenia CO_2 na wymianę gazową jest modyfikowany przez ilość energii świetlnej docierającej do powierzchni liści (ryc. 2).

Dłuższe działanie podwyższonego stężenia CO_2 często powoduje obniżenie zdolności asymilacyjnej drzew. Siewki *F. pennsylvanica*, po jednym sezonie wzrostu w obecności CO_2 o stężeniu trzykrotnie wyższym od normalnego, wykazują istotnie niższe przewodnictwo szparkowe i zmniejszoną zdolność asymilacyjną (Williams i in. 1986).

Stymulacja fotosyntezy krótkotrwałym działaniem podwyższonego stężenia CO_2 jest u roślin typu C_3 wynikiem zwiększonej dostępności CO_2 , jako substratu dla karboksylazy rybulozo-1,5-dwufosforanowej (= Rubisco) – kluczowego enzymu w procesie fotosyntezy (Eamus i Jarvis 1989; Woodward i in. 1991). Wpływ długotrwałego działania podwyższonego stężenia CO_2 na rośliny powoduje często obniżenie ilości i aktywności Rubisco (Van Oosten i in. 1992; Wilkins i in. 1994), co może być wynikiem represji enzymu przez końcowy produkt fotosyntezy (Sheen 1990). Utrzymanie wysokiego natężenia fotosyntezy przy długotrwałym działaniu pod-

wyższego stężenia CO₂ może się wiązać z intensywnym przemieszczaniem produktów asymilacji do aktywnego organu-akceptora (Downton i in. 1987; Mousseau i Saugier 1992).

4.1.3. CZYNNIKI WEWNĘTRZNE FOTOSYNTEZY

4.1.3.1. STRUKTURA LIŚCI

Mezofil liści jesionów jest zbudowany z dwóch warstw komórek miękiszu palisadowego i trzech warstw komórek miękiszu gąbczastego, w przeciwieństwie do takich gatunków jak *Tilia cordata*, *Acer platanoides* i *Aesculus hippocastanum*, które mają jedną warstwę komórek miękiszu palisadowego. Zdolność asymilacyjna liści nie zależy jednak od liczby warstw komórek miękiszowych, lecz od całkowitej grubości miękiszu. Liście cieniste wykształcają blaszki liściowe cieńsze, o większej specyficznej powierzchni niż liście słoneczne. Specyficzna powierzchnia liścia (SLA) jest wskaźnikiem rozwoju blaszki liściowej i wyraża stosunek całkowitej powierzchni liści do ich świeżej lub suchej masy (cm² g⁻¹). Löhner (1969) podaje specyficzną powierzchnię słonecznych i cienistych liści *Fraxinus excelsior*: liście słoneczne 40 cm² g⁻¹ świeżej masy, liście cieniste 126,8 cm² g⁻¹ świeżej masy.

Komórki mezofilu liści cienistych, zwłaszcza miękiszu palisadowego, mają mniejsze rozmiary niż komórki mezofilu liści rosnących na słońcu. W odróżnieniu od liści słonecznych, liście cieniste cechuje także mniejsza gęstość komórek skórki i szparek oraz mniejsza długość nerwów (tab. 3). Wzrost komórek mezofilu liści *F. pennsylvanica* rosnących w cieniu (4% PAR) kończy się już około 20 maja, natomiast wzrost komórek mezofilu liści słonecznych (90% PAR) trwa do połowy czerwca (Malkina 1975). Wysokość komórek palisadowych liści cienistych *F. pennsylvanica* wynosi średnio 23 μm, a liści słonecznych – średnio 40 μm.

Szparki u jesionów występują tylko po spodniej stronie liścia. Według Schramma (1912) liczba szparek liści *F. excelsior* w części nasłonecznionej korony wynosi średnio 1265 mm⁻², a w części zacienionej 478 mm⁻² (tab. 3). Pisek i in. (1970) stwierdzili w liściach *F. excelsior* przy świetle o natężeniu 10 000 lux 167 szparek na 1 mm². Średnia maksymalna szerokość szparek *F. excelsior* jest równa 3,5 μm, co stanowi 40–50% ich długości. Pod tym

Tabela 3
Charakterystyka liści *Fraxinus excelsior* L. w części nasłonecznionej (L.s.) i części zacienionej (L.c.) korony drzewa według Schramma (1912) i Gordienki (1970)

Cechy budowy liści	Schram (1912)		Gordienko (1970)			
	L.s.	L.c.	L.s.		L.c.	
			I	II	I	II
Grubość blaszki μm	204	176	280	394	256	241
Grubość miększu palisadowego (a) μm	97	75	150	190	114	118
Grubość miększu gąbczastego (b) μm	75	71	93	139	94	96
Współczynnik mezofilu (a/b)	1,29	1,06	1,36	1,60	1,21	1,23
Wysokość komórek palisadowych (μm)	–	–	95	117	69	66
Średnica komórek palisadowych (μm)	–	–	18	17	17	18
Liczba komórek górnej skórki mm^{-2}	1640	1458	–	–	–	–
Liczba komórek dolnej skórki mm^{-2}	5577	1616	–	–	–	–
Liczba szparek mm^{-2}	1265	478	–	–	–	–
Długość nerwów mm^{-2}	11,8	9,3	–	–	–	–

L.s. – liście słoneczne, L.c. – liście cieniste (jak w tab. 2).

I – liście jesionów rosnących w monokulturze; II – liście jesionów rosnących w mieszanej uprawie dębowo-jesionowej z 30% udziałem jesionu.

względem jesiony są wyjątkiem wśród drzew liściastych, u których szerokość szparek stanowi najczęściej 25–38% ich długości, a u *Quercus robur* i *Fagus sylvatica* – 15% długości (Pisek i in. 1970).

Szparki liści drzew w różnych częściach tego samego drzewostanu mają różne maksymalne i minimalne szerokości. Maksymalną szerokość szparek liści *Fraxinus pennsylvanica* na północnym skraju drzewostanu określono na 3,38–4,42 μm (średnia 3,08 μm), a minimalną szerokość na 2,24 μm . Na południowym skraju tego samego drzewostanu maksymalna szerokość szparek mieści się w granicach 3,25–3,70 μm (średnia 2,43 μm), a minimalna szerokość jest bliska około 1 μm (Hlebnikova 1958b).

Grubość blaszek liściowych *Fraxinus americana* może być o 20% niższa na północnej stronie korony drzewa niż na stronie południowej i o 30% niższa wewnątrz korony, podczas gdy u drzew z rodzajów *Acer*, *Quercus*, *Ulmus* różnice grubości blaszki liściowej między ekspozycją południową a wewnątrz korony sięgają 100% (Wylie 1951). Gordienko (1970) wykazał, że liście słoneczne drzew *F. excelsior* rosnących w monokulturach mają cieńsze blaszki liściowe i mniejsze rozmiary komórek mezofilu niż liście jesionów rosnących w mieszanej kulturze dębowo-jesionowej (tab. 3).

4.1.3.2. ZAWARTOŚĆ CHLOROFILU

Liście słoneczne zawierają więcej chloroplastów niż liście cieniste. Liście siewek *F. pennsylvanica* rosnących przy oświetleniu 90% PAR zawierają $315 \cdot 10^7 \text{ dm}^{-2}$ chloroplastów, a przy oświetleniu 8% PAR – $105 \cdot 10^7 \text{ dm}^{-2}$.

Tabela 4
Zawartość chlorofilu w liściach *Fraxinus excelsior* (Harbinson i Woodward 1984), *F. pennsylvanica*, *Betula pendula*, *Acer platanoides*, *Aesculus hippocastanum* (Celniker 1975) w zależności od intensywności światła (% PAR)

Intensywność światła PAR [%]	Chlorofil (mg dm ⁻²)				
	<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>Fraxinus pennsylv.</i>	<i>Betula pendula</i>	<i>Acer platanoides</i>	<i>Aesculus hippocast.</i>
90,0	–	3,06	4,18	3,90	4,18
50,0	–	3,35	3,95	3,98	5,35
18,0	–	3,40	3,82	4,85	5,65
8,0	–	3,64	3,45	5,50	5,12
4,0	–	3,84	2,90	5,45	5,26
1,5	3,9	–	–	–	–
0,5	–	3,50	–	3,51	4,40

Dla porównania, liście *Betula pendula* zawierają, odpowiednio, $439 \cdot 10^7$ dm⁻² i $168 \cdot 10^7$ dm⁻², a liście *Populus tremula* $697 \cdot 10^7$ dm⁻² i $271 \cdot 10^7$ dm⁻² chloroplastów (Celniker 1975a). Chloroplasty są większe w cienistych niż w słonecznych liściach i u *Fraxinus pennsylvanica* przy 90% PAR objętość ich wynosi średnio 19,4 μm³, przy 8% PAR 46,4 μm³, przy 4% PAR 43,2 μm³ (Celniker 1975b).

Zawartość chlorofilu w liściach drzew jest najwyższa w fazie pełnego rozwoju liści (czerwiec–lipiec) (Broshchilova i in. 1988). Liście młodych drzew *F. pennsylvanica* i innych drzew liściastych rosnących w intensywnym świetle zawierają mniej chlorofilu niż liście drzew rosnących w zacienieniu. Najwięcej chlorofilu, w przeliczeniu na powierzchnię liści, a także na jeden chloroplast, zawierają liście rosnące przy 4–8% PAR (Celniker 1975b) (tab. 4). Kora jednorocznych pędów *F. excelsior* zawiera 1,6–2,8 mg chlorofilu dm⁻² (Gundersen 1954).

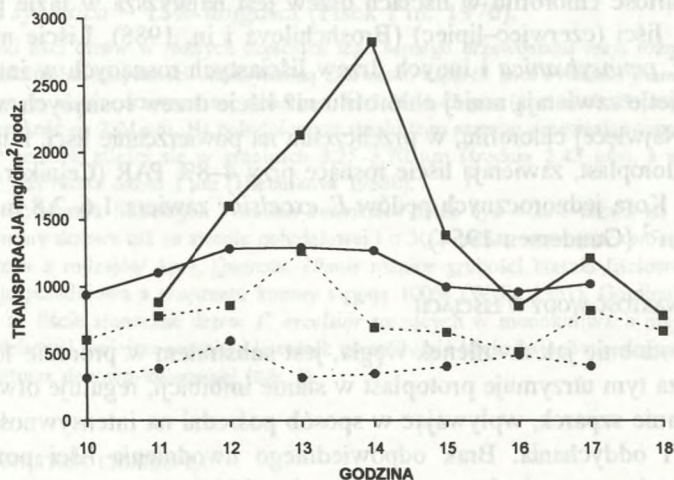
4.1.3.3. ZAWARTOŚĆ WODY W LIŚCIACH

Woda, podobnie jak dwutlenek węgla, jest substratem w procesie fotosyntezy. Poza tym utrzymuje protoplast w stanie imbibicji, reguluje otwieranie i zamykanie szparek, wpływając w sposób pośredni na intensywność fotosyntezy i oddychania. Brak odpowiedniego uwodnienia liści powoduje zmniejszenie natężenia fotosyntezy (Larcher 1969).

Niskie wartości P_N przy wysokim niedoborze wody w liściach *F. excelsior* stwierdzili Polster i współpracownicy (1960) na terenie niziny węgierskiej. Pozytywną zależność między zawartością wody w liściach *F. excelsior*

sior a fotosyntezą netto zarejestrował Gordienko (1970), badając wymianę gazową w 24-letnich monokulturach jesionowych i w mieszanych kulturach dębowo-jesionowych z 30% udziałem jesionu. Jesiony tworzą ażurowe korony i dlatego w monokulturach jesionowych światło słoneczne łatwiej przenika do wnętrza lasu niż w kulturach mieszanych. Temperatura powietrza, gleby do głębokości 35 cm oraz powierzchni pnia i liści są wyższe w monokulturze jesionowej niż w kulturze dębowo-jesionowej. Natężenie transpiracji jest dwu-, trzykrotnie wyższe, a uwodnienie liści niższe w kulturach jesionowych niż w mieszanych (ryc. 3). Jednocześnie natężenie fotosyntezy jest wyższe w liściach *F. excelsior* rosnących w mieszanych kulturach.

Natężenie fotosyntezy jesionów jest znacznie niższe w drugiej połowie sezonu wegetacyjnego z powodu niedostatku wody, co na przykładzie *F. pennsylvanica* wykazał Dimitrov (1968). Stres wodny powoduje zamykanie szparek oraz obniżenie zdolności asymilacyjnej liści *F. pennsylvanica* (Abrams i in. 1990). Jesiony mają zdolność przystosowywania wymiany gazowej do warunków klimatycznych jak: oświetlenie, temperatura, niedobór wody w glebie. Siewki *F. pennsylvanica* pochodzące z obszarów o znacznej suszy (Południowa Dakota – roczne opady 478 mm) wykazują utrwalone genetycznie zmiany adaptacyjne w budowie morfologicznej i anatomicznej liści (mniejsza powierzchnia, większa grubość blaszki



Ryc. 3. Natężenie transpiracji liści 24-letnich drzew *Fraxinus excelsior* rosnących na Ukrainie w monokulturach (linie ciągłe) i w mieszanych kulturach dębowo-jesionowych z 30% udziałem jesionu (linie przerywane) (wg danych Gordienko 1970)

■ – 24 VI, ● – 22 VII

liściowej, mniejsza gęstość szparek) w porównaniu z siewkami z terenów o znacznie większej wilgotności (stan Nowy Jork – roczne opady 1156 mm). W efekcie, w warunkach stresu wodnego, siewki pochodzące z obszarów suchych wykazują wyższe wartości P_{Nmax} i P_N niż siewki z obszarów wilgotnych (Abrams i in. 1990).

Davis i Kozłowski (1977) stwierdzili, że liście siewek *Fraxinus americana* poddane silnemu stresowi wodnemu odzyskują turgor w ciągu 24 godzin po nawodnieniu, ale wielkość szparek i natężenie fotosyntezy dopiero po 16 dniach osiągały wartości z okresu poprzedzającego stres.

4.1.4. GOSPODARKA WODNA

Stosunki wodne rośliny określa bilans wodny, czyli ilość wody pobranej przez korzenie i ilość wody utraconej przez liście w procesie transpiracji (Jarvis 1975). Woda w roślinie stanowi nieprzerwany system łączący wodę w glebie z parą wodną w atmosferze. Istotnym czynnikiem charakteryzującym ten system jest potencjał wodny liścia – chemiczny potencjał wody wyrażony w jednostkach ciśnienia.

Składowe wartości potencjału wodnego są różne w różnych częściach drogi prowadzącej z gleby poprzez ksylem korzeni, pnia i liści, komórki mezofili i przestrzenie powietrzne liści do atmosfery. W wodnej części drogi transportu potencjał wodny określają ciśnienie hydrostatyczne w apoplacie (P_a) i wewnątrz komórek (turgor, P_k), ciśnienie osmotyczne (π) i potencjał grawitacyjny (ψ_g), który jest funkcją gęstości roztworu wodnego (p_w), przyspieszenia grawitacyjnego (g) i wysokości (h) (Taiz i Zeiger 1991). Potencjał wodny liści (ψ_l) można więc przedstawić za pomocą następującego wzoru:

$$\psi_l = P_a + P_k - \pi + \psi_g$$

W liściach wysoko położonych w koronie drzewa potencjał grawitacyjny równoważony jest ujemnym ciśnieniem w apoplacie, powstającym w wyniku transpiracji. W gazowych obszarach drogi transportu wody na wielkość potencjału wodnego wpływają ujemne ciśnienie na powierzchni apoplastu i względna wilgotność powietrza (Taiz i Zeiger 1991). Im większy jest deficyt wodny rośliny, tym bardziej ujemną wartość ma jej potencjał wodny. Potencjał osmotyczny, zwany też potencjałem roztworu, odpowiada ujemnej wartości ciśnienia osmotycznego π (Taiz i Zeiger 1991). Liście jesionów (*F. excelsior*) rosnących na suchym stanowisku stepowym

Tabela 5

Deficyt wodny, siła ssąca i ciśnienie osmotyczne liści *Fraxinus excelsior* i *F. pennsylvanica* na stanowisku stepowym na Ukrainie (Celniker 1958), na Kaukazie (Gulisašvili 1938) i na terenie środkowych Niemiec (Chien Ren-Chu 1935–1936)

Gatunek	Stanowisko	Deficyt wody (%) [*]		Siła ssąca (atm)		Ciśnienie osm. (atm)	
		opt.*	maks.*	opt.	maks.	opt.	maks.
<i>F. excelsior</i>	Ukraina	7–16	55	2–9	50	16	95
<i>F. excelsior</i>	Kaukaz	–	44	–	–	–	18
<i>F. excelsior</i>	Niemcy	–	–	–	12	–	14
<i>F. pennsylvanica</i>	Ukraina	5–10	65	33–11	38	14	48

* Deficyt wodny wyrażono jako niedobór wody (%) w stosunku do ilości wody w liściach w stanie nasycenia. opt. – wartości optymalne; maks. – wartości maksymalne.

(Ukraina), wykazują wyższy maksymalny deficyt wodny, niższy potencjał osmotyczny i większą siłę ssącą niż liście drzew tego gatunku rosnących na terenach zasobniejszych w wodę (tab. 5).

Woda, przepływając przez układ gleba–roślina–atmosfera, pokonuje opór wodny rośliny (R_w), który jest sumą oporów poszczególnych części tego układu ($R_{\text{gleba-korzeń}} + R_{\text{korzeń-liść}} + R_{\text{liść-atmosfera}}$). Największy opór napotyka woda na drodze z liścia do atmosfery ($R_{\text{liść-atmosfera}}$), a z powodu zamykania szparek jest to jedyny opór, który drzewo może aktywnie kontrolować. $R_{\text{liść-atmosfera}}$ dzieli się na komponenty, przedstawiające opór wynikający z budowy liścia (szparek, mezofilu i kutykuli = $R_{\text{liść}}$) i opór warstwy granicznej, który charakteryzuje opór istniejący przy przejściu cząsteczek z fazy ciekłej do gazowej (R_a) (Hincley i in. 1978). Opory szparek (transpiracja szparkowa) i kutykuli (transpiracja kutykularna) są równoległe. Mamy więc:

$$R_{\text{liść-atmosfera}} = R_a + R_{\text{liść}} = R_a + \frac{(R_{\text{szparki}} + R_{\text{mezofil}}) R_{\text{kutykula}}}{R_{\text{szparki}} + R_{\text{mezofil}} + R_{\text{kutykula}}}$$

R_{mezofil} jest mały w stosunku do R_{kutykula} . Jeżeli wartość R_{szparki} jest również mała, jak to ma miejsce przy otwartych szparkach, to wówczas R_{szparki} i R_{mezofil} można pominąć w mianowniku podanego wyżej wyrażenia i uprościć to wyrażenie do formy:

$$R_{\text{liść-atmosfera}} = R_a + R_{\text{szparki}} + R_{\text{mezofil}}$$

Jednostką oporu wodnego jest $s \text{ cm}^{-1}$. Odwrotnością oporu wodnego jest przewodnictwo wodne rośliny, które jest wypadkową przewodnictwa korzeni, pnia, liścia, szparek i warstwy granicznej. Szczególnie często autorzy posługują się wartościami oporu dyfuzyjnego szparek lub przewodnictwa szparkowego. W miarę ubytku wody w roślinie wzrasta opór dyfuzyjny szparek, czyli maleje przewodnictwo szparkowe (Hincley i in. 1978).

Liście *F. americana* zamykają szparki już przy potencjale wodnym liści -2 MPa , podczas gdy liście *Populus tremula* przy potencjale wodnym -3 MPa , a *P. grandidentata* kontynuuje transpirację jeszcze przy potencjale wodnym -6 MPa . Następnym obniżeniem potencjału wodnego liści i zamykaniem szparek jest redukcja fotosyntezy netto (P_N). P_N liści *F. pennsylv-*

vanica ssp. *vetulina* obniża się o około 10% wartości maksymalnej (P_{Nmax}) już przy potencjale wodnym liści $-0,5$ MPa. Przy potencjale wodnym -1 MPa wartość P_N stanowi 60% wartości P_{Nmax} , a przy potencjale wodnym $-1,5$ MPa P_N jest równe jedynie 35% P_{Nmax} (Bunce i in. 1979).

Funkcjonowanie aparatów szparkowych, a zatem również natężenie transpiracji i fotosyntezy, są ściśle zależne od warunków zewnętrznych, głównie od oświetlenia i temperatury. Lăzărescu i Fidanoff (1970) stwierdzili, że na siedlisku leśnym w pobliżu Bukaresztu natężenie transpiracji liści *Fraxinus excelsior* jest skorelowane z temperaturą powietrza: pozytywnie w czerwcu i we wrześniu, a negatywnie w lipcu i sierpniu. Korelacja natężenia transpiracji z natężeniem światła jest pozytywna w czerwcu, lipcu i wrześniu, a negatywna w sierpniu. Gulidova i Afanaseva (1959) wykazały, że zależność między natężeniem transpiracji a temperaturą powietrza i światłem istnieje tylko przy wilgotności gleby powyżej 70% minimum pojemności wodnej, która pozwala na zachowanie ciągłości kapilar w glebie. Natężenie transpiracji wzrasta wraz ze wzrostem prędkości wiatru i obniżeniem wilgotności powietrza (Ivanov i in. 1952; Silina 1955). Intensywniej transpirują liście z górnej części korony drzewa niż z jej dolnej części oraz liście drzew rosnących na skraju lasu (Hlebnikova 1958a).

W warunkach naturalnych liście jesionów najczęściej transpirują wolniej niż liście drzew innych gatunków rosnących na tym samym stanowisku. *F. excelsior* pobiera i traci w czasie sezonu wegetacyjnego mniej wody niż *Betula alba*, *Quercus robur* i mieszańce topoli (Ladefoged 1956; Morariu 1963; Gordienko 1970). Prędkość transpiracji liści drzew *F. excelsior* rosnących na skraju lasu na stepowej równinie Węgier jest, w gorący sierpniowy dzień, 3–4 razy mniejsza niż prędkość transpiracji liści *Quercus robur*, *Q. cerris* i *Pyrus communis* (Polster i in. 1960). Przeciwnie wyniki uzyskali Kučerjowych i Kostiuik (1952), którzy stwierdzili, że 13- i 20-letnie drzewa *F. excelsior* na Ukrainie, w klimacie kontynentalnym z rocznym opadem 400 mm, wykazują wyższą transpirację, zarówno w przeliczeniu na powierzchnię liści, jak i na drzewo, niż *Acer platanoides*, *A. tataricum*, *Quercus robur* i *Caragana arborescens*.

U mieszańców jesionów (*F. excelsior* × *F. pennsylvanica* var. *lanceolata*), rosnących w pobliżu Bukaresztu, w okresie letnim natężenie transpiracji waha się od 326 do 758 mg g⁻¹ h⁻¹, a u osobników *F. excelsior* 600–649 mg g⁻¹ h⁻¹ (Lăzărescu i Fidanoff 1970). Szybko rosnące mieszańce transpirują intensywniej niż wolno rosnące.

Jesiony mają dużą zdolność adaptacji do warunków wodnych panujących w glebie. Pobieranie wody, transpiracja i przewodnictwo szparkowe liści *F. excelsior* są wyższe na terenach o znacznej wilgotności niż na stanowiskach suchych. Na stanowisku zasobnym w wodę (okolice Moskwy) liście *F. excelsior* i *F. pennsylvanica* transpirują w okresie od 15 maja do 15 sierpnia 526 mg g⁻¹ h⁻¹, tj. około 3,5 razy więcej niż na suchym stanowisku stepowym we wschodniej Ukrainie (143 mg g⁻¹ h⁻¹) (Ivanov i in. 1952). W warunkach dobrej dostępności wody, wielkość transpiracji *F. excelsior* określono na 4,6 kg kg⁻¹ świeżej masy · dzień⁻¹, a w warunkach trudnej dostępności wody 2,2 kg kg⁻¹ świeżej masy · dzień⁻¹. Dla *F. pennsylvanica* te wartości są, odpowiednio, 4,0 i 2,2 kg kg⁻¹ świeżej masy · dzień⁻¹ (Gulidova i Afanaseva 1957). Na stanowisku w północno-zachodnich Alpach, gdzie dostępność wody dla roślin jest ograniczona, jesiony pobierają i transpirują mniej wody niż na stanowisku aluwialnym w dolinie Rodanu (Besnard i Carlier 1990; Carlier i in. 1992). Porównanie parametrów charakteryzujących gospodarkę wodną *F. excelsior* z wymienionych wyżej stanowisk

Tabela 6

Charakterystyka gospodarki wodnej *Fraxinus excelsior* z dwóch stanowisk na terenie Francji: jesion „górski” – północno-zachodnie Alpy (Carlier i in. 1992), jesion „aluwialny” – dolina Rodanu (Besnard i Carlier 1990). Tabela przedstawia wartości skrajne

Cechy	Jesion „górski”	Jesion „aluwialny”
ψ_b (MPa)	-0,48–4,80	0,08–0,20
ψ_{\min} (MPa)	-1,13–5,54	-0,96–1,94
$\Delta\psi = \psi_b - \psi_{\min}$	0,65–1,34	0,85–1,79
g_{\max} (mmol m ⁻² s ⁻¹)	6,6–200	476–807
$E_{\text{cal max}}$ (mmol m ⁻² s ⁻¹)	0,13–2,9	5,6–12,4
Przewodnictwo wodne gleba-liść (mmol m ⁻² s ⁻¹ MPa ⁻¹)	0,9–3,7	10,8

ψ_b – potencjał wodny bazalnej części liścia,

ψ_{\min} – minimalny potencjał wodny liścia,

g_{\max} – maksymalne przewodnictwo szparkowe,

$E_{\text{cal max}}$ – maksymalna transpiracja.

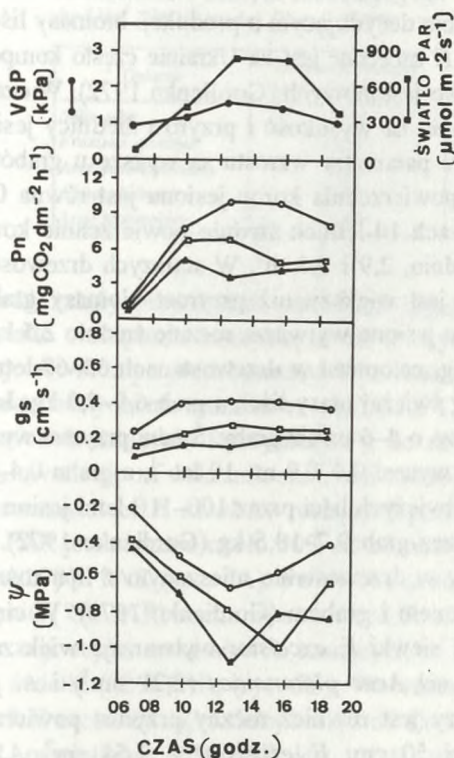
przedstawia tabela 6. Badano odcięte listki pobrane z gałęzi o średnicy równej co najmniej 15 cm, z wysokości 9 m. Niskie wartości potencjału wodnego bazalnej części liścia (od -0,48 do -4,8 MPa) i minimalnego potencjału wodnego liścia (od -1,13 do -5,54 MPa) wskazują na znaczny deficyt wodny jesionu „górskiego” w porównaniu z jesionem „aluwialnym”. Potencjał wodny liści i pąków szczytowych, transpiracja i przewodnictwo szparkowe liści *Fraxinus excelsior* zmieniają się w ciągu doby i w ciągu sezonu wegetacyjnego: najwyższe są wiosną i obniżają się wraz ze spadkiem wilgotności gleby (np. Ladefoged 1956; Hlebnikova 1958c; Cottignies 1990; Carlier i in. 1992). Na stanowisku alpejskim najwyższe wartości potencjału wodnego liści *F. excelsior* zarejestrowano w maju: -0,4 MPa rano, -1,0 MPa w południe i -0,8 MPa wieczorem. W połowie lipca, na tym samym stanowisku, wartości potencjału wodnego liści były odpowiednio: -1,0 MPa, -2,2 MPa i -1,8 MPa a w końcu września: -4,8 MPa, -5,5 MPa i -5,3 MPa. Opór dyfuzyjny szparek liści *F. excelsior* w połowie lata jest najwyższy w godzinach 13–17 (Leonardi i Fluckiger 1986). Ilość wody pobieranej przez *F. excelsior* i inne gatunki liściaste w końcu sierpnia stanowi 30–60% ilości wody pobieranej w lipcu (Ladefoged 1956).

Gatunki z rodzaju *Fraxinus* cechuje zdolność do ograniczania pobierania wody w warunkach niedoboru wody w glebie i gwałtownego wzrostu pobierania wody wówczas, gdy jest ona dostępna. Na suchych stanowiskach leśnych *F. excelsior* okazał się niebezpiecznym konkurentem dla innych drzew, jak np. *Quercus robur* (Krasulin i Pankratova 1957). Obniżenie wilgotności gleby od 90–100% do 60–70% nie wpływa istotnie na wielkość deficytu wodnego i siły ssącej liści. Dalsze wysychanie gleby powoduje gwałtowny wzrost deficytu wodnego i siły ssącej liści oraz silne obniżenie natężenia transpiracji i fotosyntezy (Celniker 1958).

U chorych osobników jesionów i dębów obserwowano zwiększoną transpirację w porównaniu z drzewami zdrowymi (Morariu 1963). Liście *F. excelsior* z chlorozą tracą wodę szybciej niż liście zielone, a natężenie transpiracji całego drzewa jest wprost proporcjonalne do stopnia chlorozy liści (Hutchinson 1970). Nawożenie azotowo-fosforowe 3-letnich siewek

Fraxinus excelsior i *Quercus robur* w warunkach laboratoryjnych obniża natężenie transpiracji liści (Stojanov i Dakev 1964).

Na stosunki wodne w roślinie wpływa też nadmierne zasolenie gleby. Zaobserwowano, że drzewa rosnące na poboczach szos, na glebach o podwyższonej zawartości soli, mają wysoki potencjał wodny liści i podwyższony opór dyfuzyjny szparek (Flückiger-Keller i in. 1979). Badania prowadzone na 4-letnich siewkach *F. excelsior* pokazały, że zasolenie gleby powoduje początkowo wzrost dyfuzyjnego oporu szparek liści i wzrost potencjału wodnego. Ten stan trwa do połowy lata i jest okresem utajonego uszkodzenia (Leonardi i Flückiger 1986). W połowie lata na liściach pojawiają się nekrozy, a opór dyfuzyjny szparek obniża się. Na podstawie badań siewek *F. excelsior* rosnących na poboczach szos i w warunkach



Ryc. 4. Wpływ zasolenia gleby na dzienny przebieg fotosyntezy netto (P_n), przewodnictwa szparkowego (g_s) i potencjału wodnego liści (ψ) siewek *Fraxinus pennsylvanica* hodowanych w warunkach laboratoryjnych. Rycina przedstawia także natężenie światła PAR i gradient ciśnienia pary wodnej między liściem i powietrzem (VGP) (wg Pezeshki i Chambers 1986) ○ - kontrola, □ - 8,1 g NaCl/10 dm³ gleby, ▲ - 16,2 g NaCl/10 dm³ gleby

kontrolowanych, znaleziono bezpośredni związek między zawartością chlorków w organach asymilacyjnych a śmiertelnością siewek (Semoradova i Materna 1982). Wysoki poziom NaCl wpływa na funkcjonowanie szparek. Ważne dla tych procesów mogą być zmiany zawartości jonów, zwłaszcza Ca^{2+} i Mg^{2+} , w komórkach epidermy i w komórkach przyszparkowych, a w konsekwencji znaczny wzrost proporcji Ca:K i Mg:K (Leonardi i Flückiger 1986). Siewki *Fraxinus pennsylvanica* są bardzo wrażliwe na zasolenie i reagują gwałtownym obniżeniem potencjału wodnego liści i przewodnictwa szparkowego (do 78%) oraz natężenia fotosyntezy netto o 86% w ciągu pierwszej doby po traktowaniu roztworem soli (ryc. 4).

4.1.5. PRODUKCJA BIOMASY

Głównym czynnikiem decydującym o produkcji biomasy liści jest ich zdolność asymilacyjna. *F. excelsior* jest na Ukrainie często komponentem wilgotnych lasów grabowo-jesionowych (Gordienko 1972). W czasie pierwszych 20–35 lat wzrost pnia na wysokość i przyrost średnicy jesionu i grabu są podobne, a niektóre parametry wzrostu są wyższe u grabów. W 5-letnich uprawach średnia powierzchnia koron jesionu jest równa $0,4 \text{ m}^2$, a grabu $1,3 \text{ m}^2$, a w uprawach 14-letnich średnie powierzchnie koron tych drzew wynoszą, odpowiednio, 2,9 i $9,3 \text{ m}^2$. W starszych drzewostanach przyrost biomasy jesionów jest większy niż przyrost biomasy grabów. W wieku 24 lat jedno drzewo jesionu wytwarza rocznie średnio 2,5 kg świeżej masy liści, a grabu 2,4 kg, natomiast w drzewostanach 63–67-letnich jesion produkuje 9,6–11,3 kg świeżej masy liści, a grab 6,9–7,9 kg. Jesiony w wieku 90–100 lat są wyższe o 4–6 m niż graby. Średni przyrost wysokości 100-letnich drzew jesionu wynosi $0,4\text{--}0,9 \text{ m} \cdot 10 \text{ lat}^{-1}$, a grabu $0,4\text{--}0,7 \text{ m} \cdot 10 \text{ lat}^{-1}$. Średnia produkcja świeżych liści przez 100–110-letni jesion wynosi średnio 20,7–21,2 kg, a przez grab 9,7–10,5 kg (Gordienko 1972).

Jesion wyniosły w drzewostanie mieszanym z lipą rośnie szybciej niż w zmieszaniu z klonem i grabem (Gordienko 1979). W ciągu sezonu wegetacyjnego młode siewki *F. excelsior* wytwarzają większą objętość pnia i liści ($3,93 \text{ dm}^3$) niż *Acer platanoides* ($2,21 \text{ dm}^3$) i *A. pseudoplatanus* ($0,95 \text{ dm}^3$). Większy jest również roczny przyrost powierzchni przekroju pnia na wysokości 50 cm: *F. excelsior* – $7,54 \text{ cm}^2$, *A. platanoides* – $4,45 \text{ cm}^2$, *A. pseudoplatanus* – $2,85 \text{ cm}^2$ (Braun 1977).

F. excelsior jest gatunkiem wymagającym stosunkowo dużo wody do produkcji biomasy. Młody osobnik *F. excelsior* (średnia wysokość 2 m na początku doświadczenia) pobiera w ciągu roku przeciętnie 342 l wody, na-

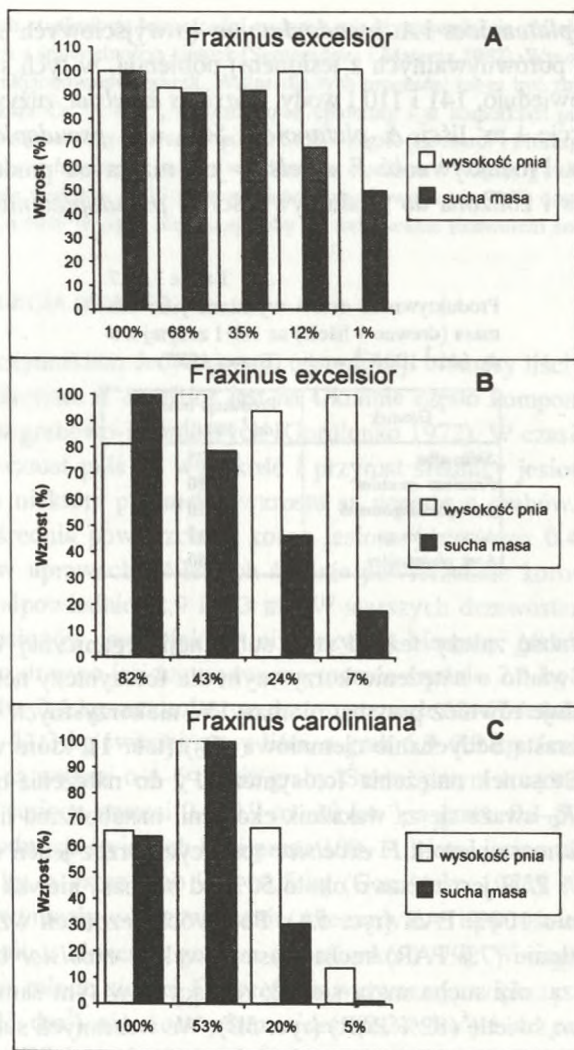
tomiast *Acer platanoides* i *A. pseudoplatanus* (o wyjściowych parametrach wzrostowych porównywalnych z jesionem) pobierają, w tych samych warunkach, odpowiednio, 141 i 110 l wody. *Fraxinus excelsior* zużywa 96 l wody na produkcję 1 m² liści, *A. platanoides* 56 l, a *A. pseudoplatanus* 87 l (Braun 1977). Produktywność *F. excelsior* jest niższa od produktywności *A. platanoides* i zbliżona do produktywności *A. pseudoplatanus* (tab. 7).

Tabela 7

Produktywność drzew wyrażona jako biomasa (drewno + liście) na 100 l zużytej wody (dm³ 100 l⁻¹ wody) (Braun 1977)

Gatunek	Produkcja biomasy (dm ³ 100 l ⁻¹ wody)
<i>Salix alba</i>	0,75
<i>Fraxinus excelsior</i>	1,10
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1,10
<i>Alnus glutinosa</i>	1,15
<i>Acer platanoides</i>	1,60

Produktywność zależy też od strat substancji organicznej w procesie oddychania. Światło o natężeniu korzystnym dla fotosyntezy netto liści jesionów stymuluje również przyrost biomasy. W niekorzystnych warunkach świetlnych wzrasta oddychanie ciemniowe (R_D) (tab. 1), które wpływa na wartość P_N . Stosunek natężenia fotosyntezy P_N do natężenia oddychania ciemniowego R_D uważa się za wskaźnik ekonomii metabolizmu liści (Marek i in. 1989). Biomasa siewek *F. excelsior* rosnących przez jeden sezon przy oświetleniu 1% PAR jest niższa o około 50% od biomasy siewek rosnących przy oświetleniu 100% PAR (ryc. 5A). Po dwóch sezonach wzrostu przy słabym oświetleniu (7% PAR) sucha masa siewek *F. excelsior* była ponad 5 razy mniejsza niż sucha masa siewek rosnących w tym samym czasie w intensywnym świetle (82% PAR) (ryc. 5B). We wczesnych stadiach rozwojowych siewek *F. excelsior* najbardziej korzystne dla wzrostu jest oświetlenie 50% PAR, oświetlenie 30% PAR jest wystarczające, a minimalne światło konieczne dla wzrostu to 2–4% PAR (Vézina 1960; Lyr i in. 1964; patrz także rozdz. 10). Dla porównania, przyrost biomasy siewek *F. caroliniana* jest optymalny przy oświetleniu 53% PAR (Jones i McLeod 1990) (ryc. 5C). Biomasa poszczególnych osobników jesionu w warunkach

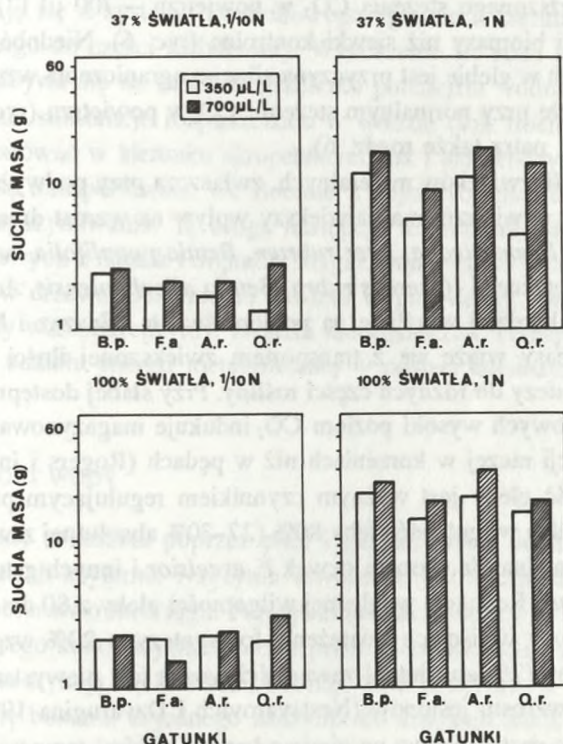


Ryc. 5. Wpływ oświetlenia (% PAR) na wzrost (wysokość pnia i sucha masa) siewek *Fraxinus excelsior* i *F. caroliniana* hodowanych przez jeden sezon (A, C) lub przez dwa sezony (B) w różnych warunkach świetlnych. Wzrost wyrażono w procentach, gdzie 100% odpowiada wielkości maksymalnej (Jones i McLeod 1990)

A – *F. excelsior* (Lyr i in. 1964), B – *F. excelsior* (Helliwell i Harrison 1979), C – *F. caroliniana*

leśnych zależy od ich położenia w stosunku do stron świata. Na 5-letniej plantacji leśnej *Fraxinus pennsylvanica* największym przyrostem suchej masy części nadziemnej charakteryzują się drzewa z południowej i północnej części tej plantacji (Hlebnikova 1958b, c). Sucha masa liści stanowi 49–62% rocznego przyrostu całkowitej suchej masy.

Doświadczenia, w których różne gatunki drzew leśnych poddawano działaniu CO₂ o stężeniu co najmniej dwukrotnie wyższym niż normalne, wykazały, że całkowity przyrost biomasy młodych drzew może być większy



Ryc. 6. Sucha masa siewek *Betula pendula* (B.p.), *Fraxinus americana* (F.a.), *Acer rubrum* (A.r.) i *Quercus rubra* (Q.r.) po 165 dniach wzrostu pod wpływem normalnego i podwyższonego stężenia CO₂ w powietrzu (odpowiednio 350 i 700 ml l⁻¹), zróżnicowanego oświetlenia (100 i 37% PAR) oraz różnego poziomu azotu w podłożu (1N = 400 kg ha⁻¹ rok⁻¹ i 1/10 N = 40 kg ha⁻¹ rok⁻¹ (wg Bazzaz i Miao 1993)

przy podwyższonym poziomie CO₂ tylko wówczas, gdy drzewa dysponują optymalną ilością energii świetlnej, wody i związków pokarmowych, zwłaszcza azotu i fosforu (Kramer 1981). W przypadku większości gleb wysoki poziom CO₂ stymuluje wzrost roślin tylko przy dodatkowym zaopatrzeniu w substancje mineralne i wodę (Eamus i Jarvis 1989; Bazzaz 1990). U młodych siewek *Fraxinus americana* rosnących na podłożu bogatym w azot i poddanych działaniu CO₂ o stężeniu 700 µl l⁻¹ w czasie 165 dni, obserwowano wzrost biomasy większy o 13%, w porównaniu z kontrolą. Siewki tego gatunku rosnące na podłożu ubogim w azot (w obecności podwyższonego stężenia CO₂ w powietrzu – 700 µl l⁻¹), produkują o 47% mniej biomasy niż siewki kontrolne (ryc. 6). Niedobór związków pokarmowych w glebie jest przyczyną silnego ograniczenia wzrostu siewek jesionów także przy normalnym stężeniu CO₂ w powietrzu (ryc. 6; Bazzaz i Miao 1993; patrz także rozdz. 6).

Dostępność związków mineralnych, zwłaszcza przy podwyższonym stężeniu CO₂ w powietrzu, ma największy wpływ na wzrost drzew wczesnej sukcesji, jak *F. americana*, *Acer rubrum*, *Betula populifolia*, natomiast gatunki późnej sukcesji (*Quercus rubra*, *Betula alleghaniensis*, *Acer pennsylvanicum*) są bardziej wrażliwe na poziom światła (Bazzaz i Miao 1993). Wzrost biomasy wiąże się z transportem zwiększonej ilości asymilatów z miejsca syntezy do różnych części rośliny. Przy słabej dostępności związków pokarmowych wysoki poziom CO₂ indukuje magazynowanie produktów asymilacji raczej w korzeniach niż w pędach (Rogers i in. 1992).

Wilgotność gleby jest ważnym czynnikiem regulującym przyrost biomasy. Względna wilgotność gleby 80% (27–30% absolutnej zawartości wody) jest optymalna dla wzrostu siewek *F. excelsior* i innych gatunków z rodzaju *Fraxinus*. Redukcja względnej wilgotności gleby z 80 do 40% obniża zawartość wody w liściach i natężenie fotosyntezy, a 20% względnej wilgotności gleby (7% absolutnej zawartości wody) jest niewystarczająca dla normalnego wzrostu jesionów (Nestsyarovich i Dzyarugina 1974).

W sezonie następującym po zimie z bardzo niskimi temperaturami (minimum –40°C) średni przyrost 31-letnich drzew *F. excelsior* był niższy o 35% w porównaniu z średnim przyrostem w latach poprzednich. Wielkość rocznego przyrostu wróciła do poziomu sprzed mroźnej zimy dopiero po 3–5 latach (Lovčij 1962).

4.2. TRANSPORT

4.2.1. KIERUNKI TRANSPORTU

Woda, związki nieorganiczne i organiczne przemieszczają się w drzewach na duże odległości. Skuteczną wymianę substancji pomiędzy korzeniami i liśćmi umożliwia układ naczyniowy składający się z dwóch systemów transportu – ksylemu (drewno) i floemu (łyko).

W ksylemie woda, związki nieorganiczne i organiczne (sok ksylemu) przemieszczają się z systemu korzeniowego zgodnie z kierunkiem prądu transpiracyjnego do części nadziemnej. Wznoszenie się soku ksylemu jest pasywne i odbywa się na zasadzie gradientu potencjału wodnego.

We floemie substancje rozpuszczone w wodzie (sok floemu) są przemieszczane zarówno w kierunku akropetalnym, jak i bazipetalnym. Produkty fotosyntezy są transportowane we floemie z dojrzałych liści do obszarów wzrostu i magazynowania. Tą drogą następuje też retranslokacja składników pokarmowych z tkanek i organów magazynujących do wszystkich tkanek i organów drzewa. Sok floemu zawiera węglowodany, związki azotowe, regulatory wzrostu, enzymy, związki nieorganiczne. Transport floemowy wymaga udziału energii metabolicznej w postaci adenozynotrójfosforanu (ATP).

4.2.2. TRANSPORT WODY

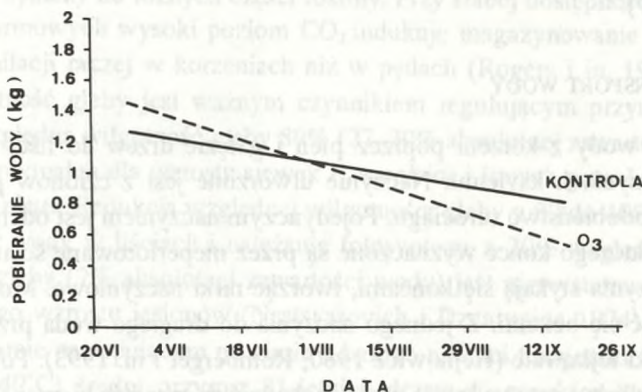
Transport wody z korzeni poprzez pień i gałęzie drzew do liści odbywa się w naczyniach ksylemu. Naczynie utworzone jest z członów połączonych na podobieństwo rurociągu. Pojedynczym naczyniem jest odcinek „rurociągu”, którego końce wyznaczone są przez nieperforowane ściany członów. Naczynia stykają się końcami, tworząc nitki naczyniowe. Mogą również stykać się bokami. Z jednego naczynia do drugiego woda przechodzi przez jamki lejkowate (Hejnowicz 1980; Romberger i in. 1993). Pobieranie wody z podłoża i przewodzenie może zachodzić na zasadzie biernej absorpcji wody (kohezji) lub aktywnie (parcie korzeniowe). Przepływ wody w układzie: gleba-roślina-atmosfera jest wynikiem gradientu ciśnienia hydrostatycznego w poszczególnych elementach tego układu, a gradient ten jest

możliwy dzięki istnieniu ujemnego ciśnienia w apoplacie. Ujemne ciśnienie powstaje dzięki kohezji w słupie wody połączonym z powierzchnią parującą (transpiracja) (Tyree i Ewers 1991). Jeżeli elementy przewodzące wodę uzna się za układ rurek, to transport wody można przedstawić za pomocą wzoru opartego na prawie Poisseuille'a (Taiz i Zeiger 1991).

$$J_v = \frac{r^2 \Delta P}{8\eta x},$$

- J_v – prędkość przepływu,
 r – promień przekroju poprzecznego elementu przewodzącego (naczynia),
 η – lepkość płynu,
 $\Delta P/x$ – gradient ciśnienia.

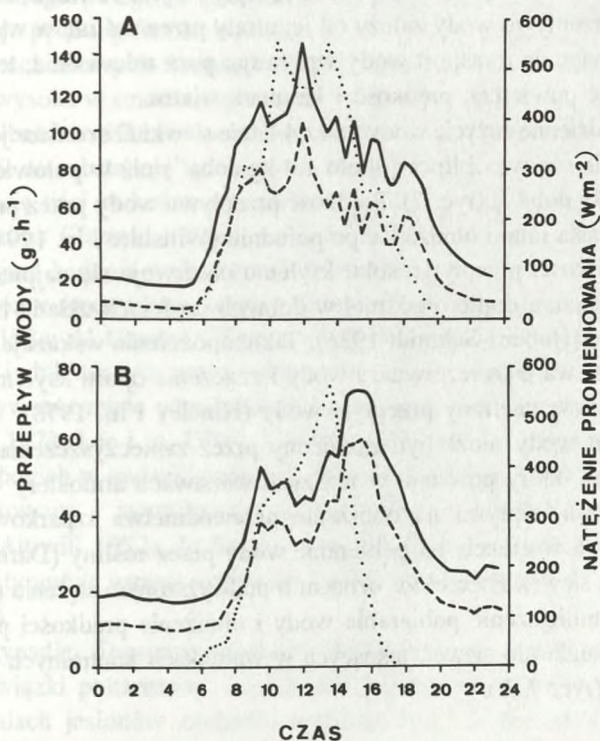
Wzór ten pokazuje, że transportem wody kierują dwa podstawowe czynniki: przewodnictwo drogi przepływu ($r^2/8\eta$) i siła prowadząca, która jest wynikiem gradientu ciśnienia hydrostatycznego (P/x). Przewodnictwo drogi przepływu zależy od średnicy naczyń. U *Fraxinus excelsior* naczynia drewna wczesnego (wiosennego) mają stosunkowo dużą średnicę, 80–170 μm (Burggraaf 1972; Kurczyńska 1986). Średnica naczyń drewna późnego (letniego) jest znacznie mniejsza: według Burggraafa (1972) 10–70 μm , a we-



Ryc. 7. Średnie dzienne zużycie wody (kg) przez 4-letnie drzewa *Fraxinus excelsior* ekspozowane na działanie ozonu o podwyższonym stężeniu 150 nl l^{-1} (linia przerywana) i rosnących w warunkach kontrolnych (linia ciągła). Drzewa traktowano ozonem od 1 maja w słoneczne dni przez 8 godzin dziennie (10.00–18.00) (wg Wiltshire i in. 1994)

dług Kurczyńskiej (1986) 6–24 μm . Istnieje powiązanie strukturalne między naczyniami wczesnymi i późnymi (Kurczyńska 1986).

Transport wody z korzeni odbywa się u *Fraxinus excelsior* głównie w naczyniach słoja bieżącego roku. W sezonie wegetacyjnym przepływ wody w pniu *F. excelsior* rozpoczyna się w połowie marca, gdy nie ma rozwiniętych liści i nie działa transpiracja. Woda przemieszcza się początkowo radialnie z drewna w kierunku zewnętrznym do kambium i floemu. Radialny przepływ w bezlistnych pędach uruchamia przepływ wody wzdłuż pnia.



Ryc. 8. Średni przepływ wody (g h^{-1}) w ciągu doby przez 4-letnie drzewa *Fraxinus excelsior* traktowane ozonem o podwyższonym stężeniu 150 nl l^{-1} (linia przerywana) i powietrzem, w którym stężenie ozonu nie przekraczało 50 nl l^{-1} (linia ciągła). Linia kropkowana oznacza natężenie światła (W m^{-2}). Drzewa traktowano ozonem od 1 maja w słoneczne dni przez 8 godzin dziennie (10.00–18.00) (wg Wiltshire i in. 1994)

A – 2 sierpnia; B – 16 września.

W czasie transpiracji ilość przepływającej wody przez pień *Fraxinus excelsior* jest taka, że umożliwia transpirację wody w ilości 1,2–2,5 l m⁻² powierzchni liści na dzień (średnio 1,8 l m⁻²) (Ladefoged 1963). Biorąc pod uwagę, że średnia powierzchnia liści na drzewie (o przeciętnej średnicy pnia na wysokości pierśnicy równej 12 cm) wynosi 41 m², przez pień przepływa dziennie około 70 l wody. Ta ilość przepływa przez zewnętrzny słoję o średniej grubości 0,47 cm. Przez 1 cm² przekroju słoja przepływa więc około 4,5 l wody dziennie. Zakładając, że efektywna powierzchnia przepływu wynosi 50% słoja, to prędkość przepływu jest równa 3,8 m godz.⁻¹. Prędkość przepływu wody zależy od jej utraty przez roślinę w wyniku transpiracji, a więc na transport wody wpływają: pora roku i dnia, temperatura i wilgotność powietrza, prędkość i kierunek wiatru.

Średnie dzienne zużycie wody przez 4-letnie siewki *F. excelsior* jest wyższe na przełomie czerwca i lipca (około 1,4 kg doba⁻¹) niż w połowie września (około 0,9 kg doba⁻¹) (ryc. 7). Prędkość przepływu wody przez pnie siewek jesionu wzrasta rano i obniża się po południu (Wiltshire i in. 1994) (ryc. 8). Wzrost prędkości przepływu soku ksylemu obserwuje się najpierw w górnych gałązkach, a dopiero później w dolnych częściach układu transportującego wodę (Huber i Schmidt 1936). Takie opóźnienie wskazuje na ważną rolę pnia drzewa jako rezerwuaru wody i znaczenia oporu ksylemu (R_{ksylen}) regulującego wewnętrzny przepływ wody (Hincley i in. 1978).

Transport wody może być zakłócony przez zanieczyszczenia atmosferyczne. Ozon, który powstaje w niższych warstwach atmosfery w wyniku zanieczyszczeń, wpływa na obniżenie przewodnictwa szparkowego liści i parowanie, a w efekcie na pobieranie wody przez rośliny (Darrall 1989). Traktowanie siewek *F. excelsior* ozonem o podwyższonym stężeniu (150 nl l⁻¹) powoduje zmniejszenie pobierania wody i obniżenie prędkości przepływu wody w stosunku do siewek rosnących w warunkach kontrolnych (Wiltshire i in. 1994) (ryc. 7, 8).

4.2.3. TRANSPORT ZWIĄZKÓW AZOTU

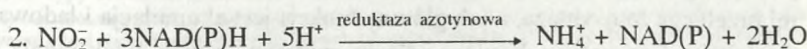
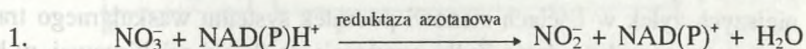
Azot nieorganiczny występuje w glebie głównie w formie amonowej (NH₄⁺) i azotanowej (NO₃⁻), a stężenia tych jonów w strefie korzeniowej są zależne od prędkości przebiegu procesów mineralizacji (amonifikacji i nityfikacji)

azotu organicznego. W nie zmienionym ekosystemie leśnym stosunek $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ jest bliski 10:1 (Carlyle 1986). Ostatnie dziesięciolecie przyniosły znaczny wzrost poziomu azotanów w glebach leśnych (Hayness 1986; Schulze i in. 1989). Jednocześnie wzrosło zainteresowanie mechanizmami przyswajania azotu przez rośliny w naturalnych ekosystemach.

Jony, amonowy i azotanowy, są pobierane aktywnie przez korzenie (Runge 1983), chociaż może także występować pobieranie bierne (Lee i Steward 1978). Analizy składu soku ksylemu wykonywane w latach pięćdziesiątych sugerowały, że u roślin drzewiastych azot jest transportowany z korzeni do pędów głównie w postaci aminokwasów (Bollard 1956, 1960). W elementach sitowych floemu jesionów zawartość aminokwasów jest stonkowo wysoka w czasie ustępowania spoczynku oraz w okresie starzenia się liści, a bardzo niska w zasadniczej części okresu wegetacyjnego. Prawdopodobnie te substancje są transportowane do komórek sitowych ze starzejących się liści w końcu sezonu wegetacyjnego i pozostają we floemie w czasie zimy (Zamski i Zimmermann 1979).

Późniejsze badania wykazały, że większość gatunków drzew, reprezentujących różne środowiska, zawiera reduktazę azotanową w liściach (Smirnov i in. 1984; Al Gharbi i Hipkin 1984). Reduktaza azotanowa (NR) jest enzymem indukowanym przez substrat (Beevers i Hageman 1983) i dlatego jej aktywność może odzwierciedlać dostępność azotanu dla rośliny (Lee i Steward 1978; Lee i in. 1986). U drzew iglastych, które rosną zwykle na glebach ubogich w związki azotowe, większość azotanu pobranego z gleby jest redukowana i asymilowana w korzeniach (np. Martin i in. 1981; Adams i Attiwill 1982a, b; Sarjala i in. 1987), ale wysokie stężenia NO_3^- w glebie stymulują wzrost aktywności reduktazy azotanowej w igłach (Sarjala 1991).

W przypadku *Fraxinus excelsior*, który rośnie na stanowiskach bogatych w związki pokarmowe, azotan jest redukowany głównie w liściach. W korzeniach jesionów zachodzi redukcja tylko 10% azotanu (Gebauer i Stadler 1990). Reakcja redukcji azotanu przebiega dwustopniowo:



Wskaźnikami dostępności azotanu są także stężenie azotanu i całkowita zawartość azotu w tkankach roślin. U *Fraxinus excelsior* aktywność NR w pędach jest 7 razy wyższa niż w korzeniach. Najwyższą aktywność reduktazy azotanowej stwierdzono w blaszkach liściowych, a najwyższe stężenie azotanu w ogonkach liściowych (Stadler i Gebauer 1992). Aktywność reduktazy azotanowej w blaszce liściowej jest ściśle skorelowana ze stężeniem azotanu w ogonkach liściowych (Gebauer i in. 1988). Te wyniki pozwalają wnioskować, że u jesionów znaczna ilość azotu jest transportowana z korzeni do pędów w formie NO_3^- , a głównym odbiorcą azotanu jest blaszka liściowa.

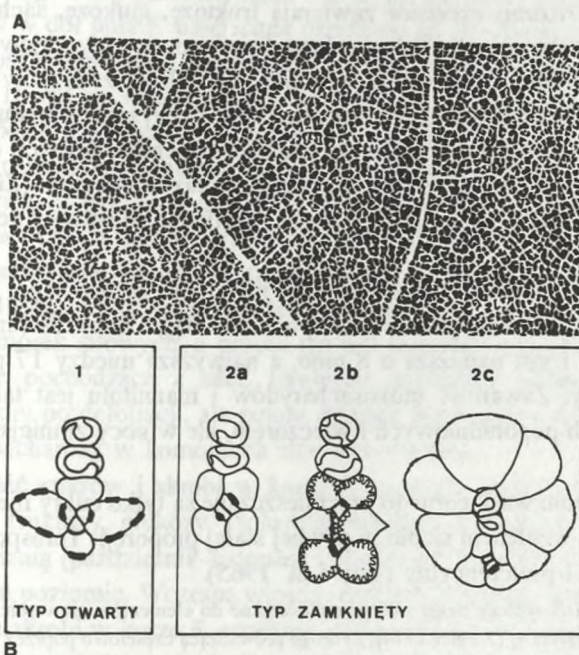
4.2.4. TRANSPORT WĘGLOWODANÓW

Elementy sitowe jest to zbiorowa nazwa wydłużonych, żywych komórek przystosowanych do szybkiego transportu substancji pokarmowych, tworzących w obrębie floemu ciągi komórkowe wzdłuż całej rośliny. U okrytonasiennych elementy sitowe mają dwa rodzaje pól sitowych: pola sitowe boczne i wyspecjalizowane pola sitowe na końcowych ściankach (płyty sitowe), które łączą ciąg elementów w rurkę sitową. Pola sitowe są to skupienia porów w ścianie komórek, przez które przenikają pasma cytoplazmatyczne. Pory w płycie sitowej jesionu są stosunkowo nieliczne (około 20 w jednej płycie) i mają średnicę około 10 μm (Hejnowicz 1980; Romberger i in. 1993).

W warunkach naturalnych jesienią pory w ścianach komórkowych jesionów są ograniczane substancją zwaną kalożą. U *F. americana* następuje to dwa tygodnie po opadnięciu liści. Odkładanie się kaloży w polach sitowych kończy funkcjonowanie elementów sitowych. Floem pozostaje nie zmieniony w czasie zimy. Wiosną kaloża utworzona jesienią poprzedniego roku znika powoli i niecałkowicie.

Węglowodany są transportowane z miejsca syntezy lub magazynowania (donor) poprzez floem do miejsc przeznaczenia (akceptor). Sieć najdrobniejszych żyłek w liściach stanowi początek systemu naczyniowego transportującego węglowodany. Żyłki przylegają do tkanki miękkiszowej, w której przebiega fotosynteza, a ich główną funkcją jest akumulacja i ładowanie produktów fotosyntezy. Ksylem i floem najdrobniejszych żyłek różnią się,

pod względem budowy i funkcji, od głównych żyłek liści oraz wiązek waskularnych innych organów. Cechą wyróżniającą jest przede wszystkim obecność „komórek pośrednich” – specjalnego typu komórek towarzyszących, które graniczą z tkanką miękkiszową. U większości roślin dwuliściennych drobne żyłki stanowią 25% lub więcej wszystkich żyłek w liściu (wg Gamalei 1989). Wyróżniono dwa typy komórek pośrednich: 1) komórki z licznymi plazmodesmami na styku mezofil–floem, 2) komórki bez plazmodesm na ścianach graniczących z mezofilem. Na tej podstawie drobne żyłki w liściach dzieli się na otwarte (typ 1) i zamknięte (typ 2) (Gamalei 1974). Drzewa z rodzaju *Fraxinus*, podobnie jak inne gatunki z rodziny *Oleaceae*, mają komórki pośrednie z licznymi polami plazmodesmowymi i żyłki typu otwartego (Gamalei 1974; Gamalei i Pachomova 1981) (ryc. 9).



Ryc. 9. Typy drobnych żyłek liści roślin dwuliściennych (wg Gamalei 1989)

A – system waskularny liścia; B – struktura drobnych żyłek w przekroju poprzecznym: 1 – typ otwarty drobnych żyłek z licznymi polami plazmodesmowymi między floemem i mezofilem, charakterystyczny dla liści drzew; 2 – typ zamknięty drobnych żyłek z podtypami 2a, 2b i 2c, brak kontaktu plazmodesmowego z mezofilem, występuje u roślin zielnych

Wyniki badań anatomicznych sugerują, że w komórkach sitowych boczne i terminalne płytki sitowe rozwijają się przez połączenie pól plazmodesmowych, oraz że struktury plazmodesmowe łączą się z retikulum endoplazmatycznym, tworząc ciągły system symplastyczny transportujący cukry (Gamalei i Pachomova 1981).

Transport produktów fotosyntezy przebiega w kilku etapach:

1 – transport triozofosforanów z miejsca ich syntezy, czyli chloroplastów, do otaczającej cytoplazmy, gdzie są przekształcane w cukry, które mogą być transportowane w systemie waskularnym;

2 – przemieszczanie się cukrów z komórek miękiszowych do komórek towarzyszących;

3 – transport cukrów do elementów sitowych, czyli załadunek floemu;

4 – transport cukrów w elementach sitowych z igieł do stref wzrostu lub magazynowania;

5 – przemieszczanie substancji z floemu do komórek docelowych, czyli rozładunek floemu.

Przemieszczanie produktów asymilacji z chloroplastów do tkanki przewodzącej jest transportem krótkodystansowym.

Liście *Fraxinus excelsior* zawierają fruktozę, glukozę, sacharozę, rafinozę, werbaskozę i alkohole wielowodorotlenowe, zwyczajowo zaliczane do cukrów (głównie mannitol) (Seybold 1969). Ilość związków cukrowych w liściach, w stosunku do suchej masy, jest najwyższa w maju i czerwcu. W liściach *F. americana* także stwierdzono obecność licznych cukrów, jak stachylozę, rafinozę, sacharozę, werbaskozę oraz D-mannitol (Zimmermann 1957a), a ponadto mellobiozę, maltozę, galaktozę, fruktozę i pentozy (Trip i in. 1963).

Zawartość skrobi, podstawowego materiału zapasowego, w liściach *F. excelsior* jest najwyższa w sierpniu. W ciągu doby zawartość skrobi zmienia się i jest najniższa o 8 rano, a najwyższa między 17 po południu a 2 w nocy. Zawartość monosacharydów i mannitolu jest także wyższa w godzinach popołudniowych i wieczorem, ale w nocy zmniejsza się (Seybold 1969).

Do systemu waskularnego przemieszczane są tylko cukry nieredukujące, pozostające względem siebie w pewnej stałej proporcji. Transport jest więc selektywny i preferencyjny (Trip i in. 1965).

Produkty fotosyntezy mogą być przemieszczane do elementów sitowych: 1) drogą wyłączenie symplastyczną (Ziegler 1974), 2) drogą prowadzącą częściowo poprzez apoplast. Asymilaty penetrują apoplast kompleksu: komórka pośrednia–komórka sitowa i stamtąd są transportowane do cytoplazmy tych komórek (Geiger i in. 1973; Giaquinta 1983). U jesionów, wobec stosunkowo dużych otworów sitowych, produkty fotosyntezy są prawdopodobnie przemieszczane z komórek mezofilu do komórek sitowych drogą symplastyczną, zgodnie z gra-

dientem stężeń (Ziegler 1974). Możliwy jest jednak również aktywny transport asymilatów z apoplastu do komórek pośrednich lub komórek sitowych w najmniejszych żyłkach, co stwierdzono u innych roślin o żyłkach typu otwartego (Geiger i in. 1973; Kursanov 1976). Transport drogą symplastyczną wymaga mniej energii niż transport apoplastyczny. Jednakże w niekorzystnych warunkach, szczególnie w niskiej temperaturze główną lub jedyną drogą transportu cukrów do elementów sitowych staje się droga apoplastyczna. Znaczne obniżenie translokacji przez symplast u roślin okrytozalążkowych następuje przy 10°C, a jej zatrzymanie w temperaturze 2–4°C (Geiger i Sovonick 1975).

Sok floemu jesionów zawiera mieszaninę cukrów: stachylozy, rafinozy, sacharozy, werbaskozy oraz D-mannitolu, ze znaczną przewagą stachylozy. W okresie letnim w soku floemu *Fraxinus americana* znajduje się średnio 0,25 M stachylozy, 0,12 M mannitolu, 0,09 M sacharozy, 0,07 M rafinozy i śladowe ilości werbaskozy. Relacja stężeń cukrów (sacharoza/stachyloza, rafinoza/stachyloza, sacharoza/rafinoza) w soku floemu ulegają lekkim wahaniom w ciągu doby (Zimmermann 1957a, b). Szybkość przepływu węglowodanów w dół pnia *F. americana* określono na 30–70 cm godz.⁻¹. Średnia szybkość translokacji stachylozy w pniu jesionu o wysokości 9 m i średnicy 15 cm na wysokości pierśnicy jest równa 65 cm godz.⁻¹. Szybkość transportu jest większa w górnej niż w dolnej części pnia i jest niezależna od całkowitego stężenia cukrów (Zimmermann 1969). Gradient molarny wszystkich cukrów i mannitolu jest pozytywny w kierunku góra – dół przez całe lato, a jesienią zanika. Po opadnięciu liści stężenie stachylozy w elementach sitowych obniża się, a wzrasta zawartość sacharozy (Zimmermann 1958). Autor sugeruje, że w okresie letnim sacharoza jest usuwana z komórek sitowych, a proces ten jest kontrolowany przez czynniki hormonalne pochodzące z liści. Usuwanie sacharozy następuje jeszcze przez pięć dni po defoliacji, ale potem czynnik hormonalny wyczerpuje się i stężenie sacharozy w komórkach sitowych wzrasta.

Zawartość cukrów i skrobi w korze *F. excelsior* zmienia się w ciągu roku. Ilość fruktozy, glukozy, sacharozy, rafinozy, stachylozy i mannitolu wzrasta jesienią (październik–listopad) i w okresie zimowym utrzymuje się na wyższym poziomie. Wczesną wiosną (marzec) zawartość cukrów obniża się. Poziom skrobi w korze *F. excelsior*, w przeciwieństwie do cukrów, jest najniższy zimą, od listopada do lutego (około 2% suchej masy), od marca wzrasta i najwyższy poziom (6–7% suchej masy) osiąga w sierpniu i wrześniu (Seybold 1969).

U *Fraxinus americana*, w okresie bezpośrednio poprzedzającym aktywność kambium, kiedy pąki są jeszcze zamknięte (koniec kwietnia – początek maja), zaobserwowano znikanie ziaren skrobi zmagazynowanych w korze (Zamski i Zimmermann 1979). Powstałe w wyniku hydrolizy skrobi cukry są transportowane przez promienie do kambium i floemu. Badania histologiczne wykazały, że komórki sitowe wczesnego floemu z poprzedniego roku nie zawierają cukrów. Cukry natomiast akumulują się w tych elementach sitowych, które nie zostały w pełni zróżnicowane w poprzednim sezonie i tych, które funkcjonowały, ale zostały uformowane pod koniec sezonu wegetacyjnego. Translokacja we floemie występuje, do pewnego stopnia, podczas rozwoju pąków i wzrostu młodych liści. Reaktywowane elementy sitowe stanowią kanał transportu cukrów do rozwijających się pąków. Wydłużanie pędu, podobnie jak wzrost ksylemu i floemu od początku maja do połowy czerwca przebiega u jesionów na koszt materiału zapasowego. Pierwsze elementy sitowe wczesnego floemu tworzą się w końcu maja i ładowanie do nich cukrów trwa przez cały czerwiec. Jest to krótki okres jednoczesnego importu cukrów do młodych liści przez reaktywowany floem i nowy floem. Do połowy czerwca nie zauważono znaczącego przepływu cukrów w głównym pniu (Zamski i Zimmermann 1979). Transport dalekodystansowy węglowodanów trwa od około 1 lipca do połowy października. Odpowiada to okresowi, w którym funkcjonują elementy sitowe, a liście eksportują produkty fotosyntezy.

Floem wytworzony w poprzednich latach nie ma dużego znaczenia dla transportu (Zimmermann 1961). Komórki promieniowe floemu, w przeciwieństwie do komórek sitowych, pozostają aktywne przez kilka lat i stanowią poprzeczną drogę transportu. Wiosną promienie dostarczają cukrów potrzebnych do rozpoczęcia podziałów kambialnych i fellogenu oraz do ładowania późnych elementów sitowych z poprzedniego roku. Reaktywowane elementy sitowe z poprzedniego roku nie zawierają cytoplazmy i nie tworzą kalozy (Zamski i Zimmermann 1979).

Jesiony cechuje znaczna zdolność przystosowania tempa procesów fizjologicznych do warunków siedliskowych. Jednakże w niekorzystnych warunkach świetlnych, wodnych i pokarmowych obniża się ich produktywność.

LITERATURA

- Abrams M. D., Kubiske M. E., Steiner K. C. 1990. Drought adaptations and responses in five genotypes of *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.: photosynthesis, water relations and leaf morphology. *Tree Physiol.* 6: 305–315.
- Adams M. A., Attiwil P. M. 1982a. Nitrogen mineralization and nitrate reduction in forests. *Soil Biol. Biochem.* 14: 197–202.
- Adams M. A., Attiwil P. M. 1982b. Nitrate reductase activity and growth response of forest species to ammonium and nitrate sources of nitrogen. *Plant and Soil* 66: 373–381.
- Al Gharbi A., Hipkin C. R. 1984. Studies on nitrate reductase in British angiosperms. I. A comparison of nitrate reductase activity in ruderal woodland-edge and woody species. *New Phytol.* 97: 629–639.
- Amthor J. S. 1991. Respiration in a future, higher-CO₂ world. *Plant, Cell Environ.* 14: 13–20.
- Bauer H., Martha P. 1981. The CO₂ compensation point of C₃ plants. – A re-examination. I. Interspecific variability. *Z. Pflanzenphysiol.* 103: 445–450.
- Bauer H., Martha P., Kirchner-Heiss B., Mairhofer I. 1983. The CO₂ compensation point of C₃ plants. – A re-examination. II. Intraspecific variability. *Z. Pflanzenphysiol.* 109: 143–154.
- Bazzaz F. A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annu. Rev. Ecol. Systematics* 21: 167–196.
- Bazzaz F. A., Miao S. L. 1993. Successional status, seed size, and responses of tree seedlings to CO₂, light and nutrients. *Ecology* 74: 104–112.
- Besnard G., Carlier G. 1990. Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une forêt alluviale du Haut-Rhône français. *Ann. Sci. For.* 47: 353–365.
- Beevers L., Hageman R. H. 1983. Uptake and reduction of nitrate: bacteria and higher plants. W: A. Läuchli i R. L. Bielecki (red.). *Inorganic Plant Nutrition, Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, 15A: 351–375.* Springer Verlag, Berlin.
- Bollard E. G. 1956. Nitrogenous compounds in plant xylem sap. *Nature* 178: 1189–1190.
- Bollard E. G. 1960. Transport in the xylem. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 11: 141–166.
- Braun H. J. 1977. Zum Wachstum und zur Produktivität des Wasserverbrauches der Baumarten *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L. und *Fraxinus excelsior* L. *Z. Pflanzenphysiol.* 84: 459–462.
- Broshchilova M., Broshchilov K., Kalmukov K. 1988. Seasonal dynamics of the rate of photosynthesis and transpiration and chlorophyll content of the leaves of some forest tree species. *Nauka za Gorata* 1: 26–36.
- Bunce J. A., Chabot B. F., Miller L. N. 1979. Role of annual leaf carbon balance in the distribution of plant species along an elevation gradient. *Bot. Gaz.* 140: 288–294.
- Burggraaf P. D. 1972. Some observations on the course of the vessels in the wood of *Fraxinus excelsior* L. *Acta Bot. Neerl.* 21: 32–47.
- Carlier G., Peltier J. P., Gielly L. 1992. Comportement hydrique du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une formation montagnarde mésoxérophile. *Ann. Sci. For.* 49: 207–223.
- Carlyle J. 1986. Nitrogen cycling in forest ecosystems. *For. Abstr.* 47(5): 307–336.

- Celniker Ju. L. 1958. O pokazatelach vodnogo režima listiev drevesnykh porod stepnoj zony. W: L. A. Ivanov (red.). Fiziologia dreviesnyh rastenij. Trudy Inst. Lesa 41: 33–54.
- Celniker Ju. L. 1975a. Vlijanije intensivnosti sviet na čislo i razmiery chloroplastov u dreviesnykh porod. Fizjol. Rast. 22(2): 262–269.
- Celniker Ju. L. 1975b. Vlijanije intensivnosti svieta na opticeskije svojstva chloroplastov i tkaniej listiev dreviesnykh porod. Fizjol. Rast. 22(4): 695–701.
- Celniker Ju. L. 1977. Regulacija processov gazoobmena CO₂ i morfogeneza u sažencev lesnyh dereviev pri zatenenii. Fiziol. Rast. 24(1): 57–64.
- Ceulemans R., Saugier B. 1992. Photosynthesis. W: A. S. Raghavendra (red.). Physiology of trees: 21–49. New York, John Wiley & Sons Inc.
- Chien R.-Ch. 1935–1936. Der Einfluss des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigkeit, ihre Gaugkräfte und ihren Turgor. Flora 30(4).
- Cottignies A. 1990. Osmotic potential and water potential of the Ash shoot apex, during the annual cycle. C. R. Acad. Sci. Paris, 310, Serie III: 211–216.
- Darrall N. M. 1989. The effect of air pollutants on physiological processes in plants. Plant, Cell and Environment 12: 1–30.
- Davis J. E., Arkenbauer T. J., Norman J. M., Brandle J. E. 1987. Rapid field measurement of the assimilation rate versus internal CO₂ concentration relationship in green ash (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.): the influence of light intensity. Tree Physiol. 3: 387–392.
- Davis W. J., Kozlowski T. T. 1977. Variations among woody plants in stomatal conductance and photosynthesis during and after drought. Plant and Soil 46: 435–444.
- Dimitrov H. 1968. The daily seasonal course of photosynthesis in some forest tree species. Gorkostop. Nauka, Sofija 5(5): 3–11.
- Downtown W. J. S., Grant W. J. R., Loveys B. R. 1987. Carbon dioxide enrichment increases yield of Valencia orange. Australian J. Plant Physiol. 14: 493–501.
- Eamus D., Jarvis P. G. 1989. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. Advances in Ecological Research 19: 1–55.
- Evans G. C. 1965. An area survey method of investigating the distribution of light intensity in woodlands with particular reference to sunflecks. J. Ecol. 44: 391–428.
- Farquhar G. D., von Caemmerer S. 1982. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. W: O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler (red.). Encyclopedia of Plant Physiology (New Series) 12B: 540–587. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York.
- Farquhar G. D., von Caemmerer S., Berry J. A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ plants. Planta 149: 78–90.
- Flückiger-Keller H., Oertli J. J., Flückiger W. 1979. Auswirkungen von Strausalz und Trockenheit auf das Wachstum und die Wasserbeziehungen verschiedener Gehölze. Schweiz. Zeitschr. Forstw. 4: 294–301.
- Gamalei Ju. W. 1974. Simplastičeskije sviazi v mielkich žilkach *Fraxinus* (k voprosu o transportie sacharov v listie). (The symplastic connections in *Fraxinus* minor veins). Bot. Žurn. 59: 980–988.
- Gamalei Ju. W. 1989. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. A taxonomic review. Trees 3: 96–110.

- Gamalei Ju. W., Pachomova M. W. 1981. Razpredelenije plazmodesm i parenchimnyj transport assimiljator v listie niekatorych dvudolnych. Fizjol. Rast. 28(5): 901-912.
- Gaudillere J. P. 1977. Effect of periodic oscilations of artificial light on photosynthetic activity. Physiologia Plantarum 41: 95-99.
- Gebauer G., Stadler J. 1990. Nitrate assimilation and nitrate content in different organs of ash trees (*Fraxinus excelsior* L.). W: M. L. Beusichem van (red.). Plant nutrition - physiology and applications: 101-106. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Gebauer G., Rehder H., Wollenweber B. 1988. Nitrate, nitrate reduction and organic nitrogen in plants from different ecological and taxonomic groups of Central Europe. Oecologia 75: 371-385.
- Geiger D. R., Sovonick S. A. 1975. Effects of temperature, anoxia and other metabolic inhibitors on translocation. W: M. H. Zimmermann, S. A. Sovonick (red.). Transport in Plants. I. Phloem Transport. Encyclopedia of Plant Physiology., New Series, Vol. 1: 256-286.
- Geiger D. R., Giaquinta R. T., Sovonick S. A., Fellows R. J. 1973. Solute distribution in sugar beet leaves in relation to phloem loading and translocation. Plant Physiol. 52: 585-589.
- Giaquinta R. T. 1983. Phloem loading of sucrose. Annu. Rev. Plant Physiol. 34: 347-387.
- Gordienko M. I. 1970. Intensivnost fizjologiczeskich processov dereviev jasena v czistom i smieszanych nasażdeniach. Les. Žurn. 1:84-86.
- Gordienko M. I. 1972. Cenotičnij vzaemovpliv jasena ta graba v nasażdenjach. (Cenotic interaction of *Fraxinus excelsior* L. and *Carpinus betulus* L. in stands.) Ukr. Bot. Žurn. 29(3): 340-343.
- Gordienko M. I. 1979. Lesovodstvennaja ocenka lipy melkolistnoj, klena ostrolistnogo i graba obyknovennogo. Lesoved. 1: 59-65.
- Gulidova I. V., Afanaseva E. A. 1957. Vlijanie vlaznosti počvy na intensivnost transpiracii drevesnyh i kustarnikovych porod. Počvoved. 8: 46-53.
- Gulisašvili V. Z. 1938. K voprosu o zasuchoustoičivosti drevesnyh i kustarnikovych porod. Trudy Tbilissko Bot. Inst. 3.
- Gundersen K. 1954. Chlorophyll and N in annual shoots of Ash with or without application of fertilizer, and chlorophyll in annual shoots of Beech. Dansk Skovforen. Tidsskr. 35: 238-242.
- Harbinson J., Woodward F. I. 1984. Field measurements of the gas exchange of woody plant species in stimulated sunflecks. Annals Bot. 53: 841-851.
- Hayness R. J. 1986. Uptake and assimilation of mineral nitrogen by plants. W: Hayness R. J., Cameron K. C., Goh K. M., Sherloch R. R. (red.). Mineral Nitrogen in the Plant-Soil System: 303-378, Physiological Ecology, T. T. Kozlowski (wyd.), Academic Press Inc., Orlando, Florida.
- Hejnowicz Z. 1980. Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych. PWN, Warszawa.
- Helliwell D. R., Harrison A. F. 1979. Effects of lighth and weed competition on the growth of seedlings of four tree species on a range of soils. Quart. J. Forestry 73: 160-171.
- Hincley T. M., Lassoie J. P., Running S. W. 1978. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. 24: 1-72.

- Hlebnikova N. A. 1958a. Vodnyj režim derevev na raznyh opuskach i vnutri nasaždenija. W: Fiziologia dreviesnyh rastenij, L. A. Ivanov (red.), Trudy Inst. Lesa 41: 55–70.
- Hlebnikova N. A. 1958b. Osobennosti fotosinteza dereviev v raznyh czastiach nasaždenija. Trudy Inst. Lesa 41: 71–86.
- Hlebnikova N. A. 1958c. Transpiracija i fotosintez drevesnyh i kustarnikovych rastenij v uslovijach Prikaspijskoj nizmiennosti. Trudy Inst. Lesa 38: 140–160.
- Huber B., Schmidt E. 1936. Weitere thermoelektrische Untersuchungen über den Transpirationsstrom der Bäume. Tharandter Forstl. Jahr. 87: 369–412.
- Hutchinson T. C. 1970. Lime chlorosis as a factor in seedlings establishment on calcareous soils. II. The development of leaf water deficit in plants showing lime chlorosis. New Phytol. 69: 143–157.
- Ivanov L. A., Silina A. A., Celniker Ju. L. 1952. O transpiracii polezascitnyh porod v uslovijach Derkulskoj stepi. 37: 113–127.
- Jarvis P. G. 1975. Water transfer in plants. W: D. A. de Vries i N. K. van Alfen (red.), Heat and Mass Transfer in the Environment of Vegetation: 369–394. Scripta Book Co., Washington D. C.
- Jones R. H., McLeod K. W. 1990. Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in chinese tallowtree and caroliniana ash seedlings. For. Sci. 34(4): 851–862.
- Julinyová M., Massarovičová E. 1984. Empirical model of carbon dioxide exchange in young European beech plants under controlled conditions. Ecology (CSRR) 3(2): 149–158.
- Keller T. 1973. CO₂ exchange of bark of deciduous species in winter. Photosynthetica 7(4): 320–324.
- Kniazeva I. F. 1970. Vlijanie peremennogo osveščeniya na fotosintez i rost sejancev drevesnyh porod. Lesoved. 5: 65–69.
- Kramer P. J. 1981. Carbon dioxide concentration, photosynthesis, and dry matter production. BioScience 31: 29–33.
- Krasulin N. P., Pankratova N. M. 1957. Dokl. Acad. Nauk SSSR 113: 927–929.
- Kučerjavych E. G., Kostjuk M. D. 1952. Issledovanie kornievych sistem i transpiracii drevesnyh porod. Lesn. Hoz. 5(5): 29–35.
- Kurczyńska E. U. 1986. Terminal vessel and early vessel arrangement in internodes of *Fraxinus excelsior*. Acta Soc. Bot. Pol. 55: 3–10.
- Kursanov A. L. 1976. Assimilate transport in plants. Nauka, Moskwa, 1–166.
- Ladefoged K. 1956. Studies on water consumption by trees. Dansk Skovforen Tidsskr. 41: 481–506.
- Ladefoged K. 1963. Transpiration of forest trees in closed stands. Physiol. Plant. 16: 378–414.
- Larcher W. 1969. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. Photosynthetica 3(2): 167–198.
- Larcher W. 1975. Physiological Plant Ecology, Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York, 252 s.
- Lăzărescu C., Fidanoff F. 1970. Transpiration measurements on *Fraxinus* hybrids. Stud. Cerc. Inst. Cerc. Silvici 27(2): 91–104.

- Lee J. A., Steward G. R. 1978. Ecological aspects of nitrogen assimilation. *Adv. Bot. Res.* 6: 1-43.
- Lee J. A., Woodin S. L., Press M. C. 1986. Nitrogen assimilation in an ecological context. W: H. Lambers, F. F. Neetson, I. Stulen (red.). *Fundamental, ecological and agricultural aspects of nitrogen metabolism in higher plants.*: 331-346. Nijhoff, Dordrecht.
- Leonardi S., Flückiger W. 1986. The influence of NaCl on leaf water relations and the proportions of K, Na, Ca, Mg, and Cl in epidermal cells of *Fraxinus excelsior* L. *Tree Physiol.* 2: 115-121.
- Löhr E. 1969. Respirationsintensität in Stämmen, Zweigen und Blättern von Laubbäumen im tropischen Regenwald und in temperierten Wäldern. *Physiol. Plant.* 22: 86-93.
- Lyr von, H., Hoffmann G., Enger W. 1964. Über den Einfluß unterschiedlicher Beschattung auf die Stoffproduktion von Jungpflanzen einiger Waldbäume. *Flora* 155: 305-330.
- Lovčij N. F. 1962. K voprosom o vlijanii krajne nizkic temperatur na prirost dereviev. *Lesnoj žurnal* 2: 33-36.
- Malkina I. S. 1965. Fotosintez dreviesnogo podrosta pod połogom lesa. *Bot. Zhurn.* 50(5): 673-679.
- Malkina I. S. 1975. Raztjaženije kletok mezofilita saženecv različnoj stepeni tenevynoslivosti. *Lesoved.* 4: 69-74.
- Marek M., Massarovičová E., Kratochvilová I., Eliáš P., Janous D. 1989. Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak-hornbeam forest. II. Leaf photosynthetic activity. *Trees* 4: 234-240.
- Marshall P. E., Kozłowski T. T. 1974. The role of cotyledons in growth and development of woody angiosperms. *Can. J. Bot.* 52: 239-245.
- Marshall P. E., Kozłowski T. T. 1976. Importance of photosynthetic cotyledons for early growth of woody angiosperms. *Physiol. Plant.* 37: 336-340.
- Martin F., Chemardin M., Gadal P. 1981. Nitrate assimilation and nitrogen circulation in Australian pine. *Physiol. Plant.* 53: 105-110.
- Morariu I. 1963. The transpiration of *Quercus robur* and *Fraxinus excelsior* in the forest of Prejmer. *Lucr. sti. Inst. Polit. Brasov (Fac. Silv.)* 6: 89-114.
- Mousseau M., Saugier B. 1992. The direct effect of increased CO₂ on gas exchange and growth of forest tree species. *J. Exp. Bot.* 43: 1121-1130.
- Nestiarovich M. D., Dzyarugina T. F. 1974. Effect of soil moisture on the growth of *Fraxinus* seedlings. *Vesti. Acad. Navuk BSSR - Ser. Bijal. Navuk* 5: 5-10.
- Pezeshki S. R., Chambers J. L. 1986. Effect of soil salinity on stomatal conductance and photosynthesis of green ash (*Fraxinus pennsylvanica*). *Can. J. For. Res.* 16: 569-573.
- Pisek A., Knapp H., Ditterstorfer J. 1970. Maximal width of opening and morphology of stomata, with information on their size and number. *Flora* 159: 459-479.
- Polster H., Weise G., Neuwirth G. 1960. Ökologische untersuchungen über den CO₂-Stoffwechsel und Wasserhaushalt einiger Holzarten auf ungarischen Sand- und Alkali („Szik“-) Boden. *Arch. Forstw.* 9(11): 947-1014.
- Rogers H. H., Peterson C. M., Mc Crimon J. N., Cure J. D. 1992. Response to elevated atmospheric carbon dioxide. *Plant, Cell Environ.* 15: 749-752.
- Römberger J. A., Hejnowicz Z., Hill J. F. 1993. *Plant Structure: Function and Development.* Springer-Verlag, Berlin, 524 ss.

- Runge M. 1983. Physiology and ecology of nitrogen nutrition. W: O. L. Lang, P. S. Nobel, C. B. Osmond, H. Ziegler (red.). Physiological Plant Ecology, III. Responses to the Chemical and Biological Environment: 163–200. Springer-Verlag, Berlin–Heidelberg–New York.
- Sarjala T. 1991. Effect of mycorrhiza and nitrate nutrition on nitrate reductase activity in Scots pine seedlings. *Physiol. Plant.* 81: 84–94.
- Sarjala T., Raitio H., Turkki E.-M. 1987. Nitrate metabolism in Scots pine seedlings during their first growing season. *Tree Physiol.* 3: 285–293.
- Schneider S. H. 1989. The greenhouse effect: science and policy. *Science* 243: 771–781.
- Schramm R. 1912. Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. *Flora* 4: 225–295.
- Schulze E. D., Lange O. L., Oren R. 1989. Forest decline and air pollution. A study of spruce (*Picea abies*) on acid soils. *Ecological Studies*, vol. 77. Springer, Berlin–Heidelberg–New York.
- Semoradova E., Materna J. 1982. Salt treatment of roads in winter: the response of trees and the content of chlorine in their assimilation organs. *Sci. Agric. Bohemoslovaca* 14(4): 241–260.
- Seybold S. 1969. Zum jahres- und tagesperiodischen Verhalten von Zuckeralkoholen in vegetativen Pflanzenteilen. *Flora (Jena)*, 160 A (6): 561–575.
- Sheen J. 1990. Metabolic repression of transcription in higher plants. *Plant Cell* 2: 1027–1038.
- Silina A. A. 1955. The transpiration of woody species in the Telleman forest. *Fizjol. Rast.* 2(4): 364–372.
- Smirnoff M., Todd P., Steward G. R. 1984. The occurrence of nitrate reduction in the leaves of woody plants. *Ann. Bot.* 54: 363–374.
- Stadler J., Gebauer G. 1992. Nitrate reduction and nitrate content in ash trees (*Fraxinus excelsior* L.): distribution between compartments, site comparison and seasonal variation. *Trees* 6: 236–240.
- Stojanov Z. 1964. Untersuchungen über den Einfluss hoher Temperaturen auf die Photosynthese mancher Baum- und Straucharten. *Gorskostop. Nauka, Sofija*, 1(5): 43–53.
- Stojanov Z., Dakev T. 1964. Effect of N and P nutrition on the transpiration of seedlings of certain woody species. *Gorskostop. Nauka, Sofija*, 1(6): 3–10.
- Taiz L., Zeiger E. 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, California.
- Taylor S. E., Terry N. 1984. Limiting factors in photosynthesis. V. Photochemical energy supply colimits photosynthesis at low values of intercellular CO₂ concentrations. *Plant Physiol.* 75: 82–86.
- Thornley J. H. M. 1974. Light fluctuation and photosynthesis. *Ann. Bot.* 38: 363–373.
- Trip P., Krotkov G., Nelson C. D. 1963. Biosynthesis of mannitol-¹⁴C from ¹⁴CO₂ by detached leaves of white ash and lilac. *Can. J. Bot.* 41: 1005–1010.
- Trip P., Nelson C. D., Krotkov G. 1965. Selective and preferential translocation of ¹⁴C-labeled sugars in white ash and lilac. *Plant Physiol.* 1965: 740–747.
- Tyree M. T., Ewers F. W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* 119: 345–360.

- Van Oosten J.-J., Afif D., Dizengremel P. 1992. Long-term effects of a CO₂ enriched atmosphere on enzymes of the primary carbon metabolism of spruce trees. *Plant Physiol. Biochem.* 30: 541-547.
- Vézina P. E. 1960. Recherches sur les conditions de lumière et de précipitations dans les forêts traitées par la coupe progressive par groupes. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw.* 36(2): 33-137.
- Williams W. E., Garbutt K., Bazzaz F. A., Vitousek P. M. 1986. The response of plants to elevated CO₂. IV. Two deciduous-forest tree communities. *Oecologia* 69: 454-459.
- Wilkins D., Van Oosten J.-J., Besford R. T. 1994. Effect of elevated CO₂ on growth and chloroplast proteins in *Prunus avium*. *Tree Physiol.* 14: 769-779.
- Wiltshire J. J. J., Unsworth M. H., Wright C. J. 1994. Seasonal changes in water use of ash trees exposed to ozone episodes. *New Phytol.* 127: 349-354.
- Woodward F. I., Thompson G. B., Mc Kee I. F. 1991. The effects of elevated concentrations of carbon dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. *Ann. Bot.* 67: 23-28.
- Wylie R. B. 1951. Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees. *Am. J. Bot.* 38: 355-361.
- Zamski E., Zimmermann M. H. 1979. Sieve tube longevity in white ash (*Fraxinus americana* L.) studied with a new histochemical test for the identification of sugar. *Can. J. Bot.* 57: 650-656.
- Ziegler H. 1974. Biochemical aspects of phloem transport. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 28: 43-62.
- Zimmermann M. H. 1957a. Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tubes exudate of trees. *Plant Physiol.* 32: 288-291.
- Zimmermann M. H. 1957b. Translocation of organic substances in trees. II. On the translocation mechanism in the floem of white ash (*Fraxinus americana* L.). *Plant Physiol.* 32: 399-404.
- Zimmermann M. H. 1958. Translocation of organic substances in trees. III. The removal of sugars from sieve tubes in the white ash (*Fraxinus americana* L.). *Plant Physiol.* 33: 213-217.
- Zimmermann M. H. 1961. Movement of organic substances in trees. *Science* 133: 73-79.
- Zimmermann M. H. 1969. Translocation velocity and specific mass transfer in the sieve tubes of *Fraxinus americana* L. *Planta* 84: 272-278.

GASEOUS EXCHANGE, WATER RELATIONS AND TRANSPORT

Summary

Fraxinus excelsior (L.) is a tree species of relatively high photosynthetic activity. The intensity of gaseous exchange and the water condition of the plant depend on external factors such as light intensity, air temperature and humidity, wind velocity, availability of water and nutrients. The reviewed results show that ash trees are characterized by a high capability to

adapt the rate of physiological processes to environmental conditions. The morphological and anatomical characteristics of *F. excelsior* leaves (leaf surface, thickness of the layer of parenchyma cells, stomata frequency) are adapted for the optimal utilization of irradiance in photosynthesis and are dependent on the position of leaves in the crown. Leaves of *F. excelsior* are shadow-tolerant. The highest effectiveness of energy utilization by this species is at photosynthetically active radiation (PAR) intensity of 4–18%. *F. excelsior* has great capacity to adjust water consumption and transpiration to soil moisture, soil temperature, light and air conditions. The relationships between gas exchange processes, water relations and productivity are discussed. Metabolic routes for the assimilation and translocation of nitrogen compounds are described. The possible routes of translocation and retranslocation of photo-assimilates in various seasons and the content of carbohydrates in leaves and stems of ash trees are presented.