

BARBARA KIELISZEWSKA-ROKICKA

4.2. WYMIANA GAZOWA I GOSPODARKA WODNA

Intensywność procesów wymiany gazowej drzew strefy umiarkowanej jest zjawiskiem zmiennym, zależnym zarówno od czynników zewnętrznych, związanych z sezonowością warunków klimatycznych, jak i od czynników wewnętrznych, związanych ze stanem fizjologicznym rośliny. Na przebieg procesów wymiany gazowej duży wpływ mają także czynniki stresowe. Wiązy europejskie należą do drzew o szczególnych wymaganiach siedliskowych. Do optymalnego wzrostu i rozwoju potrzebują stosunkowo wysokiej wilgotności podłoża, wysokiego pH i wysokiego poziomu azotu w glebie. Jednocześnie wiązy są dość odporne na suszę i tolerują zakwaszenie gleby (CHEN 2001). Są też odporne na zacienienie i mrozy, a z drugiej strony są ciepłolubne (ELLENBERG 1986; DIEKMANN 1996). Naturalne siedliska wiązków w Europie kurczą się w związku z wylesianiem i osuszaniem wielu terenów nadrzecznych. Z drugiej strony eutrofizacja środowiska glebowego, szczególnie zwiększenie poziomu dostępnego azotu w glebie, może prowadzić do wzrostu liczebności wiązków. Wiązy mogą również zajmować nowe stanowiska w wyniku ocieplenia klimatu, co potwierdza obserwowana w ostatnich dziesięcioleciach tendencja do przesuwania się górnej granicy występowania wiązu *Ulmus glabra* na zachodnim Kaukazie, obok takich gatunków, jak *Acer platanoides*, *A. platanus*, *Betula litwinowii* (AKATOV 2009). Wiązy są względnie odporne na zanieczyszczenia powietrza pyłami (CHEN 2001), natomiast podwyższone stężenie ozonu troposferycznego powoduje uszkodzenia liści *U. laevis*, *U. minor* i *U. glabra* (SKELLY i in. 1999; MANNING i in. 2002).

Tolerowanie zróżnicowanych i często przeciwstawnych warunków środowiska wskazuje na znaczną plastyczność fizjologiczną wiązków. Niestety wymiana gazowa i gospodarka wodna wiązków europejskich rzadko były przedmiotem badań i niewiele prac opublikowano na ten temat. Więcej informacji można znaleźć w literaturze, zwłaszcza najnowszej dotyczącej fotosyntezy wiązków azjatyckich i amerykańskich w zróżnicowanych warunkach środowiska.

4.2.1. ZDOLNOŚĆ ASYMILACYJNA

Zdolność asymilacyjną drzew określa maksymalne natężenie fotosyntezy netto, czyli szybkość pobierania dwutlenku węgla (CO₂) przez daną powierzch-

nię organu asymilującego w określonym czasie i w optymalnych warunkach środowiska (natężenie promieniowania świetlnego, temperatura, wilgotność gleby, dostępność pierwiastków odżywczych, stężenie CO₂ w powietrzu), z uwzględnieniem strat CO₂ w procesie oddychania. Asymilacja CO₂ przebiega w wyspecjalizowanej tkance, chlrenchymie, która w liściu występuje jako główny składnik tkanki podstawowej, czyli mezofilu, a w łodydze – przede wszystkim w części peryferycznej, nie obejmując epidermy. Organem wyspecjalizowanym w fotosyntezie jest liść (HEJNOWICZ 2002). Na zdolność asymilacyjną wpływają czynniki wewnętrzne rośliny, czyli struktura morfologiczna i anatomiczna liści, zawartość chlorofilu, liczba i wielkość szparek, uwodnienie liści, aktywność enzymów związanych z fotosyntezą oraz funkcjonowanie tkanek transportujących. Czynniki wewnętrzne zależą od przynależności rośliny do gatunku, odmiany lub ekotypu, a także od stadium rozwoju osobniczego, rozwoju korony drzewa, wieku liści i ich pozycji w koronie. Maksymalną aktywność fotosyntetyczną liście osiągają wówczas, kiedy są w pełni rozwinięte i dojrzałe, czyli 4–6 tygodni po pęknięciu pąków (LARCHER 1994). Istotne dla procesu fotosyntezy właściwości rośliny są modyfikowane przez warunki środowiska (LARCHER 1969).

Nieliczne badania natężenia fotosyntezy wiązków na tle innych gatunków drzew wykazały stosunkowo wysoką aktywność fotosyntetyczną liści *Ulmus glabra*. Wartości natężenia fotosyntezy netto (P_N) liści kilku gatunków drzew i krzewów badanych w porównywalnych warunkach oświetlenia, temperatury i wilgotności uszeregowano następująco: *Corylus avellana* > (*Ulmus glabra* = *Rhododendron ponticum*) > *Hedera helix* > *Fraxinus excelsior* > *Ilex aquifolium* > (*Daphne laureola* = *Fagus sylvatica*) (HARBINSON i WOODWARD 1984). W naturalnym środowisku P_N liści *U. glabra* mieściło się od 2,22 do 4,38 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹, w zależności od stanowiska oraz terminu badań, i było to natężenie wyższe od natężenia fotosyntezy liści klonu zwyczajnego (*Acer platanoides*) (1,96–2,80 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹) i lipy drobnolistnej (*Tilia cordata*) (1,99–3,27 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹), a niższe od natężenia fotosyntezy liści dębu szypułkowego (*Quercus robur*) (2,26–5,13 mg CO₂ dm⁻² h⁻¹) (VYAL i in. 2007). Autorzy badali młode drzewa, o wysokości 5–6 m.

Warunki panujące na terenach okresowo zalewanych sprzyjają aktywności fotosyntetycznej drzew. Szybkość fotosyntezy netto liści młodych osobników *U. glabra*, *Tilia cordata*, *Quercus robur* i *Acer platanoides*, wyrażona w mg CO₂ dm⁻² h⁻¹, była o 1,5 razy wyższa u drzew rosnących w obniżeniu terenu, który był okresowo podtapiany, w porównaniu do osobników na wzniesieniu, zwłaszcza w drugiej połowie sezonu wegetacyjnego, kiedy wilgotność gleby na

terenie zalewowym była dwukrotnie wyższa niż na obszarze wzniesionym, nie zalewanym (VYAL i in. 2007).

Liście nie są jedynym organem rośliny zdolnym do asymilacji i redukcji dwutlenku węgla. Fotosynteza zachodzi także w ogonkach liściowych, zielonych owocach, zielonych tkankach pni i gałęzi i pozytywnie wpływa na całkowity budżet węgla w roślinie (PFANZ i in. 2002). Szczególnie w niekorzystnych okresach, kiedy drzewa tracą częściowo lub całkowicie liście. Zrzucanie liści może nastąpić w wyniku przedłużającej się suszy, jako mechanizm ograniczający utratę wody. Jesienią, obniżone temperatury i krótki dzień inicjują proces starzenia się i opadania liści. Defoliację drzew powodują też owady, grzyby chorobotwórcze, bakterie i wirusy. Do czasu odbudowy listowia drzewo korzysta z węglowodanów zmagazynowanych w tkankach oraz wytworzonych w procesie fotosyntezy zachodzącym w chlrenchymie kory pnia i pędów. Nawet w okresach, kiedy liście są w pełni rozwinięte, chlrenchyma pni jest zdolna do uczestniczenia w produkcji związków węgla i tlenu. Fotosynteza w tkankach kory i liści przebiega według takich samych zasad i zależy od takich samych czynników wewnętrznych i zewnętrznych. Wyizolowana z pnia i gałęzi chlrenchyma wykazuje stosunkowo wysoką aktywność fotosyntetyczną, która stanowi średnio 75% aktywności fotosyntetycznej liści.

Wyniki pierwszych badań naukowych dotyczących tkanek zielonych w korze roślin drzewiastych opublikowano około roku 1900 (za PFANZ i in. 2002). Zawartość chlorofilu w korze pni drzew zależy od wieku organu i od ekspozycji na światło (PEARSON i LAWRENCE 1958). Wraz z wiekiem organu maleje stężenie chlorofilu w przeliczeniu na powierzchnię lub suchą masę kory (PFANZ i in. 2002). Górna, oświetlona powierzchnia gałęzi i gałązek znacząco różni się zawartością chlorofilu od części zacienionych, położonych w głębi korony drzewa. *Ulmus glabra* zaliczono do drzew o stosunkowo wysokiej zawartości chlorofilu w korze gałązek wyeksponowanych na działanie światła (1,23–1,89 mg chl. g⁻¹ s.m.), natomiast *U. laevis* znalazł się w grupie drzew o niższej zawartości chlorofilu (0,37–0,50 mg chl. g⁻¹ s.m.). Chlorofil jest obecny nie tylko w zewnętrznej części pnia, ale także w centralnej części pnia i gałęzi w zakresie od 25 do ponad 200 µg chl. g⁻¹ s.m. (PFANZ i in. 2002). Epiderma przepuszcza światło fotosyntetycznie czynne, natomiast nie przepuszcza światła w zakresie UV, co wykazała KURCZYŃSKA (2002) u gatunków z rodzaju *Salix*. Natężenie fotosyntezy w łądych wierzb maleje wraz z ich wiekiem i rosnącą grubością epidermy (KURCZYŃSKA 2002). Zjawisko to nie zostało dotąd zbadane u wiązków. Przenikanie światła fotosyntetycznie czynnego przez perydermę maleje wraz z wiekiem pnia oraz wzrastającą grubością perydermy i zależy od gatunku drzewa (PFANZ

i ASCHAN 2000). Wilgotna kora przepuszcza więcej światła niż kora sucha (SOLHAUG i in. 1995). Światło może przenikać przez naturalne otwory w zewnętrznej powierzchni kory, takie jak przetchlinki lub, w młodszej korze, szparki (LANGFELD-HEYSER 1997). Ograniczenie transmisji światła do wnętrza pnia i gałęzi powodują organizmy epifityczne żyjące na powierzchni kory drzew (SOLHAUG i in. 1995). Natężenie asymilacji CO₂ przez młode gałęzie drzew może stanowić 60–90% CO₂ potencjalnie utraconego w procesie oddychania, ale rzadko stwierdza się występowanie fotosyntezy netto. Zatem fotosynteza kory pnia i gałęzi nie ma raczej wpływu na produkcję biomasy, a jej znaczenie polega przede wszystkim na produkcji tlenu potrzebnego w procesie oddychania (HEJNOWICZ 1980; ROMBERGER i in. 1993). Umożliwia również reasymilację nadmiaru CO₂ powstającego w czasie oddychania (SCHEADLE 1975), a także długotrwałe prowadzenie fotosyntezy w warunkach, w których niemożliwa jest fotosynteza w liściach, co jest efektem przystosowania do życia w niekorzystnych warunkach (KURCZYŃSKA 2002). Prawdopodobnie tlen wydzielany w czasie fotosyntezy zachodzącej w chlorenchymie pnia i tam magazynowany może zwiększać odporność drzew na niedotlenienie podczas okresowego zalewania drzew (PFANZ i in. 2002).

4.2.2. WPLYW CZYNNIKÓW ŚRODOWISKA NA WYMIANĘ GAZOWĄ

4.2.2.1. Światło

Natężenie fotosyntezy netto jest funkcją oświetlenia i wzrasta od świetlnego punktu kompensacyjnego, czyli takiego natężenia światła fotosyntetycznie czynnego (ang. Photosynthetically Active Radiation – PAR; długość fali w zakresie 400–700 nm), przy którym ilość CO₂ wiązana w procesie fotosyntezy jest równoważona przez ilość CO₂ wydzielaną w procesie oddychania, aż do świetlnego punktu wysycenia, czyli takiego natężenia światła, powyżej którego natężenie fotosyntezy nie zwiększa się. Natężenie światła fotosyntetycznie czynnego w pełnym słońcu (100% PAR) wynosi około 2000 μmoli m⁻² s⁻¹.

Światło wpływa na strukturę liści, a 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, przystosowane do absorpcji światła w warunkach zacienienia. Błazki liściowe liści cienistych są cieńsze, mają większą specyficzną powierzchnię (SLA z ang. Specific Leaf Area), czyli stosunek powierzchni liści do ich masy, i mniejszą liczbę szparek niż liście rosnące w dobrze oświetlonej części drze-

wostanu lub korony drzewa (tzw. liście słoneczne). Liście cieniste odznaczają się niższą aktywnością asymilacyjną w porównaniu do liści słonecznych, a maksymalne natężenie fotosyntezy osiągają przy niższym natężeniu światła. Liście młodych wiązków *Ulmus glabra*, rosnących pod okapem drzewostanu liściastego, przy natężeniu światła 6% PAR, cechowała stosunkowo wysoka wartość SLA ($34 \text{ mm}^{-2} \text{ mg}^{-1}$) (HARBINSON i WOODWARD 1984). Światło oddziałuje na natężenie fotosyntezy i transpiracji poprzez wpływ na funkcjonowanie aparatów szparkowych. Opór szparek liści wiązki *U. glabra* malał wraz ze wzrostem natężenia światła fotosyntetycznego w zakresie $25\text{--}230 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a jednocześnie wzrastała aktywność fotosyntezy netto. Liście wiązków są stosunkowo odporne na zacienienie. Stan wysycenia światłem osiągają przy natężeniu światła $230 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, które stanowi około 12% maksymalnego natężenia PAR (100% = ok. $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (HARBINSON i WOODWARD 1984). Dla porównania cienioznośne jesiony *Fraxinus excelsior*, bluszcz *Hedera helix* i różanecznik *Rhododendron ponticum* osiągały stan wysycenia świetlnego przy natężeniu światła około 6% PAR, a *Daphne laureola* i *Fagus sylvatica* – przy natężeniu światła około 1,4% PAR (HARBINSON i WOODWARD 1984). Natomiast gatunki światłolubne, takie jak *Betula* spp. i *Populus tremula*, wykorzystują efektywnie światło do 50% maksymalnego natężenia PAR (CELNIKER 1977). Efektywność wykorzystania wody do produkcji biomasy roślinnej (biomasa/g zużytej wody) była u wiązki niezależna od natężenia światła (HARBINSON i WOODWARD 1984).

Liście cieniste zawierają zwykle mniej chloroplastów niż liście słoneczne, zaś chloroplasty liści cienistych są większe i mają więcej chlorofilu. Zawartość chlorofilu w liściach zmienia się w czasie sezonu wegetacyjnego i jest najwyższa w fazie pełnego rozwoju liści. SAMSONE i in. (2007) zarejestrowali wzrost stężenia chlorofilu w liściach *U. laevis* od $2,6 \text{ mg g}^{-1}$ suchej masy w końcu maja do 4 mg g^{-1} suchej masy na początku lipca. Autorzy ci stwierdzili ponadto, że czynniki stresowe, takie jak atak owadów i rozwój galasów na blaszce liściowej, wpływają na zmniejszenie stężenia chlorofilu w apikalnej części liścia. Liczne badania wykazały, że zawartość chlorofilu w liściach w niewielkim stopniu wpływa na szybkość fotosyntezy. Już w 1918 r. WILLSTÄTTER i STOLL zauważyli, że w liściach wiązki z niedoborem chlorofilu szybkość fotosyntezy była zbliżona do szybkości fotosyntezy w liściach o wyższej zawartości chlorofilu (za SALISBURY i ROSS 1975). VYAL i in. (2007) wykazali, że liście wiązków *U. glabra* rosnących na terenie zalewowym i na terenie nie zalewanym miały zbliżoną zawartość chlorofilu i karotenoidów, natomiast różniły się znacząco aktywnością fotosyntetyczną, wyższą o 50% na terenie zalewanym.

4.2.2.2. Dwutlenek węgla

Dwutlenek węgla jest głównym substratem w procesie fotosyntezy, a jego stężenie w stromie chloroplastu wpływa bezpośrednio na aktywność asymilacyjną liści (TAYLOR i TERRY 1984). Natężenie asymilacji netto jest funkcją stężenia CO₂ w przestworach międzykomórkowych liścia i w chloroplastach. Stężenie CO₂ wewnątrz chloroplastów zależy od stężenia tego gazu w atmosferze otaczającej liść oraz od funkcjonowania aparatów szparkowych, a każdy czynnik stresowy, który powoduje zamykanie szparek, wpływa na obniżenie dopływu CO₂ do chloroplastów. Istnieje liniowa pozytywna zależność między przewodnictwem szparkowym dla CO₂ a szybkością pobierania CO₂ netto wyrażona jako g CO₂ m⁻² liścia h⁻¹ (HARBINSON i WOODWARD 1984).

Wzrost stężenia CO₂ w atmosferze okołozemskiej w ciągu ostatnich 200 lat na skutek uprzemysłowienia (FRIEDLI i in. 1986; KEELING i in. 1995) oraz oczekiwany dalszy wzrost w najbliższej przyszłości (HOUGHTON i in. 1995) wywołały zainteresowanie wpływem podwyższonego stężenia CO₂ na funkcjonowanie roślin, w tym roślin drzewiastych. Przeprowadzono wiele doświadczeń w specjalnych komorach lub warunkach polowych, w których siewki drzew, młode sadzonki lub wybrane części korony młodych drzew wielu gatunków poddawano działaniu podwyższonego stężenia CO₂ przez sezon wegetacyjny lub jego część (CEULEMANS i MOUSSEAU 1994). Badano między innymi aktywność fotosyntetyczną i/lub biomasę roślin traktowanych podwyższonym stężeniem CO₂ w stosunku do roślin kontrolnych. W większości przypadków obserwowano wzrost aktywności fotosyntetycznej i wzrost biomasy pod wpływem wyższego niż normalne stężenia CO₂. Wśród badanych drzew nie było gatunków z rodzaju *Ulmus*. Krótkotrwałe (3,5–4 godzin) podwojenie stężenia CO₂ w atmosferze otaczającej liście nie ma znaczącego wpływu na aktywność oddechową liści drzew (R, nmol s⁻¹) (AMTHOR 2000). U wszystkich badanych gatunków, w tym wiązu *U. rubra*, stosunek aktywności oddechowej liści drzew poddanych działaniu 800 ppm CO₂ i tych rosnących przy stężeniu 400 ppm CO₂ był bliski 1 (0,933–0,988).

Długotrwałe działanie podwyższonego stężenia CO₂ wywołuje u wielu gatunków roślin zmianę zagęszczenia szparek, czyli liczby aparatów szparkowych przypadających na jednostkę powierzchni liścia, a więc pośrednio na szybkość wymiany gazowej. Informacje na ten temat uzyskano w trzech typach badań: 1) doświadczeniach prowadzonych w warunkach szklarniowych i polowych, 2) badania kilkudziesięcioletnich materiałów zielnikowych i porównaniu ich z aktualnie żyjącymi przedstawicielami gatunków, 3) badaniach materiałów

kopalnych z różnych okresów geologicznych (ROYER 2001). Reakcje ponad 400 gatunków roślin na podwyższone stężenie CO₂ w atmosferze były zróżnicowane: 1) zmniejszone zagęszczenie szparek, 2) brak różnic w zagęszczeniu szparek, 3) wzrost zagęszczenia szparek (ok. 12% przypadków) (ROYER 2001). Badania eksperymentalne wykazały znacznie niższy udział gatunków roślin reagujących na wzrost CO₂ w atmosferze zmianą zagęszczenia aparatów szparkowych niż badania zielnikowe i paleobotaniczne. Fakt ten ROYER (2001) tłumaczy stosunkowo krótkim (kilkuletnim) okresem oddziaływania CO₂ na rośliny w doświadczeniach. Wpływ zmian stężenia CO₂ w atmosferze w ciągu kilkudziesięciu lat na zagęszczenie szparek liści ponad 60 gatunków roślin, w tym wielu gatunków drzew, pokazała analiza porównawcza wyników z początku XX w. (SALISBURY 1927) i końca XX stulecia (BEERLING i KELLY 1997). U około 50% przebadanych gatunków wykazano obniżone zagęszczenie aparatów szparkowych, u około 15% stwierdzono podwyższone zagęszczenie szparek, a u pozostałych gatunków – brak zmian zagęszczenia szparek. Wiąz *Ulmus glabra* jest wymieniony wśród gatunków nie wykazujących zmian w zagęszczeniu szparek (ROYER 2001).

4.2.2.3. Związki mineralne

Gleby na terenach okresowo zalewanych przez rzeki mogą być bogatsze w humus i zawierać więcej dostępnych pokarmów mineralnych, szczególnie azotu, niż gleby na innych stanowiskach wiązków. Zwiększona dostępność azotu w glebie wpływa korzystnie na syntezę barwników fotosyntetycznych, stąd wyższą zawartość barwników w liściach drzew rosnących na obszarach okresowo podtapianych tłumaczy się korzystnymi warunkami odżywienia azotowego (VYAL i in. 2007). Na stanowisku leśnym w dolinie Renu, regularnie zalewanym przez rzekę, zarejestrowano istotnie wyższą zawartość C, N, K w glebie oraz wyższy stosunek C/N niż na nie zalewanych stanowiskach kontrolnych (TRÉMOLIÈRES i in. 1999). Jednocześnie w dojrzałych i starzejących się liściach *U. minor* z miejsca zalewowego wykazano wyższe stężenia N i P w porównaniu ze stanowiskami kontrolnymi, zwłaszcza w liściach starzejących się. Zwiększona akumulacja tych pierwiastków w tkankach była korzystna dla aktywności metabolicznej. Stosunkowo wysoka aktywność fotosyntetyczna liści wiązu *U. glabra* może mieć związek z wysokim stężeniem azotu (52 mg g⁻¹) w porównaniu z innymi gatunkami roślin drzewiastych (15–35 mg g⁻¹) (HARBINSON i WOODWARD 1984).

4.2.3. GOSPODARKA WODNA

Stosunki wodne rośliny określa bilans wodny, czyli różnica między ilością wody pobranej przez korzenie a ilością wody utraconej przez liście w procesie transpiracji. Szybkość transpiracji jest proporcjonalna do różnicy potencjałów wody w liściu i w powietrzu, a odwrotnie proporcjonalna do sumy oporów szparek, kutykuli i warstwy granicznej powietrza.

Gospodarka wodna rośliny zależy zarówno od czynników związanych z rośliną, jak i od czynników środowiskowych. Do czynników związanych z rośliną należą cechy morfologiczne i anatomiczne korzeni, pędów i liści, determinujące zdolność pobierania wody z gleby i jej transport w układzie gleba–roślina–atmosfera. Dostępność wody w glebie oraz stężenie wody w atmosferze otaczającej liście to czynniki środowiskowe istotnie wpływające na gospodarkę wodną rośliny.

Odpowiednie warunki wodne dla wiązu *U. laevis* występują w lasach łągowych zlokalizowanych wzdłuż dużych rzek lub w innych wilgotnych siedliskach. Wilgotność gleby ma zasadnicze znaczenie dla przeżywalności i wzrostu siewek tego gatunku w pierwszym roku hodowli. Zawartość wody w podłożu nie mniejsza niż 80% wysycenia jest optymalna dla wzrostu siewek, natomiast przy 40% wysycenia podłoża wodą następuje stres niedoboru wody, którego efektem jest ograniczenie wysokości i biomasy siewek. Wilgotność mniejsza niż 40% wysycenia powoduje więdnienie liści, zahamowanie wzrostu siewek i ich zamieranie (BLACK-SAMUELSSON i in. 2003). Dla porównania siewki azjatyckiego gatunku wiązu *U. pumila* wymagają do wzrostu jedynie 15% zawartości wody w glebie (LI i in. 2007).

Wiązy należą do nielicznych gatunków drzew europejskich, które dobrze rosną na glebach okresowo zalewanych. Generalnie w glebach zalanych wodą występuje niedobór tlenu, który może wywołać zakwaszenie cytoplazmy i zahamowanie syntezy białek, wpływać niekorzystnie na procesy fotosyntezy i oddychania drzew, powodować zahamowanie wzrostu oraz zamieranie korzeni i całych roślin. Czynnikiem istotnie oddziałującymi na podstawowe procesy życiowe zalanych drzew są czas trwania stresu zalania, głębokość podtopień, a także jakość wody. W warunkach niedotlenienia (hipoksja) i beztlenowych (anoksja) oddychanie tlenowe korzeni jest zastępowane przez szlak oddychania beztlenowego (fermentacja). Produktami tego procesu są substancje potencjalnie toksyczne dla roślin (kwas mlekowy, aldehyd octowy, etanol). W ryzosferze zalanej wodą rozwijają się organizmy beztlenowe, produkujące również toksyczne związki, takie jak kwas mlekowy, kwas masłowy, siarczki, etanol.

Udział różnego typu zanieczyszczeń w wodach zatapiających systemy korzeniowe drzew powoduje akumulację toksycznych ksenobiotyków w ryzosferze. Toksyczne związki wpływają niekorzystnie na pobieranie wody i związków mineralnych oraz modyfikują gospodarkę hormonalną drzew (GLENC i in. 2006). Zalewanie korzeni indukuje gwałtowny wzrost stężenia kwasu abscyzynowego (ABA) w liściach (SHAYBANY i MARTIN 1977) i zamykanie szparek (NEWSOME i in. 1982). Między akumulacją ABA w liściach i zamykaniem szparek istnieje często istotna pozytywna zależność (MANSFIELD i DAVIS 1981). Zalewane drzewa wytwarzają też duże ilości etylenu, co w efekcie może prowadzić do zrzucania liści (GLENC i in. 2006).

Niektóre gatunki drzew, w tym wiązy, wykazują szereg mechanizmów adaptacyjnych, morfologicznych, fizjologicznych i biochemicznych, regulujących zawartość wody w tkankach i przystosowujących je do warunków środowiska. Jedną z adaptacji do okresowego zalewania jest zdolność produkowania korzeni przybyszowych na systemie korzeniowym oraz na części pnia zanurzonej w wodzie, które przejmują funkcje korzeni obumarłych w następstwie niedotlenienia. Inną adaptacją drzew rosnących na terenach zalewowych jest wytwarzanie hipertroficznych przetchlinek na powierzchni pnia, które stają się drogą dyfuzji gazów, szczególnie O_2 . Obok wiązów (*U. laevis*, *U. minor*) hipertroficzne przetchlinki stwierdzono także u drzew z rodzajów *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Fraxinus*, *Populus*, *Prunus*, *Quercus* i *Salix*, związanych z wilgotnymi, okresowo zalewanymi siedliskami (GLENC i in. 2006). Zaobserwowano przy tym, że poprzez hipertroficzne przetchlinki są uwalniane potencjalnie toksyczne związki powstające w warunkach beztlenowych, w tym aldehyd, etanol, etylen (CHIRKOVA i GUTMAN 1972).

Większą odpornością na podtapianie i warunki niedoboru tlenu w ryzosferze cechują się drzewa o szorstkiej korze (np. *Ulmus* spp., *Salix* spp., *Populus* spp.), która umożliwia zatrzymanie tlenu przez dłuższy okres niż kora gładka (np. *Fagus sylvatica*, *Acer* spp.) (GLENC i in. 2006). Stężenie tlenu wewnątrz kory pnia *Ulmus americana* wynosiło od 3% (w/v) w okresie letnim do 6% w zimie (1% w/v = 10000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$), u *Populus deltoides*, odpowiednio, 1% i 5%, a u *Picea abies* – 2–5% i 20% (PFANZ i in. 2002).

Do mechanizmów morfologiczno-anatomicznych zwiększających tolerancję roślin na stres wodny zalicza się zmiany grubości i powierzchni liści, grubość kutykuli, a także zagęszczenie i rozmiary aparatów szparkowych. Wpływ stosunków wodnych na strukturę liści jest niewątpliwy, chociaż zróżnicowany i zależny od gatunku. Blaszki liściowe młodych osobników *U. glabra* rosnących na terenie zalewowym były znacząco cieńsze (76–86 μm) niż na stano-

wisku położonym wyżej (96–99 μm). Natomiast udział tkanki miękiszowej w liściach wiązu oraz proporcja między miękiszem palisadowym i gąbczastym były stałe, niezależnie od siedliska, chociaż u innych drzew liściastych (*Tilia cordata*, *Quercus robur*) miękisz palisadowy był silniej rozwinięty na terenie zalewowym (VYAL i in. 2007). Zawartość chlorofilu i karotenoidów była u wszystkich gatunków proporcjonalna do zawartości mezofilu. Wynikiem zwiększonej aktywności fotosyntetycznej drzew na obszarze zalewowym był dodatkowy przyrost pędów w sezonie wegetacyjnym.

Zamykanie szparek jest reakcją rośliny na wzrost różnicy potencjału wody między liściem a otaczającym go powietrzem. Wiązy mają aparaty szparkowe po spodniej stronie liści. Wśród kilku gatunków drzew i krzewów rosnących w porównywalnych warunkach środowiska *U. glabra* charakteryzował się stosunkowo dużym zagęszczeniem szparek (192 mm^{-2}). Podobne zagęszczenie szparek zarejestrowano u *Hedera helix* i *Rhododendron ponticum* (odpowiednio 188 i 189 mm^{-2}), natomiast niższe miały liście *Ilex aquifolium*, *Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica* i *Daphne laureola* (odpowiednio 166, 155, 127, 125, 108 mm^{-2}) (HARBINSON i WOODWARD 1984). Wyniki badań tych autorów ujawniły pozytywną zależność między zagęszczeniem aparatów szparkowych a natężeniem fotosyntezy netto. Aparaty szparkowe wiązków europejskich szybko reagują na stres wodny. Przewodnictwo szparkowe liści siewek wiązu *Ulmus glabra* (w pierwszym roku wzrostu), badane przy wysokim natężeniu światła fotosyntetycznie czynnego (PAR) (400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), obniżało się znacząco już przy niewielkim stresie wodnym (potencjał wody liści ok. $-0,4$ MPa). Dla porównania, podobne jak u wiązu, szybkie zmiany przewodnictwa szparkowego obserwowano w liściach sadzonek topoli czarnej *Populus nigra* 'Italica', natomiast stres wodny miał niewielki wpływ na przewodnictwo szparkowe siewek dębów *Quercus robur* (APPLEBY i DAVIES 1983).

Liście wiązków mają zdolność wyparowywania znaczących ilości wody przy zamkniętych szparkach. Obserwacje mikroskopowe pokazały komórki szparkowe uwypuklone na dolnej powierzchni liścia oraz miejsca w rejonie komórek szparkowych, pozbawione kutikuli lub z cienką kutikulą, o cieńszych ścianach komórkowych (APPLEBY i DAVIES 1983). Autorzy sugerują, że te cechy liści mają znaczenie w transpiracji roślin przy wysokim poziomie uwodnienia i zamkniętych szparkach.

Nawet głębokie i długotrwałe podtopienie w następstwie wylania rzeki, trwające przez niemal 80% sezonu wegetacyjnego, nie powodowało zamierania dorosłych osobników *U. laevis* i *U. minor* rosnących w dolinie Renu. Na tym samym terenie obserwowano masowe zamieranie dojrzałych osobników

Acer platanoides, *A. pseudoplatanus* i *Tilia cordata*, wzrastające wraz z długością czasu zatapiania, a także znaczący wzrost uszkodzenia osobników *Carpinus betulus* i *Fraxinus excelsior*, które wrażliwe były na głębokość podtopień (SPÄTH 1988, 2002; KRAMER i in. 2008). W mniejszym stopniu podtapianie terenu szkodziło *Fagus sylvatica* i *Quercus robur*, natomiast nie stwierdzono uszkodzeń *Salix* spp. i *Populus* spp., które wraz z *Ulmus* spp. i *Q. robur* tworzyły zadrzewienia w strefie położonej w obniżeniu terenowym bliskim rzeki (KRAMER i in. 2008).

Adaptacja biochemiczna drzew do warunków beztlenowych na zalewanych terenach polega na utrzymaniu rezerw węglowodanów oraz zdolności do utleniania tych substancji i utrzymania bezpiecznego stężenia ATP przy niskim poziomie O_2 (ARMSTRONG i in. 1994; CRAWFORD i BRAENDLE 1996). Istotne jest także unikanie toksycznych metabolitów oraz utrzymanie integralności błon w warunkach niedotlenienia i anoksji.

Przedstawione wyżej dostępne wyniki badań wymiany gazowej i gospodarki wodnej wiązków europejskich, choć fragmentaryczne, pokazują wiele interesujących ekofizjologicznych przystosowań rodzimych gatunków wiązków do niekorzystnych warunków środowiska. Jednocześnie uwidaczniają ogromną lukę w wiedzy na ten temat, którą należałoby zapłacić, prowadząc badania podstawowych procesów fizjologicznych tych drzew.

Uniwersytet Kazimierza Wielkiego
Instytut Biologii Środowiska
al. Ossolińskich 12
85-093 Bydgoszcz

LITERATURA

- AKATOV P.V. 2009. Changes in the upper limits of tree species distribution in the Western Caucasus (Belaya River Basin) related to recent climate warming. *Russian Journal of Ecology* 40: 33–38.
- AMTHOR J.S. 2000. Direct effect of elevated CO_2 on nocturnal in situ leaf respiration in nine temperate deciduous tree species is small. *Tree Physiology* 20: 139–144.
- APPLEBY R.F., DAVIES W.J. 1983. A possible evaporation site in the guard cell wall and the influence of leaf structure on the humidity response by stomata of woody plants. *Oecologia* 56: 30–40.
- ARMSTRONG W., BRAENDLE R., JACKSON M.B. 1994. Mechanism of flood tolerance in plants. *Acta Botanica Neerlandica* 43: 307–358.

- BEERLING D.J., KELLY C.K. 1997. Stomatal density response of temperate woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: a comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. *American Journal of Botany* 84: 1572–1583.
- BLACK-SAMUELSSON S., WHITELEY R.E., JUNZHAN G. 2003. Growth and Leaf Morphology Response to Drought Stress in the Riparian Broadleaved Tree, *Ulmus laevis* (Pall.). *Silvae Genetica* 52: 5–6.
- CELNIKER JU.L. 1977. Regulacja procesów gazoobrotu CO₂ i morfogeneza u sażencev lesnych dereviev pri zatenenii. *Fizjologia Rastenij* 24: 57–64.
- CEULEMANS R., ROUSSEAU M. 1994. Effect of elevated atmospheric CO₂ on woody plants. *New Phytologist* 127: 425–446.
- CHEN X.W. 2001. Study of the short-time ecophysiological response of plant leaves to dust. *Acta Botanica Sinica* 43: 1058–1064.
- CHIRKOVA T.V., GUTMAN T.S. 1972. Physiological role of branch lenticels in willow and poplar under conditions of root anaerobiosis. *Soviet Plant. Physiology* 19: 289–295.
- CRAWFORD R.M.M., BRAENDLE R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany* 47: 145–159.
- DIEKMANN M. 1996. Ecological behaviour of deciduous hardwood trees in Boreo-nemoral Sweden in relation to light and soil conditions. *Forest Ecology and Management* 86: 1–14.
- ELLENBERG H. 1986. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. 4. Aufl. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- FRIEDLI H., LÖTSCHER H., OESCHGER H., SIEGENTHALER U., STAUFFER B. 1986. Ice core record of the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂ in the past two centuries. *Nature* 324: 237–238.
- GLENZ C., SCHLAEPFER R., IORGULESCU I., KIENAST F. 2006. Flooding tolerance of Central European tree and shrub species. *Forest Ecology and Management* 235: 1–13.
- HARBINSON J., WOODWARD F.I. 1984. Field measurement of the gas exchange of woody plant species in simulated sunflecks. *Annals of Botany* 53: 841–851.
- HEJNOWICZ Z. 1980. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych*. PWN, Warszawa.
- HOUGHTON J.T., MEIRA FILHO L.G., CALLANDER B.A., HARRIS N., KATTENBERG A., MASKELL K. 1995. *Climate Change. The IPCC Scientific Assessment*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KEELING C.D., WHORF T.P., WAHLEN M., VAN DER PLICHT J. 1995. Interannual extremes in the rate of atmospheric carbon dioxide since 1980. *Nature* 375: 666–670.
- KRAMER K., VREUGDENHIL S.J., VAN DER WERF D.C. 2008. Effects of flooding on the recruitment, damage and mortality of riparian tree species: A field and simulation study on the Rhine floodplain. *Forest Ecology and Management* 255: 3893–3903.
- KURCZYŃSKA E.U. 2002. *Epiderma wielokrotna łodyg wierzby – szczególnie przypadek powtarzania fenotypu epidermalnego*. Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, Katowice.
- LARCHER W. 1969. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica* 3: 167–198.

- LARCHER W. 1994. Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihren Umwelt. 5. wyd. Ulmer, Stuttgart.
- LI Y.-G., JIANG G.-M., NIU S.-L., GAO L.-M., CAO X.-C. 2007. Photosynthetic response to precipitation/rainfall in predominant tree (*Ulmus pumila*) seedlings in Hunshandak Sandland, China. *Photosynthetica* 45: 133–138.
- MANNING W.J., GODZIK B., MUSSELMAN R. 2002. Potential bioindicator plant species for ambient ozone in forested mountain areas of central Europe. *Environmental Pollution* 119: 283–290.
- MANSFIELD T.A., DAVIES W.J. 1981. Stomata and stomatal mechanisms. W: L.G. PALEG, D. ASPINALL (red.), *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Academic Press, Sydney, Australia, s. 315–346.
- NEWSOME, R.D., KOZLOWSKI T.T., TANG Z.C. 1982. Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil. *Canad. J. Bot.* 60: 1688–1695.
- PEARSON I.C., LAWRENCE D.B. 1958. Photosynthesis in aspen bark. *American Journal of Botany* 45: 383–387.
- PEANZ H., ASCHAN G. 2000. The existence of bark and stem photosynthesis and its significance for the overall carbon gain: an ecophysiological and ecological approach. *Progress in Botany* 62: 477–510.
- PEANZ H., ASCHAN G., LANGENFELD-HEYSER R., WITTMANN C., LOOSE M. 2002. Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* 89: 147–162.
- ROMBERGER J.A., HEJNOWICZ Z., HILL J.F. 1993. *Plant Structure: Function and Development*. Springer-Verlag, Berlin.
- ROYER D.L. 2001. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. *Review of Paleobotany and Palynology* 114: 1–28.
- SALISBURY F.B., ROSS C. 1975. *Fizjologia roślin*. PWRiL, Warszawa.
- SAMSONE I., ANDERSONE U., VIKMANE M., IEVINA B., PAKARNA G., IEVINSH G. 2007. Nondestructive methods in plant biology: an accurate measurement of chlorophyll content by a chlorophyll meter. *Acta Universitatis Latviensis* 723: 145–154.
- SCHEADLE M. 1975. Tree photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 26: 123–126.
- SHAYBANY B., MARTIN G.C. 1977. Abscisic acid identification and its quantification in leaves of *Juglans* seedlings during waterlogging. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 102: 300–302.
- SKELLY J.M., INNES J.L., SAVAGE J.E., SNYDER K.R., VANDERHEYDEN D., ZHANG J., SANZ M.J. 1999. Observation and confirmation of foliar ozone symptoms of native plant species of Switzerland and southern Spain. *Water, Air and Soil Pollution* 116: 227–234.
- SOLHAUG K.A., GAUSLAA Y., HAUGEN J. 1995. Adverse effects of epiphytic crustose lichens upon stem photosynthesis and chlorophyll of *Populus tremula* L. *Botanical Acta* 108: 233–239.

- SPÄTH V. 1988. Zur Hochwassertoleranz von Auenwaldbäumen. *Natur und Landschaft* 63: 312–314.
- SPÄTH V. 2002. Zur Hochwassertoleranz von Waldbäumen in der Rheinaue. *AFZ-Der Wald* 15: 807–810.
- TAYLOR S.E., TERRY N. 1984. Limiting factors in photosynthesis. *Annals of Botany* 38: 363–373.
- TRÉMOLIÈRES M., SCHNITZLER A., SÁNCHEZ-PÉREZ J.-M., SCHMITT D. 1999. Changes in foliar nutrient content and resorption in *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus minor* Mill. and *Clematis vitalba* L. after prevention of floods. *Annual Forest Science* 56: 641–650.
- VYAL YU.A., DYUKOVA G.R., LEONOVA N.A., KHRYANIN V.N. 2007. Adaptation of the photosynthetic apparatus of the immature broadleaf trees to the flood-plain conditions. *Russian Journal of Plant Physiology* 1: 58–62.
- ZHANG J., SCHURR U., DAVIES W.J. 1987. Control of stomatal behaviour by abscisic acid which apparently originates in the roots. *Journal of Experimental Botany* 38: 1174–1181.

MARIA RUDAWSKA, TOMASZ LESKI

4.3. MYKORYZA WIAZU

4.3.1. WSTĘP

Pomiędzy korzeniami roślin oraz różnorodnymi organizmami glebowymi, takimi jak bakterie, grzyby, drobna fauna itd., zachodzą trzy podstawowe typy trwałego współżycia, czyli symbiozy: (1) pasożytnictwo, w którym jeden organizm czerpie korzyści kosztem drugiego, (2) komensalizm (współbiesiadnictwo), gdy jeden z organizmów czerpie z tej zależności wyraźne korzyści, nie szkodząc drugiemu, oraz (3) mutualizm, czyli interakcja charakteryzująca się obopólnymi korzyściami, w której obaj partnerzy optymalizują swoje wydatki energetyczne (COMBES 1999). Najbardziej powszechną i najlepiej poznaną symbiozą mutualistyczną jest mykoryza. Termin mykoryza (z języka greckiego: *mykes* – grzyb i *rhiza* – korzeń) został użyty po raz pierwszy w 1885 r. przez niemieckiego badacza ALBERTA BERNHARDA FRANKA na określenie współżycia korzeni roślin z grzybami. Najprawdopodobniej to mykoryza była decydującym czynnikiem, który pozwolił roślinom skolonizować ląd około 400–450 mln lat temu (SELOSSE i TACON 1998; CAIRNEY 2000; BRUNDRETT 2002). My-