

## WYMIANA GAZOWA I GOSPODARKA WODNA

### ZDOLNOŚĆ ASYMLACYJNA

Modrzewie charakteryzują się wysoką zdolnością asymilacyjną w optymalnych warunkach oświetlenia i temperatury oraz przy dobrym zaopatrzeniu w wodę. Z zestawienia Piśeka (Polster 1967a), w którym zamieszczono średnie maksymalne wartości fotosyntezy netto ( $P_N$ ) szeregu gatunków drzew z umiarkowanej strefy klimatycznej wynika, że modrzew europejski z natężeniem fotosyntezy netto  $8,3 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s.m.h}^{-1}$  zdecydowanie przewyższa pod względem intensywności tego procesu inne gatunki iglaste, takie jak: jedlica, świerk pospolity, sosna zwyczajna i limba.

Jak wynika z danych przedstawionych w tabeli 1, w optymalnych warunkach  $P_N$  modrzewi może znacznie przekraczać wartość podaną przez Piśeka (Polster 1967a).

Wartości natężenia fotosyntezy przedstawione w tabeli 1 wykazują dosyć znaczne wahania, zmieniając się w zakresie od 2 do  $27 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s.m.h}^{-1}$ . Różnice w natężeniu  $P_N$  wynikają z zastosowania przez poszczególnych autorów różnych technik pomiarowych i różniącego się wiekiem i warunkami hodowli materiału roślinnego. Zamieszczone w tym zestawieniu dane nie wskazują na to, by poszczególne gatunki modrzewi różniły się znacznie między sobą maksymalnymi wartościami fotosyntezy netto.

Tabela 1

Zestawienie średnich maksymalnych wartości natężenia fotosyntezy netto modrzewi

Gatunek	Warunki doświadczenia i niektóre dane metodyczne	Zdolność asymilacyjna (mg CO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> ), w nawiasie podano jednostkę odniesienia	Autor
1	2	3	4
<i>Larix decidua</i>	8-tygodniowe siewki, oświetlenie 100 Wm <sup>-2</sup> , 16 h foto-period, 70% wilgotność względna, temperatura 27°C, analizator IR	27,0 (g suchej masy)	Gowin i in. 1980
„	12 - 14-miesięczne siewki, oświetlenie 98 Wm <sup>-2</sup> , analizator IR	23,5 (g suchej masy) =22,3 (dm <sup>2</sup> )	Szaniawski, Wierzbicki 1978
„	Rośliny pochodzące z wysokości 900 i 1900 m n.p.m., oświetlenie 30 klx, analizator IR	8,6 (g suchej masy)	Pisek i in. 1969
„	2-3-letnie siewki, oświetlenie 70 Wm <sup>-2</sup> , analizator IR	17 - 18 (g suchej masy) =8 (dm <sup>2</sup> )	Larcher 1963
„	2-letnie siewki, oświetlenie 4500 f.-c., pomiary wykonano w V/VI, analizator IR	10,8 (g suchej masy)	Ledig, Botkin, 1974
<i>Larix kaempferi</i>	Temperatura 25°C, oświetlenie 4×40 klx, pomiary wykonano w V/VI, analizator IR	11,0 (g suchej masy)	Lorenc-Plucińska 1975



<i>Larix sibirica</i>	4-letnie siewki, temperatura 25°C, oświetlenie 30 klx, analizator IR	4,3 (g św. masy)	Golomazova 1981
<i>Larix kaempferi</i>	2-letnie siewki, oświetlenie 4500 f.-c., pomiary wykonano w V/VI, analizator IR	10,8 (g suchej masy)	Ledig, Botkin 1974
„	19-letnie drzewa proveniencji Hokkaido, rosnące w W. Brytanii, oświetlenie 407 Wm <sup>-2</sup> , (400 - 800 nm), temperatura 20°C, analizator IR	13,0 (g suchej masy)= =9,2 (dm <sup>2</sup> )=4,6(g św.m.)	Fry, Phillips 1977
<i>Larix sibirica</i>	2-letnie siewki, oświetlenie 4500 f.-c., pomiary wykonano w V/VI, analizator IR	18,3 (g suchej masy)	Ledig, Botkin 1974
„	11-12-letnie drzewa rosnące na powierzchni wraz ze świerkiem, pomiary wykonano w VI - VIII, metoda konduktometryczna	22,0 (g suchej masy)	Rahceenka, Kapitula 1982
„	25-30-letnie drzewa, oświetlenie 50 klx, metoda Ivanova i Kossovič	2,08 (g suchej masy)	Margajlik 1971

W literaturze są jednakże doniesienia, w których wykazano istnienie różnic w natężeniu  $P_N$  zarówno w obrębie różnych taksónów modrzewi, jak i w obrębie jednego gatunku. N. L. Kossowicz (Polster 1967a) stwierdziła, że *Metasequoia glyptostroboides*, która podobnie jak modrzew ma igły opadające na zimę i *Larix sukaczewii* asymilują intensywniej i posiadają mniejsze natężenie oddychania niż *Larix × maritima*.

Istnienie określonych różnic w natężeniu fotosyntezy netto u różnych proveniencji modrzewia europejskiego stwierdzili Polster i Weise (1962).

#### TYP FOTOSYNTETY

W ciągu ostatnich kilkunastu lat wśród roślin wyższych wyróżnione zostały trzy grupy charakteryzujące się odmienną drogą fotosyntetycznego włączenia  $\text{CO}_2$ . Dla większości roślin charakterystyczna jest fotosynteza typu  $\text{C}_3$  (Cykl Calvina — Benson a). Akceptorem  $\text{CO}_2$  w tym cyklu jest rybulozo-1,5-dwufosforan (RuDP), a pierwszym trwałym produktem fotosyntezy jest kwas 3-fosfoglicerynowy (3-PGA). Reakcja włączenia  $\text{CO}_2$  do RuDP jest katalizowana przez karboksylazę rybulozo-1,5-dwufosforanową (RuDPC) (Lecowski 1978a).

W przypadku roślin typu  $\text{C}_4$  pierwszym akceptorem  $\text{CO}_2$  jest fosfoenolopirogronian (PEP), a reakcja ta jest katalizowana przez karboksylazę fosfoenolopirogronianową (PEPC). Pierwszymi produktami fotosyntezy są w tym przypadku dwukarboksyłowe kwasy czterowęglowe: szczawiooctowy, jabłkowy i asparaginowy. Rośliny  $\text{C}_4$  mogą być odróżniane od roślin  $\text{C}_3$  dzięki takim odmiennym cechom jak: anatomia liścia, struktura i rozmieszczenie organelli komórkowych, stopień rozróżniania  $^{13}\text{C}$  i  $^{12}\text{C}$  oraz niskie natężenie fotooddychania i związana z tym wysoka wydajność fotosyntezy (Lecowski 1978a).

Właśnie owa znaczna wydajność fotosyntetyczna modrzewi i związana z tym ich duża produktywność skłoniła Frya i Phillippsa (1976) do wykonania doświadczeń mających na



celu określenie, którą z wymienionych powyżej dróg następuje u nich włączenie  $\text{CO}_2$ . W tym celu autorzy ci badali wybrane procesy fizjologiczne u modrzewia japońskiego i kilku innych gatunków będących typowymi przedstawicielami roślin  $\text{C}_3$  i  $\text{C}_4$ . W rezultacie tych doświadczeń okazało się, że modrzewie japońskie charakteryzują się wysokim poziomem aktywności PEPC, a pierwszym trwałym produktem ich fotosyntezy jest jabłczan. Stosunek chlorofili a/b, punkt kompensacyjny  $\text{CO}_2$  i reakcje świetlne fotosyntezy uszeregowały ten gatunek zdaniem wymienionych autorów między roślinami  $\text{C}_3$  i  $\text{C}_4$ .

W celu sprawdzenia hipotezy Frya i Phillipsa (1976) o pośrednim typie fotosyntezy modrzewi, Richards i Teeri (1982) wykonali pomiary zawartości stałych izotopów węgla w igłach i korze sześciu gatunków z tego rodzaju oraz badali kinetykę włączania  $^{14}\text{C}$  do produktów fotosyntezy u *Larix sibirica* (tab. 2 i 3). Stałe izotopy węgla  $^{13}\text{C}$  i  $^{12}\text{C}$  znajdujące się w powietrzu są w niejednakowy sposób włączane do cyklu fotosyntezy. Rozdział tych izotopów następuje na etapie włączania  $\text{CO}_2$  poprzez karboksylazy — rubulozo-1,5-dwufosforanową i fosfoenolopirogronianową w pierwsze produkty fotosyntezy. Różnice w zdolności rozróżniania izotopów  $^{13}\text{C}$  i  $^{12}\text{C}$  są wystarczająco duże, by można było na ich podstawie odróżnić rośliny  $\text{C}_3$  od  $\text{C}_4$ . Ilościowo różnice między  $\text{C}_3$  i  $\text{C}_4$  odzwierciedla współczyn-

Tabela 2

Wartości  $\delta^{13}\text{C}$  dla tkanek igieł i kory sześciu gatunków modrzewi (Richards, Teeri 1982, zmienne)

Gatunek	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	
	liście	kora
<i>Larix gmelinii</i>	-26,5	-25,1
<i>L. kaempferi</i>	-24,5	-24,8
<i>L. laricina</i>	-26,6	-22,8
<i>L. lyallii</i>	-25,1	-25,8
<i>L. occidentalis</i>	-27,5	-26,5
<i>L. sibirica</i>	-26,4	-25,4

nik  $\delta^{13}\text{C}$  uwzględniający stosunek  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  tkanki do wzorca (Lechowski 1978b).

Jak widać z tabeli 2, wartości  $\delta^{13}\text{C}$  dla tkanek modrzewi wahają się w granicach od  $-22,8$  do  $-27,5\text{‰}$ . Zbliżone wartości  $\delta^{13}\text{C}$  odnotowali Schachler i in. (1982) u modrzewia japońskiego (od  $-27,3\text{‰}$  do  $-29,0\text{‰}$ ) i europejskiego (od  $-28,4\text{‰}$  do  $-28,9\text{‰}$ ). Stwierdzone przez Richardsa i Teeriego (1982) oraz Schachlera i in. (1982) wartości  $\delta^{13}\text{C}$  w igłach i korze modrzewi wykluczają możliwość istnienia u tych gatunków fotosyntezy typu  $\text{C}_4$ , w przypadku której wartości  $\delta^{13}\text{C}$  w składnikach organicznych wahają się w granicach od  $-9$  do  $-16\text{‰}$  (Lechowski 1978b). Należy podkreślić, że metoda określania  $\delta^{13}\text{C}$  umożliwia wprawdzie odróżnianie roślin  $\text{C}_3$  od  $\text{C}_4$ , ale nie pozwala ona na wykrycie gatunków pośrednich między  $\text{C}_3$  i  $\text{C}_4$ , w przypadku których wartości  $\delta^{13}\text{C}$  są typowe dla roślin  $\text{C}_3$ .

W tabeli 3 przedstawione zostało włączanie  $^{14}\text{C}$  do poszczegól-

Tabela 3

Całkowita aktywność włączania  $^{14}\text{C}$  do produktów i frakcji asymilatów modrzewia syberyjskiego, po krótkotrwałej ekspozycji pędów w atmosferze  $^{14}\text{CO}_2$  (Richards, Teeri 1982)

Fracje i produkty	Czas włączania, s			
	30	60	120	240
Całkowite włączanie, Bq	96	769	77470	69832
% zawartość w:				
kwasach organicznych				
i fosforanach cukrów	49	44	36	31
PGA	13	9	12	10
pozostałych fosforanach	36	35	24	21
kwacie jabłkowym	0	0	0	0
cukrach	39	46	53	57
aminokwasach	12	9	10	11
kwacie asparaginowym	—	6	7	8
glicynie	—	2	2	2
alaninie	—	1	1	1
reszcie	0	1	1	1



gólnych produktów fotosyntezy u *Larix sibirica*. Wśród pierwszych trwałych produktów u tego gatunku po 30-240 sekundach fotosyntezy w atmosferze  $^{14}\text{CO}_2$  charakterystyczny jest całkowity brak znakowania kwasu jabłkowego i występowanie w charakterze pierwszego produktu kwasu fosfoglicerynowego (PGA). Wyniki te wskazują na to, że węgiel u modrzewi wiązany jest na drodze przemian typowych dla cyklu Calvina-Bensona ( $\text{C}_3$ ). Przedstawione w tabeli 3 wyniki nie wyjaśniają jednak ostatecznie przyczyn różnic w fizjologicznych właściwościach modrzewi w porównaniu z innymi roślinami  $\text{C}_3$ . Fry i Phillips (1976) stwierdzili bowiem za pomocą jednokierunkowej chromatografii surowego wyciągu z igieł modrzewia japońskiego, że pierwszym produktem fotosyntezy u tego gatunku jest  $^{14}\text{C}$ -jabłczan, co pozostaje w sprzeczności z cytowanymi powyżej wynikami Richardsa i Teeriego (1982, tab. 3). Ci ostatni z kolei odnotowali znakowanie kwasu asparaginowego (6-8% wartości ogólnie włączonego  $^{14}\text{C}$ ) i alaniny (1%), to jest produktów powszechnie wiązanych z charakterystycznym dla roślin  $\text{C}_4$  szlakiem Hatcha, Slacka i Kortschaka.

Dyskusyjne są także inne dowody, które zdaniem Frya i Phillipsa (1976) mają popierać hipotezę o właściwościach typu  $\text{C}_4$  u modrzewia japońskiego. Znaczny poziom wydajności fotosyntetycznej nie jest absolutnym wskaźnikiem pozwalającym na zakwalifikowanie danego gatunku do roślin typu  $\text{C}_4$ , tym bardziej że maksymalna wartość  $P_N$  u modrzewia japońskiego odnotowana przez Frya i Phillipsa (1977) wynosiła  $13,0 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s.m.h}^{-1}$ , to jest poniżej poziomu większości opisanych roślin  $\text{C}_4$ . Stwierdzony przez tych autorów wysoki stosunek chlorofilu a/b (3.5) znacznie przewyższa wartości stwierdzane w pracach innych autorów (tab. 4). Punkt wysycenia świetlnego fotosyntezy, który był określony w przypadku modrzewi przez Frya i Phillipsa na  $300-400 \text{ Wm}^{-2}$  (przy  $400-800 \text{ nm}$ ) jest wskaźnikiem bardzo zmiennym. Tego rzędu wielkości wysycenia świetlnego osiągnane są także przez niektóre rośliny  $\text{C}_3$ .

Tabela 4

Zestawienie średnich wartości stężeń barwników fotosyntetycznych u różnych gatunków modrzewi wg danych różnych autorów (Chl – chlorofil)

Gatunek	Charakterystyka materiału roślinnego i jednostka przeliczenia	Zawartość				Autor
		Chl a	Chl b	Chl a + b	Chl a/b	
1	2	3	4	5	6	7
<i>Larix decidua</i>	Siewki w wieku 12 tygodni hodowane w fitotronie w temperaturze 17°C, s.m.			8,6	2,72	Gowin i in. 1980
„	10-letnie drzewa w doświadczeniu proweniencyjnym, s.m.			11,97		Nadeždin 1971
„	60-dniowe siewki hodowane w kulturze wodnej, s.m.	5,73	1,96	7,69	2,92	Čížková 1981
„	2-letnie siewki, s.m.			2,66		Keller 1973
„	20-letnie rośliny w doświadczeniu proweniencyjnym k. Minska, m-c VII, s.m.			34(!?)		Mezenceva i in. 1976
„	6-7-letnie siewki z Żyglinka (G. Śląsk), s.m.					
	krótkopędy	2,37	1,14	3,51	2,08	Czuchajowska, Niemtur 1978
	długopędy	1,92	0,98	2,90	1,96	
„	12-letnie drzewa introdukowane w Ogrodzie Botanicznym w Petrozawodsku (Karelia, ZSRR), s.m.			3,0		Ollykainen 1968
„	Rośliny hodowane w Ogrodzie Botanicznym w Mińsku (ZSRR), św.m.	0,80	0,39	1,19	2,05	Nesterovič, Margajlik 1969



<i>Larix kaempferi</i>	6-7-letnie siewki introdukowane w Żyglinku (G. Śląsk) s.m.					
	krótkopędy	2,41	1,25	3,66	1,93	Czuchajowska, Niemtur 1978
	długopędy	1,87	0,94	2,81	1,99	
"	12-letnie drzewa introdukowane w Ogrodzie Botanicznym w Petrozavodsku (Karelia, ZSRR), s.m.					
	krótkopędy	1,81	0,63	2,44	2,85	Ollykainen 1968
	długopędy	0,86	0,27	1,13	3,13	
"	6-letnie siewki proveniencji Honsiu i 19-letnie drzewa proveniencji Hokkaido rosące w Devon (W. Brytania)				3,5	Fry, Phillips 1976
"	10-letnie drzewa w doświadczeniu proveniencyjnym s.m.			11,87		Nadeždin 1971
"	Rośliny introdukowane w Ogrodzie Botanicznym w Mińsku (ZSRR) św.m.	0,84	0,40	1,24	2,10	Margajlik, Truhalouski 1968
<i>Larix sibirica</i>	12-letnie drzewa introdukowane w Ogrodzie Botanicznym w Petrozavodsku (Karelia, ZSRR), s.m.					
<i>Larix sukaczewii</i>	krótkopędy			2,1		Ollykainen 1968
	10-letnie drzewa w doświadczeniu proveniencyjnym, s.m.			11,8		Nadeždin 1971
"	11-letnie drzewa introdukowane w Ogrodzie Botanicznym w Petrozavodsku (Karelia, ZSRR) s.m.					
	krótkopędy			2,4		Ollykainen 1968
	długopędy			2,1		

Fry i Phillips (1976) badali również u modrzewia japońskiego stężenie kompensacyjne CO<sub>2</sub>, będące ważnym parametrem fizjologicznym, charakteryzującym stosunek między fotosyntezą i oddychaniem na świetle (Chollet i Ogren 1975). Stwierdzili oni, że u tego modrzewia stężenie kompensacyjne CO<sub>2</sub> osiąga wielkość rzędu 20  $\mu\text{l}^{-1}$ . Jest to wartość znacznie mniejsza od występującej u roślin typu C<sub>3</sub>, u których przy 25°C mieści się ona w granicach od 35 do 145  $\mu\text{l CO}_2 \text{l}^{-1}$  (Zeltich 1977) i jest większa niż u roślin C<sub>4</sub>. W przypadku tych ostatnich, stężenie kompensacyjne CO<sub>2</sub> nie przekracza 10  $\mu\text{l}^{-1}$  (Black 1973). Tego typu niskie stężenie kompensacyjne CO<sub>2</sub> modrzewi nie znalazło jednakże potwierdzenia w badaniach Bauera i Martha (1981), którzy ocenili jego wielkość na  $38,6 \pm 0,6 \mu\text{l}^{-1}$ .

Reasumując wyniki wykonanych przez różnych autorów doświadczeń mających na celu wykazanie, jaką drogą w procesie fotosyntezy włączany jest u modrzewi CO<sub>2</sub> należy podkreślić, że żadne z wykonanych dotychczas badań nie potwierdza hipotezy Frya i Phillipsa (1976) o innym niż C<sub>3</sub> typie fotosyntezy u *Larix*. Ostateczną odpowiedź z tego zakresu można będzie jednakże uzyskać dopiero po przeprowadzeniu kompleksowych badań fizjologicznych, uwzględniających w większym stopniu specyfikę gatunkową w obrębie tego rodzaju. Należy bowiem pamiętać, że nie wszystkie gatunki z tego samego rodzaju, a nawet poszczególne osobniki w obrębie tego samego gatunku, muszą charakteryzować się tym samym typem fotosyntezy (Lechowski 1978 a).

#### CZYNNIKI ZEWNĘTRZNE FOTOSYNTAZY

Modrzewie należą do gatunków wybitnie światłożądnych (Nesterovič, Margajlik 1969). Osiągają one świetlny punkt kompensacyjny i poziom wysycenia świetlnego przy wysokich natężeniach światła. Intensywność fotosyntezy modrzewi wzrasta wprost proporcjonalnie do natężenia oświetlenia do ok. 30 - 40  $\text{Wm}^{-2}$  w przypadku *L. decidua* (Szańkowski, Wierz-

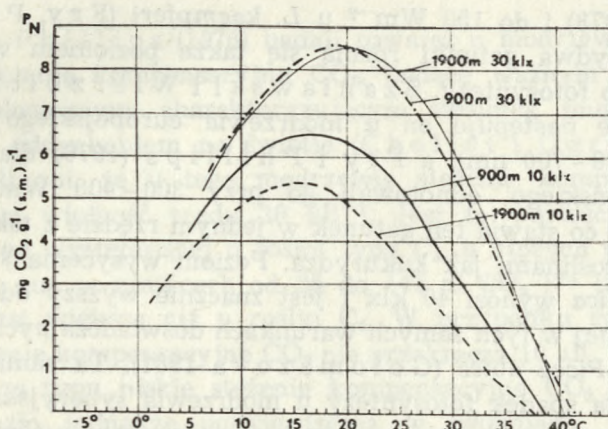


bicki 1978) i do  $150 \text{ Wm}^{-2}$  u *L. kaempferi* (Fry, Phillips 1976). Obydwa gatunki różnią się także poziomem wysycenia świetlnego fotosyntezy. Szaniawski i Wierzbiński (1978) podają, że następuje on u modrzewia europejskiego przy  $98 \text{ Wm}^{-2}$  (400 - 700 nm), a Fry i Phillips (1976) dla modrzewia japońskiego odnotowali go przy  $300 - 400 \text{ Wm}^{-2}$  (400 - 800 nm), co stawia ten gatunek w jednym rzędzie z tak światłolubnymi roślinami jak kukurydza. Poziom wysycenia świetlnego u *L. sibirica* wynosi 40 klx i jest znacznie wyższy od wartości stwierdzanej w tych samych warunkach doświadczalnych u *Pinus cembra* i *Picea abies* (Golomazova 1981). Ta sama autorka odnotowała spadek fotosyntezy u modrzewia syberyjskiego przy wzroście natężenia światła, po osiągnięciu poziomu wysycenia. Intensywność  $P_N$  przy natężeniu oświetlenia 40 klx wynosiła  $4,3 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ św.m. h}^{-1}$ , podczas gdy przy 60 klx zmniejszyła się ona przeszło dwukrotnie osiągając wielkość  $2 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ św. m. h}^{-1}$ .

W zależności od pochodzenia, modrzewie mogą przy jednakowym natężeniu oświetlenia charakteryzować się różnymi wartościami  $P_N$ . Natężenie fotosyntezy netto przy oświetleniu 10 klx u modrzewia europejskiego z 1900 m n.p.m. wynosiło  $5,3 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s.m. h}^{-1}$ , a z 900 m n.p.m. —  $6,5 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ s.m. h}^{-1}$  (ryc. 1) (Pisek i in. 1969).

Wpływ temperatury na fotosyntezę *Larix decidua* badali Pisek i wsp. (1969). Stwierdzili oni, że optymalna temperatura dla asymilacji  $\text{CO}_2$  zależna jest od natężenia oświetlenia i wysokości, z jakiej pochodziły badane modrzewie. Przy oświetleniu 10 klx najlepsza dla fotosyntezy *L. decidua* okazała się temperatura  $16,5^\circ\text{C}$  w przypadku roślin z 900 m n.p.m. i  $15^\circ\text{C}$  dla modrzewi z 1900 m n.p.m. (ryc. 1). Natężenie oświetlenia 30 klx powodowało wzrost optimum temperaturowego fotosyntezy modrzewia europejskiego do  $19^\circ\text{C}$  i  $19,5^\circ$  odpowiednio dla roślin z 900 i 1900 m n.p.m. Optymalna temperatura dla fotosyntezy netto modrzewi jest charakterystyczna dla roślin typu  $\text{C}_3$ , u których waha się ona od  $15$  do  $25^\circ\text{C}$  (Black 1973).

Golomazova (1981), badając wpływ temperatury na fo-



Ryc. 1. Natężenie fotosyntezy netto ( $P_N$ ) odciętych pędów modrzewia europejskiego różnych pochodzeń (900 i 1900 m n.p.m.) w zależności od temperatury powietrza i oświetlenia (Pisek i in. 1969, zmienione)

tosyntezę *Larix sibirica* stwierdziła, że przy stałym oświetleniu wynoszącym 40 klx, optymalna dla fotosyntezy tego gatunku jest temperatura 20 - 25°C (ryc. 2).

Pisek i in. (1969) wyróżnili trzy typy zależnych od temperatury krzywych fotosyntezy. Krzywa typu A — charakteryzuje drzewa, u których w miarę wzrostu temperatury zwiększa się gwałtownie fotosynteza, a po osiągnięciu maksimum tak samo szybko spada. Typ C charakteryzuje się nieznacznym zwiększeniem fotosyntezy pod wpływem niskich, dodatnich temperatur i znacznym jej wzrostem w zakresie temperatur bliskich optymalnej. Typ B zajmuje pośrednie miejsce między A i C. Krzywa fotosyntezy u typu A zmienia się nieznacznie w szerokim przedziale temperatur. Z ekologicznego punktu widzenia oznacza to, że rośliny tego typu mogą efektywnie fotosyntetyzować przy niskich temperaturach, podczas gdy przy temperaturach wysokich asymilacja CO<sub>2</sub> znacznie spada. W środkowym zakresie temperatur fotosyntetyzują one najlepiej. Typ B i zwłaszcza C asymilują gorzej od A przy analogicznych wahaniach

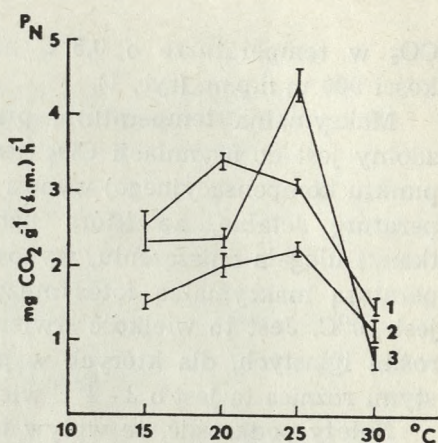


temperatur. Tylko w zakresie optimum temperaturowego osiągają one poziom roślin typu A. W przypadku modrzewia, zdaniem Golomazovej (1981), mamy do czynienia w czerwcu i sierpniu z krzywymi fotosyntezy podobnymi do teoretycznej krzywej A, a w lipcu do krzywej typu C (ryc. 2).

Igły siewek modrzewia w pierwszych 3-4 latach życia nie opadają na zimę (Ščepot'ev, Pavlenko 1962). Może to świadczyć o tym, że przodkowie modrzewi należeli do roślin zimozielonych (Bogdanov 1974).

Ledig i Botkin (1974) stwierdzili, że igły pozostające w okresie zimowym na dwuletnich siewkach *L. decidua* posiadają dodatnią wartość  $P_N$  równą  $0,82 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s.m. h}^{-1}$  w lutym, przy średniej temperaturze miesiąca  $3^\circ\text{C}$ . W przypadku, gdy pomiary  $P_N$  wykonane były przy wyższej niż panująca w tym czasie temperaturze ( $15^\circ\text{C}$ ), obserwowano zmniejszenie  $P_N$  do  $0,70 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1}\text{s.m. h}^{-1}$ , co może świadczyć o aklimatyzacji modrzewi do niskich temperatur. Zdaniem Lediga i Botkina (1974) wykazana przez nich asymilacja  $\text{CO}_2$  w okresie zimowym może odgrywać ważną rolę w niektórych latach, nawet w tak daleko na północ wysuniętym stanie jak Connecticut.

Minimalna temperatura, przy której może zachodzić fotosynteza u *Larix decidua* określona została na  $-4,5^\circ\text{C}$  (Pisek i in. 1967). Autorzy ci stwierdzili także, że minimum temperaturowe fotosyntezy zależne jest od wysokości nad poziomem morza stanowiska pochodzenia rośliny. W przypadku modrzewi z wysokości 1900 m n.p.m., *L. decidua* zdolny jest do asymilacji



Ryc. 2. Wpływ temperatury powietrza na natężenie fotosyntezy netto ( $P_N$ ) modrzewia syberyjskiego w miesiącu czerwcu (1), lipcu (3) i sierpniu (2) (Golomazova 1981)



CO<sub>2</sub> w temperaturze o 0,5°C niższej niż modrzewie z wysokości 900 m n.p.m. (ryc. 1).

Maksymalna temperatura, przy której modrzew europejski zdolny jest do asymilacji CO<sub>2</sub> (jest to temperatura tzw. górnego punktu kompensacyjnego) wynosi 38°C (Pisek i in. 1968). Temperaturę letalną, za którą uznano taką, w której połowa tkanki ulegała zniszczeniu, wynosiła 48°C. Różnica między temperaturą maksymalną fotosyntezy i temperaturą letalną równa jest 10°C. Jest to wielkość stwierdzana na ogół u zimozielonych roślin iglastych, dla których w porównaniu z gatunkami liściastymi różnica ta jest o 3-4°C większa.

Należy podkreślić, że wpływ temperatury na fotosyntezę jest modyfikowany przez szereg czynników, takich jak: natężenie oświetlenia, stężenie CO<sub>2</sub>, zaopatrzenie w wodę i wpływ czynników środowiska w okresie poprzedzającym pomiary. Inny jest też wpływ temperatury na asymilację CO<sub>2</sub> drzew wolno stojących, w porównaniu z rosnącymi w drzewostanach, gdzie maskowany i modyfikowany jest on jeszcze w większym stopniu przez wymienione powyżej czynniki.

Dodatkowym czynnikiem modyfikującym fotosyntezę modrzewi w drzewostanach jest ich skład gatunkowy. Na natężenie procesów metabolicznych w zespołach roślin wyższych wpływają między innymi takie czynniki, jak wydzieliny korzeniowe czy liściowe. Są to substancje pochodzenia organicznego i nieorganicznego wydzielane przez korzenie i wymywane przez opady z opadłych i znajdujących się na roślinach liści z powrotem do gleby. Zagadnieniem allelopatycznego oddziaływania szeregu gatunków roślin drzewiastych na natężenie fotosyntezy *L. sibirica* zajmował się Kolesničenko (1976), (tab. 5). Przedstawione w tabeli 5 dane wskazują na to, że wszystkie badane gatunki drzew z wyjątkiem jesionu wpływają dodatnio przez fitoncyny na aktywność fotosyntetyczną modrzewia. Zdaniem Kolesničenko (1976) dane te mogą wskazywać na to, że modrzew jeszcze stosunkowo niedawno rozpowszechniony był w centralnej części ZSRR, gdzie rósł on wraz z wymienionymi drzewami.

Z badań wykonanych przez Raħceenko i Kapitulę



Tabela 5

Wpływ fitoncydów wydzielanych przez niektóre rośliny drzewiaste na procentową zmianę w stosunku do kontroli natężenia fotosyntezy netto modrzewia syberyjskiego (Kolesničenko 1976)

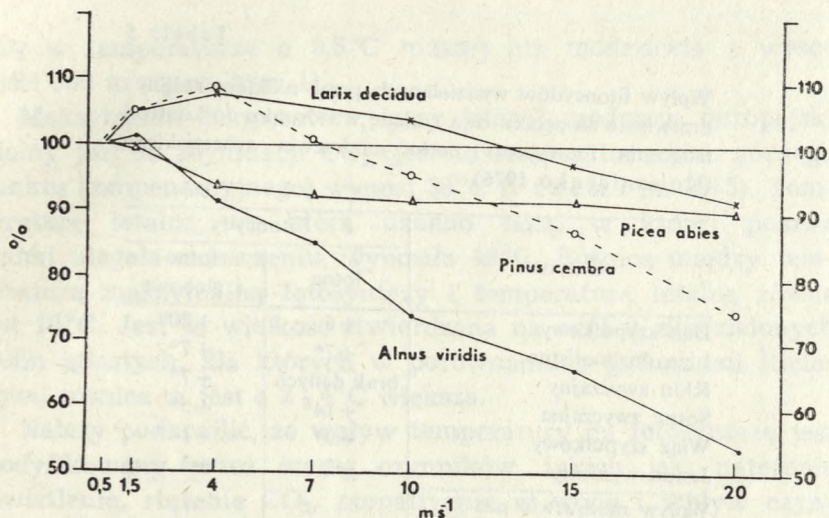
Gatunek	Fitoncydy	
	lotne	lotne i glebowe
Dąb szypułkowy	+6	+20*
Lipa drobnolistna	+7*	+7*
Klon zwyczajny	brak danych	+7*
Sosna zwyczajna	+14*	+5*
Wiąz szypułkowy	+9*	+14*
Jesion wyniosły	-2	+3
-----		
Wpływ modrzewia na:		
Sosnę zwyczajną	+12*	+16*
Jesion wyniosły	-2	-4

\* Wynik istotny statystycznie

(1982) wynika także, że na fotosyntezę modrzewia syberyjskiego dodatnio wpływa świerk pospolity.  $P_N$  modrzewia hodowanego w drzewostanie o składzie 3 Md 7 Św była o 68% wyższa od fotosyntezy w czystych kulturach *L. sibirica*. W miarę wzrostu udziału modrzewia w uprawie ze świerkiem do 50 i 70%,  $P_N$  zmniejszyła się nieco, ale w dalszym ciągu przewyższała wartość stwierdzaną dla czystych upraw modrzewiowych odpowiednio o 39 i 23%.

Przypuszczalnym czynnikiem sprzyjającym rozwojowi modrzewi w uprawach ze świerkiem, w których występuje on jako roślina pielęgnacyjna jest fakt, że korzenie tych gatunków zajmują różne poziomy glebowe, w związku z czym możliwość konkurencji między nimi jest minimalna (Kershaw 1978).

Jednym z czynników ograniczających fotosyntezę jest zawartość  $CO_2$  w powietrzu atmosferycznym. Zależna jest ona między innymi od prędkości wiatru. Wzmógłony ruch powietrza zmniejsza grubość warstwy powietrza otaczającego igły, w któ-



Ryc. 3. Wpływ prędkości wiatru na natężenie fotosyntezy wyrażonej w % wartości do prędkości wiatru  $=0,5 \text{ ms}^{-1}$  u różnych gatunków drzew (Tranquillini 1969, zmienione)

rym obniżeniu uległa zawartość dwutlenku węgla. Wpływa to na zwiększenie gradientu stężeń  $\text{CO}_2$ , w rezultacie czego obserwuje się wzrost szybkości dyfuzji tego gazu do igieł i wzmożenie natężenia fotosyntezy.

Wpływ prędkości wiatru na fotosyntezę netto kilku gatunków roślin drzewiastych, w tym *Larix decidua* badał Tranquillini (1969) (ryc. 3). W doświadczeniu wykonanym w tunelu powietrznym o zmiennej od 0,5 do 20  $\text{ms}^{-1}$  prędkości wiatru (przy temperaturze powietrza 20°C, 50% wilgotności względnej, natężeniu oświetlenia 30 klx i temperaturze gleby 15°C) stwierdził on, że fotosynteza modrzewia europejskiego jest stymulowana przy prędkości wiatru 1,5 - 10  $\text{ms}^{-1}$ . Dalszy wzrost prędkości wiatru zmniejszał natężenia fotosyntezy. U innych gatunków spadek  $P_N$  występował znacznie szybciej. Stosunkowo mała wrażliwość fotosyntezy *L. decidua* na działanie wiatrów nawet o znacznych prędkościach umożliwia temu gatunkowi zajmowanie stanowisk charakteryzujących się znaczną ekspozycją na jego



działanie. Należy podkreślić, że wiatr może wpływać na  $P_N$  nie tylko bezpośrednio, lecz także pośrednio przez osuszanie gleby i obniżenie temperatury liści.

#### CZYNNIKI WEWNĘTRZNE FOTOSYNTETY

Aktywność fotosyntetyczna roślin określona jest przez szereg czynników wewnętrznych. Do najbardziej istotnych można zaliczyć zawartość barwników fotosyntetycznych, wiek igieł, zaopatrzenie w składniki mineralne, pochodzenie roślin itd.

Zawartość chlorofilu w igłach modrzewi zmienia się w szerokich granicach od 1,1 do 12 mg  $g^{-1}$  s.m. (tab. 4). Igły krótkopędów zawierają w przypadku *L. kaempferi*, *L. sibirica*, *L. sukaczewii* i *L. decidua* więcej barwników fotosyntetycznych niż pojedyncze, młode igły znajdujące się na długopędach (Ollýk a i n e n 1968; Cz u c h a j o w s k a, N i e m t u r 1978). U różnych gatunków modrzewi różnice te są rzędu 20 - 50% dla sumy chlorofilu a i b i 15 - 45% dla sumy karotenoidów. Systematycy uważają, że krótkopędy są ewolucyjnie wtórne i bardziej wyspecjalizowane niż długopędy (D y l i s 1958, 1961). Przypuszcza się, że przekształcenie się przodka *Larix* posiadającego tylko długopędy w obecną formę z krótkopędami nastąpiło pod wpływem doboru naturalnego jako adaptacja do niesprzyjających procesom wzrostowym zmian klimatycznych. Ollýk a i n e n (1968) jest zdania, że przyczyną większej zawartości barwników w igłach krótkopędów modrzewi, jest obserwowana u bardziej ewolucyjnie rozwiniętych roślin zwiększona powierzchnia cząsteczek białka i towarzysząca mu większa zawartość chlorofilu i karotenoidów.

W ciągu okresu wegetacyjnego występują znaczne zmiany w zawartości barwników fotosyntetycznych (tab. 6). Są one ściśle związane ze zmianami warunków środowiska — temperaturą powietrza i opadami. Badania dynamiki zmian zawartości chlorofilu w igłach *L. sibirica* rosnącego w Ogrodzie Botanicznym w Mińsku (ZSRR), w zależności od stadium ich rozwoju,

Tabela 6

Sezonowa zmienność zawartości barwników ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  suchej masy) w igłach krótkopędów (kr.) i długopędów (dług.) *Larix kaempferi* rosnącego w Ogrodzie Botanicznym Uniwersytetu w Petrozavodsku (Olluka i nen 1968, zmienione)

Barwnik	23 VI		31 VII		16 IX		16 X	
	dług.	kr.	dług.	kr.	dług.	kr.	dług.	kr.
Chlorofil a	0,424	1,000	1,080	1,730	0,860	1,810	0,845	0,790
Chlorofil b	0,220	0,382	0,380	0,655	0,275	0,635	0,277	0,270
Chlorofil a + b	0,644	1,382	1,460	2,385	1,135	2,445	1,112	1,060
Chlorofil a/b	1,93	2,62	2,84	2,64	3,13	2,85	3,05	2,92
Karoten	0,111	0,294	0,203	0,360	0,175	0,388	0,266	0,285
Luteina	0,123	0,306	0,260	0,388	0,254	0,466	0,362	0,475
Wiolaksantyna	0,130	0,209	0,170	0,244	0,154	0,242	0,207	0,195
Neoksantyna	0,144	0,236	0,278	0,333	0,134	0,358	0,232	0,157
Suma karotenoidów	0,508	1,045	0,911	1,325	0,717	1,454	1,067	1,112
Chlorofile/karotenoidy	1,27	1,32	1,60	1,80	1,58	1,68	1,05	0,95



wykonali Margajlik i Truchanouski (1968). Stwierdzili oni, że suma chlorofili a i b jest najmniejsza (1,01 mg g<sup>-1</sup> ś.m.) w początkowym okresie sezonu wegetacyjnego, bezpośrednio po pęknięciu pączków i wzrasta w miarę rozwoju igieł. Osiąga ona wartość maksymalną (1,24 mg g<sup>-1</sup> ś.m.) w okresie, gdy wszystkie igły osiągnęły normalne rozmiary i stopień dojrzałości. Między poszczególnymi gatunkami modrzewi istnieją różnice w zawartości chlorofili. Z wykonanych przez Ollykainena (1968) badań zawartości barwników w igłach 4 gatunków modrzewi introdukowanych w Karelii wynika, że największa zawartość chlorofili występuje u *Larix kaempferi*. Suma chlorofili a i b przewyższa u tego gatunku o 8-33% stwierdzone w analogicznych warunkach wartości u *Larix decidua*, *L. sibirica* i *L. sukaczewii*. Podobne zmiany obserwowano w zawartości karotenoidów. Modrzew syberyjski charakteryzował się mniejszą zawartością barwników. Szczególnie widoczne było to w końcu okresu wegetacyjnego (sierpień—wrzesień). Ollykainen (1968) przypuszcza, że zwiększona zawartość barwników fotosyntetycznych w igłach modrzewia japońskiego związana jest z jego południowym pochodzeniem. Rośliny z tego obszaru zdolne są do wykorzystywania nawet bardzo słabego oświetlenia przez wzrost zawartości chlorofili i karotenoidów. Po przeniesieniu *L. kaempferi* do innych warunków, właściwość ta jest prawdopodobnie zachowywana.

Z badań wykonanych przez Gowin i in. (1980) wynika, że zawartość chlorofilu w igłach 12-tygodniowych siewek modrzewia europejskiego hodowanych w fitotronie w temperaturach 17, 24 i 27°C jest wyższa niż ma to miejsce u siewek rosnących w 5 i 12°C (tab. 7).

Korelacja między temperaturą i zawartością chlorofilu w igłach *L. decidua* była statystycznie istotna ( $r=0,99$ ), a równanie regresji miało postać:

$$y = -3,943 + 1,192x - 0,028x^2$$

gdzie  $y$  — zawartość chlorofilu,  $x$  — temperatura.



Tabela 7

Wpływ różnych stałych temperatur hodowli na zawartość chlorofilu w juwenilnych igłach 12-tygodniowych siewek modrzewia europejskiego (Gowin i in. 1980, zmienne)

Zawartość chlorofilu i stosunek chlorofilu a/b	5°C	12°C	17°C	24°C	27°C
Chlorofil a+b (mg.g s.m. <sup>-1</sup> )	1,4	5,5	8,6	7,25	7,8
Stosunek a/b	2,65	2,98	2,72	2,63	2,78

Stosunek chlorofilu a/b może charakteryzować potencjalną wielkość fotosyntezy. Zależy on od wieku liści i fazy ich rozwoju. W przypadku modrzewi wartość tego stosunku waha się w granicach od 1,96 do 3,5 (tab. 4 i 6). Jak już wcześniej wspominaliśmy, ostatnia z podanych wartości odnotowana przez Frya i Phillipsa (1976) jest znacznie wyższa od stwierdzanej przez większość badaczy. Odnotowali ją jedynie Nesterovič i Margajlik (1969) u igieł *L. decidua* w okresie następującym wkrótce po pęknięciu łusek okrywających igły.

Zawartość karotenu waha się u modrzewia japońskiego od 0,285 do 0,388 mg g<sup>-1</sup> s.m. w krótkopędach i od 0,111 do 0,266 mg g<sup>-1</sup> s.m. w igłach długopędów (tab. 6). W długopędach maksymalna zawartość karotenoidów osiągana jest w końcowym okresie sezonu wegetacyjnego, podczas gdy w krótkopędach maksimum zawartości przypada w igłach będących w pełni rozwoju.

Zawartość chlorofilu w igłach modrzewia zależna jest również od zaopatrzenia roślin w składniki mineralne. Kilkuletnie rośliny *L. sibirica* zwiększały o 14 - 37% zawartość sumy chlorofilu na poletkach nawożonych fosforem i azotem. Pod wpływem nawożenia potasem, zawartość chlorofilu zmniejszała się w stosunku do kontroli (Fedorova 1971).

Keller (1973) badał zależność między traktowaniem siewek *Larix decidua* ściekami przemysłowymi przemysłu naftowego zawierającymi znaczne ilości N, P, K, Ca i Mg a natężeniem fotosyntezy netto i zawartością chlorofilu. Stwierdził on, że  $P_N$  modrzewia europejskiego znacznie wzrastało po trakto-



waniu roślin wyżej wymienionymi ściekami. Stymulacja  $P_N$  u tego gatunku była znacznie większa i trwała znacznie dłużej niż to miało miejsce u *Picea abies*, *Pseudotsuga menziesii*, *Fagus sylvatica* i *Quercus borealis*. Sosna zwyczajna pod wpływem tych ścieków zmniejszała natężenie fotosyntezy. Zawartość chlorofilu w igłach *L. decidua* w rezultacie wyżej wymienionego traktowania zwiększyła się o 14%.

#### TRANSPIRACJA I GOSPODARKA WODNA

Modrzewie należą do gatunków charakteryzujących się stosunkowo dużą transpiracją, zajmując pod względem intensywności tego procesu pośrednie miejsce między gatunkami drzew iglastych i liściastych. Z zestawienia Polstera (1967b) wynika, że dzienna intensywność transpiracji *L. decidua* wynosi 3,8 g  $H_2O$   $g^{-1}$  ś.m. Dla porównania intensywność tego procesu u *Pinus cembra*, *P. strobus* i *P. sylvestris* mieści się w granicach 2,2 - 2,0 g  $H_2O$   $g^{-1}$  ś.m. Transpiracja drzew liściastych jest przeważnie większa niż wielkość stwierdzona dla modrzewia europejskiego. Z tego samego zestawienia wynika, że takie gatunki jak *Populus alba*, *Betula pendula* i *Quercus robur* transpirują kilkakrotnie intensywniej niż modrzew. Schubert (1939) stwierdził, że intensywność transpiracji *L. decidua* wynosi 480 mg  $H_2O$   $g^{-1}$  ś.m.  $h^{-1}$ . Dzienna wielkość transpiracji modrzewia europejskiego stanowi 5-krotną wielkość wagi igieł.

Należy podkreślić, że o specyficznej, charakterystycznej dla każdego gatunku transpiracji można mówić jedynie w przybliżeniu. Jednym z głównych czynników zewnętrznych, od których zależy intensywność transpiracji jest zdolność do regulacji tego procesu przez aparaty szparkowe, która jak wiadomo jest ściśle skorelowana z czynnikami zewnętrznymi.

Pisek i Cartellieri (1939) określali intensywność transpiracji modrzewia europejskiego pochodzącego z okolic Innsbrucka z wysokości 750 m n.p.m. Stwierdzili oni, że dzienne maksimum intensywności transpiracji w pogodny dzień wynosi



1050 mg H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> ś.m. h<sup>-1</sup> w czerwcu i 450 mg H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> ś.m. h<sup>-1</sup> w sierpniu. W miarę wzrostu wysokości stanowisk modrzewia nad poziomem morza intensywność tego procesu zmniejsza się. Berger-Landefeldt (1936) stwierdził, że modrzew europejski z wysokości 1950 m n.p.m. transpiruje w lipcu 300 mg H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> ś.m. h<sup>-1</sup>. Średnia roczna intensywność transpiracji *L. dahurica* wynosiła w okolicach Bajkału 330 mg H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> ś.m. h<sup>-1</sup>, przy amplitudach wahań od 100 do 780 mg H<sub>2</sub>O g<sup>-1</sup> ś.m. h<sup>-1</sup> (Kasjanova, Pogodaeva 1979).

Prędkość wiatru wykazuje dodatni wpływ na wzrost intensywności transpiracji modrzewi. Z badań wykonanych przez Tranquilliniego (1969) w warunkach laboratoryjnych, w tunelu powietrznym przy zmieniającej się od 0,5 do 20 ms<sup>-1</sup> prędkości liniowej powietrza wynika, że transpiracja *Larix decidua* przy prędkościach wiatru rzędu 1,5 - 10 ms<sup>-1</sup> przewyższa o 7 - 10% wartości stwierdzane dla kontroli. Inne gatunki, takie jak *Picea abies*, *Pinus cembra*, *Sorbus aucuparia* czy *Rhododendron ferrugineum*, w identycznych warunkach doświadczalnych znacznie obniżały intensywność transpiracji nawet przy najmniejszej z badanych prędkości wiatru.

Innym czynnikiem mającym istotny wpływ na intensywność transpiracji jest temperatura. Havranek (1972) stwierdził, że zmniejszenie się temperatury gleby z 25 do 15°C powodowało 20% redukcję transpiracji u młodych siewek *L. decidua*. Temperatury gleby poniżej 15°C ograniczały transpirację równie znacznie, a przy 5°C deficyt wodny indukował zamykanie się aparatów szparkowych.

Badania wykonane przez Polstera (1950, 1954) w 40 - 50-letnim drzewostanie *L. decidua* wykazały, że dzienna wartość transpiracji równa jest 4,6 mm ha<sup>-1</sup>, a wielkość roczna waha się w granicach 460 - 580 mm ha<sup>-1</sup>. Mimo że między gatunkami drzew liściastych i iglastych istnieją znaczne różnice w intensywności transpiracji, to wartość transpiracji całych drzewostanów w obydwu grupach różnicowana jest w niewielkim stopniu. Wpływa na to fakt, że masa asymilacyjna u drzew iglastych jest znacznie większa niż liściastych. Sześćdziesięcioletni drze-



wostan *L. decidua* wytranspirowuje około  $66 \text{ m}^3 \text{ H}_2\text{O ha}^{-1}$  w lipcu i  $28 \text{ m}^3$  we wrześniu (Schubert 1939).

Polster i Fuchs (1960) stwierdzili, że doniczkowe siewki *L. decidua* pod wpływem suszy początkowo zmniejszają transpirację, mimo że pochłanianie  $\text{CO}_2$  ulega nawet zwiększeniu. Po upływie czterech dni wystąpił w tym doświadczeniu stan, w którym fotosynteza netto i transpiracja ulegały całkowitemu zahamowaniu i tylko na świetle obserwowano wydzielanie nieznacznych ilości wody. Po przywróceniu normalnego zaopatrzenia siewek w wodę, do całkowitego przywrócenia fotosyntezy i transpiracji potrzebne były 3 dni.

Woda jest także w niewielkim stopniu wyparowywana przez pień i pędy. Nieulistnione pędy oddają w ciągu dnia wodę w ilości nie przekraczającej 1% świeżej masy, co stanowi 1/500 - 1/1000 wielkości ewapotranspiracji pędów ulistnionych (Polster 1967b). Modrzewie i inne gatunki drzew z opadającymi na zimę liśćmi tracą w tym okresie do 16% zawartej w nich wody. *Picea excelsa*, *Betula pubescens*, *Tilia cordata* i *Evonymus europaea* tracą w okresie zimowym odpowiednio 1,5, 2,1, 3,7, i 8,8 razy więcej wody niż modrzew europejski (Ivanov 1925). Różnice w zimowej ewaporacji między poszczególnymi gatunkami modrzewia były niewielkie. Proces ten przebiegał u *L. kurilensis*, *L. kaempferi* i *L. sibirica* o 8-10% intensywniej niż obserwowano to u modrzewia europejskiego i zbliżonego do niego pod względem intensywności zimowej ewaporacji *L. dahurica*. Intensywność ewaporacji modrzewi w tym okresie ocenił Ivanov (1925) na 0,03 - 0,05% od wielkości świeżej masy pędów.

#### PRODUKTYWNOŚĆ A PROCESY WYMIANY GAZOWEJ

Na produkcję materii organicznej wpływa w sposób istotny wielkość oddychania, dla którego substratem jest część asymilatów. W odróżnieniu od asymilacji, na którą oddziałuje jak już powiedziano wcześniej cały kompleks czynników, wielkość oddychania uzależniona jest głównie od temperatury. Gowin i wsp. (1980), którzy badali oddychanie ciemniowe ( $R_D$ )

<http://rcin.org.pl>



*L. decidua* stwierdzili wzrost natężenia tego procesu wraz ze wzrostem temperatur, w których hodowano siewki. Odwrotną zależność odnotowano dla wieku. 8-tygodniowe siewki *L. decidua* hodowane przy 24°C charakteryzowały się czterokrotnie większym natężeniem  $R_D$  (14,4 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s.m. h<sup>-1</sup>) niż siewki 11-tygodniowe i 16-tygodniowe, które wydzyalały w ciemności odpowiednio 3,7 i 3,2 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>.

Polster (1950) zestawiał pod względem natężenia  $R_D$  podstawowe gatunki lasotwórcze w następujący szereg: *Betula pendula* > *Quercus robur* > *Fagus sylvatica* > *Larix decidua* > *Pinus sylvestris* > *Picea abies*. W późniejszych doświadczeniach wykonanych przez Piseka i Knappa (1959) z roślinami ze stanowisk górskich stwierdzono, że pod względem natężenia oddychania ciemniowego modrzew europejski przewyższa nie tylko zimozielone gatunki iglaste, lecz także większość gatunków liściastych.

Oddychanie ciemniowe modrzewia japońskiego badali między innymi Fry i Phillips (1977). Stwierdzili oni, że natężenie tego procesu mierzone na odciętych pędach modrzewia pobieranych z 18-letnich drzew introdukowanych z Hokkaido na powierzchnię doświadczalną w Devon (Wielka Brytania) wynosi 1,1 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s.m. h<sup>-1</sup>. Znacznie wyższe wartości stwierdziła dla tego gatunku Lorenc-Plucińska (1975). W zależności od badanego klonu *L. kaempferi*  $R_D$  wahało się od 2,67 do 2,97 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s.m. h<sup>-1</sup>, stanowiąc odpowiednio od 24 do 46% wielkości fotosyntezy netto. Jest to więc wielkość, która jest istotnym czynnikiem dla produktywności roślin.

Innym czynnikiem wpływającym na produktywność roślin jest oddychanie korzeni. Jest ono tak samo jak oddychanie i fotosynteza liści specyficzne dla różnych gatunków roślin. Pomiar natężenia oddychania korzeni szeregu gatunków drzew wykonał Eidmann (1943). Uzyskane przez niego wyniki pozwoliły na uszeregowanie roślin drzewiastych w miarę wzrostu oddychania w następującej kolejności: jodła > dąb bezszypułkowy > dąb szypułkowy > świerk > buk > jedlica > sosna zwyczajna > lipa > modrzew > olsza > osika > brzoza > topola. Badania Eidmanna (1943) wykazały, że natężenie oddychania korzeni *L. decidua* waha się



w granicach od 1,80 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s.m. h<sup>-1</sup> na przełomie sierpnia i września do 3,40 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s.m. h<sup>-1</sup> w lipcu. Przeszło pięciokrotnie mniejsze wartości natężenia oddychania korzeni modrzewia europejskiego stwierdził dla tego samego okresu Tranquillini (1979). Maksymalne natężenie tego procesu (0,73 mg CO<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> s.m. h<sup>-1</sup>) odnotował on we wrześniu.

Keller (1967) badał wpływ wysokości, z których pochodziły modrzewie europejskie na natężenie oddychania korzeni. Stwierdził on, że *L. decidua* pochodzący z wysokości 1850 m n.p.m. charakteryzował się w okresie letnim (VII) najniższym oddychaniem korzeni w porównaniu z pochodzącymi z tej samej wysokości innymi gatunkami iglastymi takimi jak: *Picea abies*, *Pinus mugo* i *P. cembra*. Modrzew europejski ze stanowisk górskich 1850 m n.p.m. charakteryzował się mniejszym natężeniem oddychania korzeni w porównaniu z roślinami tego samego gatunku ze stanowisk niższych (450 m n.p.m.). Jednakże w przypadku wykonania pomiarów w identycznych warunkach wyżej wymienione różnice nie znalazły potwierdzenia (Keller 1967).

Siewki *L. decidua* hodowane w okresie od kwietnia do września przy oświetleniu 20 klx i naturalnym fotoperiodzie, 20°/16°C dobowym cyklu temperaturowym oraz systemie korzeniowym znajdującym się w jednej z trzech stałych temperatur wykazywały następujące w porównaniu z asymilacją wielkości oddychania korzeni: 9,5% przy temperaturze gleby 20°C, 7,3% przy 12°C i 3,7% przy 4°C (Tranquillini 1979). Wyniki te świadczą o tym, że *L. decidua* charakteryzuje się „oszczędnym oddychaniem”, jeśli wziąć pod uwagę, że niektóre drzewa iglaste zużywają w procesie oddychania korzeni 1/3 do 1/2 zasymilowanego węgla (Żelawski 1974). Tak więc niska temperatura gleby, jak i niskie temperatury powietrza w nocy sprzyjają bardziej korzystnemu bilansowi CO<sub>2</sub> modrzewi.

Znaczącą rolę w bilansie węgla odgrywa u drzew oddychanie drewna. Szczegółowe badania natężenia tego procesu szeregu gatunków drzew, w tej liczbie i *L. decidua* wykonali Tranquillini i Schütz (1970). Stwierdzili oni, że tak samo jak w przypadku liści i korzeni, natężenie oddychania drewna uza-



leżnione jest od temperatury. Poddane wpływowi różnych temperatur gałązki *L. decidua* oddychały przy 2°C z natężeniem ok. 0,3 mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>, podczas gdy przy 30°C wartość ta wzrastała do 5 mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. Pod względem natężenia tego procesu *L. decidua* zajmuje pośrednie miejsce między takimi gatunkami jak *Pinus cembra* i *P. strobus*, które oddychają intensywniej oraz *Picea abies*, *Alnus viridis* i *Sorbus aucuparia*, których intensywność oddychania jest mniejsza. W ciągu roku oddychanie drewna *L. decidua* jest największe latem (VII - VIII), a najmniejsze zimą.

Tranquillini i Schütz (1970) stwierdzili, że oddychanie drewna 76-letnich drzew *L. decidua* rosnących na wysokości 2000 m n.p.m. stanowi 16,90% wartości fotosyntezy netto. Zdaniem tych autorów oddychanie drewna modrzewi z górnej granicy lasu jest mniejsze od stwierdzanego w dolinach i innych cieplejszych rejonach, gdzie stanowi ono od 25 do 40% wartości fotosyntezy netto.

Na produktywność roślin wpływa także w sposób istotny gospodarka wodna. Do oceny tego wpływu używa się dwóch wskaźników. Pierwszym z nich jest produktywność transpiracji (A/T). Wskazuje ona ile suchej masy produkuje roślina na jednostkę wytranspirowanej wody. Drugim jest współczynnik transpiracji (T/A) odzwierciedlający ilość wody wytranspirowanej przez roślinę na jednostkę masy. Obydwa wskaźniki wykazują dużą zmienność w zależności od warunków klimatycznych i edaficznych. Z badań Eidmanna i Schwenke (1967, według Zajączkowskiej 1983) wynika, że siewki *L. decidua* wytranspirowują 331 g wody w przeliczeniu na jednostkę suchej masy. Dla porównania współczynnik transpiracji wyniósł u *Abies alba* 230 g g<sup>-1</sup> s.m., *A. procera* 224 g, *A. grandis* 251 g, *Picea abies* 241 i *Pinus sylvestris* 311 g. Polster (1954) uszeregował (w miarę wzrostu stosunku T/A) poszczególne drzewa w nieco innej kolejności: buk > jedlica > świerk > modrzew > sosna > brzoza > dąb. Zgodnie z tymi badaniami modrzew zużywał na produkcję grama suchej masy 257 g wody.

Produktywność modrzewia oszacowana metodą analizy wzro-

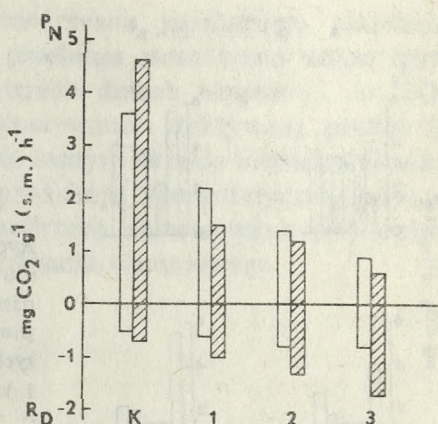


stowej (NAR) wynosi dla siewek *L. decidua* hodowanych w fitotronie w temperaturze 17°C — 110,0 g<sup>-1</sup> s.m. w przeliczeniu na dzień (Gowin i in. 1980). Była ona o 17% większa od wartości NAR stwierdzanej w tych samych warunkach u sosny zwyczajnej. W przypadku modrzewia wskaźnik ten wykazywał jedynie niewielkie wahania przy temperaturach hodowli w granicach 12 - 27°C.

Innym istotnym czynnikiem mającym wpływ na produktywność modrzewi jest zanieczyszczenie środowiska.

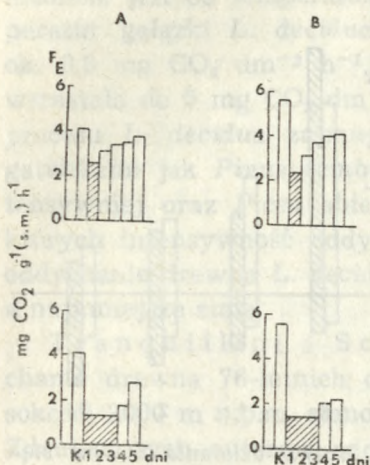
Modrzew europejski jest jednym z najbardziej wytrzymałych na zanieczyszczenia przemysłowe gatunków lasotwórczych w naszym kraju (Karolewski, Białobok 1979). Dotyczy to zwłaszcza drzewostanów poddanych działaniu niskich stężeń toksycznych gazów. Modrzewie stanowią bowiem typowy przykład zmienności charakteru wrażliwości w zależności od stężenia zanieczyszczeń. Pod wpływem dostatecznie wysokich stężeń dla powstania ostrych uszkodzeń, nekrozy igieł *L. decidua* i *L. kaempferi* pojawiają się wcześniej niż u *Picea abies* czy *Pinus sylvestris* (Guderian 1977).

Scheffer i Hedgcock (1955) stwierdzili wystąpienie uszkodzeń igieł *L. occidentalis* po 7 godzinach ekspozycji na działanie dwutlenku siarki w stężeniu 0,5 ppm. Nieco mniejsze uszkodzenia odnotowali Katz i McCallum (1952) pod wpływem 0,3 ppm SO<sub>2</sub> w ciągu 8 godzin.



Ryc. 4. Wpływ działania SO<sub>2</sub> w stężeniu 2,5 ppm przez 3 dni (po 6 godzin dziennie) na natężenie fotosyntezy netto (P<sub>N</sub>) i oddychania ciemniowego (R<sub>D</sub>) odciętych pędów modrzewia japońskiego (Lorenc-Plucińska 1978)

Słupki zakreskowane — osobnik wrażliwy na SO<sub>2</sub>, słupki niezakreskowane — osobnik tolerancyjny na SO<sub>2</sub>



Ryc. 5. Wpływ działania  $SO_2$  w stężeniu 2,5 ppm przez 1 i 3 dni (po 6 godzin dziennie) na natężenie efektywnej produkcji fotosyntetycznej ( $F_E$ ) odciętych pędów modrzewia japońskiego i jej regenerację  
A — osobnik tolerancyjny na  $SO_2$ ; B — osobnik wrażliwy na  $SO_2$  (Lorenc-Plucińska 1978)

Wykonane przez Karolewskiego i Białoboka (1979) doświadczenia, w których kilkadziesiąt osobników *L. decidua* z 20 klonów eksponowano na  $SO_2$ ,  $O_3$ , HF oraz mieszaninę  $SO_2$  i  $O_3$ , wykazały, że gatunek ten jest zróżnicowany pod względem wrażliwości na działanie wyżej wymienionych gazów. Podobne zróżnicowanie stwierdzili także Karolewski i Rachwał (1976) u pędów *L. kaempferi* poddanych działaniu dwutlenku siarki. Badania te wykazały, że krótkopędy są w mniejszym stopniu uszkodzane przez  $SO_2$  niż długopędy. Wyselekcjonowane w wyniku tych badań tolerancyjne i wrażliwe osobniki modrzewia japońskiego posłużyły Lorenc-Plucińskiej (1978) do badań wymiany gazowej. Okazało się, że stopień natężenia fotosyntezy netto pędów kontrolnych był znacznie wyższy u osobników wrażliwych ( $5,0\ mg\ CO_2\ g^{-1}\ s.m.\ h^{-1}$ ) niż u pędów kontrolnych osobników tolerancyjnych ( $3,2\ mg\ CO_2\ g^{-1}\ s.m.\ h^{-1}$ ). Krótkotrwała ekspozycja *L. kaempferi* na działanie wysokich stężeń dwutlenku siarki (2,5 ppm) powodowała spadek natężenia  $P_N$  w obydwu grupach osobników. Redukcja natężenia  $P_N$  była jednakże 3-krotnie większa u osobników wrażliwych niż u tolerancyjnych (ryc. 4). Proces regeneracji fotosyntezy po za-



kończeniu dozowania  $\text{SO}_2$  u modrzewia japońskiego, podobnie jak u innych drzew iglastych, przebiega stosunkowo wolno (ryc. 5). Osobniki tolerancyjne po trzech dniach ekspozycji na  $\text{SO}_2$  wymagały 48 godzin do zregenerowania efektywnej produkcji fotosyntetycznej w 70%. W tym samym okresie osobniki wrażliwe zregenerowały efektywną produkcję fotosyntetyczną jedynie w 30%. W obydwu grupach modrzewi obserwowano pod wpływem  $\text{SO}_2$  wzrost natężenia oddychania ciemniowego.

Instytut Dendrologii PAN  
ul. Parkowa 5  
82-035 Kórnik

#### LITERATURA

- Bauer H., Martha P. 1981. The  $\text{CO}_2$  compensation point of  $\text{C}_3$  plants — a re-examination. I. Interspecific variability. Z. Pflanzenphysiol. 103: 445 - 450.
- Berger-Landefeldt U. 1936. Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen. Bibl. Bot. Heft 115. Diels L. (ed.) Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Black C. C. Jr. 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net  $\text{CO}_2$  uptake. Ann. Rev. Plant Physiol. 24: 253 - 286.
- Bogdanov P. L. 1974. Dendrologija. Izd. Lesnaja Promyšlennost'. Moskva, 240 pp.
- Chollet R., Ogren W. L. 1975. Regulation of photorespiration in  $\text{C}_3$  and  $\text{C}_4$  species. Bot. Rev. 41: 137 - 179.
- Čížkova R. 1981. The growth of conifer seedlings in water culture. Acta Soc. Nat. Brno, 15 (9): 1 - 32.
- Czuchajowska Z., Niemtur S. 1978. Seasonal variability of chlorophyll content and the changes of acidity and buffer capacity in the needles of *Larix decidua* and *Larix leptolepis* grown in the different air pollution conditions. Acta Soc. Bot. Pol. 47 (1-2): 41 - 49.
- Dylis N. V. 1958. O proishozhdenii brahiblast u *Larix*. Doklady AN SSSR, 122 (1): 138 - 141.
- Dylis N. V. 1961. Listvennica Vostočnoj Sibiri i Dal'nego Vostoka. Izmenčivost i prirodnoe raznoobrazie. Izd. AN SSSR, Moskva, 210 pp.

- Eidmann F. E. 1943. Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten. Schriftenreihe H. Göring-Akad. Dtsch. Forstwirtschaft. 5: 1 - 144.
- Fedorova A. I. 1971. Vlijanie udobrenij na sodержanie osnovnyh makroelementov i chlorofilla v hvoe listvennicy sibirskoj. W: Fizjologo-biohimičeskie osobennosti drevesnyh rastenij Sibiri, red. A. B. Žukova: 47 - 54. Izd. „Nauka”, Moskva.
- Fry D. J., Phillips I. D. J. 1976. Photosynthesis of conifers in relation to annual growth cycles and dry matter production. I. Some  $C_4$  characteristics in photosynthesis of Japanese larch (*Larix leptolepis*). *Physiol. Plant.* 37: 185 - 190.
- Fry D. J., Phillips I. D. J. 1977. Photosynthesis of conifers in relation to annual growth cycles and dry matter production. II. Seasonal photosynthetic capacity and mesophyll ultrastructure in *Abies grandis*, *Picea sitchensis*, *Tsuga heterophylla* and *Larix leptolepis* growing in S. W. England. *Physiol. Plant.* 40: 300 - 306.
- Golomazova G. M. 1981. Svetovye i temperaturnye křivye fotosinteza hvojnyh drevesnyh porod. *Fizjologia Rastenij* 28 (2): 263 - 268.
- Gowin T., Lourtioux A., Mousseau M. 1980. Influence of constant growth temperature upon the productivity and gas exchange of seedlings of Scots pine and European larch. *Forest. Sci.*, 26 (2): 301 - 309.
- Guderian R. 1977. Air pollution. Springer Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Hatch M. D., Osmond C. B. 1976. Compartmentation and transport in  $C_4$  photosynthesis. W: *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series (eds. A. Piron i M. H. Zimmerman), tom 3: 114 - 184. Springer-Verlag.
- Havranek W. M. 1972. Über die Bedeutung der Bodentemperatur für die Photosynthese und Transpiration junger Forstpflanzen und für die Stoffproduktion an der Waldgrenze. *Angew. Bot.* 46: 101 - 116.
- Ivanov L. A. 1925. O vodnom režime drevesnyh porod zimoju. *Izvestija Leningradskogo Lesn. Inst.* 32: 1 - 36.
- Karolewski P., Rachwał L. 1976. Selection of „resistant” and susceptible to  $SO_2$  trees and shrubs within the species: *Larix leptolepis*, *Pinus sylvestris* and the genus *Weigela*. W: *Studies on the effect of sulphur dioxide and ozone on the respiration and assimilation of trees and shrubs in order to select individuals resistant to the action of these gases*. Second Annual Rep., Institute of Dendrology, Kórnik, PL-Fs-74, FG-Po-326: 4 - 12.
- Karolewski P., Białobok S. 1979. Wpływ dwutlenku siarki, <http://rcin.org.pl>



- ozonu, mieszaniny tych gazów i fluorowodoru na uszkodzenia igieł modrzewia europejskiego. Arboretum Kórnickie 24: 297-305.
- Kasjanova L. N., Pogodaeva N. N. 1979. Transpiracja i produktivnost' rastenij Zabajkal'ja. Izd. Nauka Sibirskoe otdelenie, Novosibirsk: 197 pp.
- Katz M., McCallum A. W. 1952. The effect of sulfur dioxide on conifers. W: Air Pollution. New York, London: Academic Press, Vol. 1: 121-127.
- Keller T. 1967. Beitrag zur Kenntnis der Wurzelatmung von Koniferenjungpflanzen. Proc. 14th Congr. IUFRO München IV, Sect. 23: 329-340.
- Keller Th. 1973. Über den Einfluss von Industrieklärschlamm auf die Nettoassimilation junger Forstpflanzen. Forstw. Cbl. 92: 105-111.
- Kershaw K. A. 1978. Ilościowa i dynamiczna ekologia roślin. PWN, Warszawa, 383 pp.
- Kolesničenko M. V. 1976. Biohimičeskie vzaimovlijanija drevesnyh rastenij. Izd. „Lesnaja Promyšlennost'”, 184 pp., Moskva.
- Larcher W. 1963. Die Leistungsfähigkeit der CO<sub>2</sub>-Assimilation höherer Pflanzen unter Laboratoriumsbedingungen und am natürlichen Standort. Mitt. flor.-soziol. Arbeitsgemeinschaft. N.F. 10: 20-34.
- Lechowski Z. 1978 a. Fotosynteza typu pośredniego C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>. Wiadomości Botaniczne 22 (2): 89-97.
- Lechowski Z. 1978 b. Fotosynteza typu pośredniego C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub>. Aspekty biochemiczne i fizjologiczne. Wiadomości Botaniczne 22 (3): 183-198.
- Ledig F. T., Botkin D. B. 1974. Photosynthetic CO<sub>2</sub>-uptake and the distribution of photosynthate as related to growth of larch and sycamore progenies. Silvae Genetica 23 (6): 188-192.
- Lorenc-Plucińska G. 1975. Preliminary results of the investigation of gaseous exchange in trees and shrubs. W: Studies on the effect of sulphur dioxide and ozone on the respiration and assimilation of trees and shrubs in order to select individuals resistant to the action of these gases. Institute of Dendrology, Kórnik, PL-Fs-74, FG-Po-326: 8-11.
- Lorenc-Plucińska G. 1978. The effect of SO<sub>2</sub> on the photosynthesis and dark respiration of larch and pine differing in resistance to this gas. Arboretum Kórnickie 23: 121-132.
- Margajlik G. I., Truhanouski D. S. 1968. Dynamika nakaplennja hlarafilu liscjami drevavyh raslin u zalezności ad faz ih razviccja. Vesci AN BSSR. ser. bial. navuk 5: 100-106.
- Margajlik G. I. 1971. Vlijanie na režima na osvetlenie v'rhu fotosintezezata na d'rvesnite vidove. Gorsko stopanstvo 9: 10-12.
- Mezenceva V. T., Derjužkin R. I., Skorobogatova T. I., Prohorov P. I., Sagalaeva A. P. 1976. Sezonnaja dinamika



- hlorofilla v hvoe otdel'nyh ékotipow i vidov listvennicy. Lesnoj Žurnal 6: 132 - 135.
- Nadeždin V. V. 1971. Vlijanie geografičeskogo proischoždenija semjan listvennicy na ee rost v podzone hvojno-širokolistvennyh lesov. Izd. Nauka, Moskva 129 pp.
- Nesterovič N. D., Margajlik G. I. 1969. Vlijanie sveta na drevesnye rastenija. Izd. Nauka i Technika, Minsk, 175 pp.
- Olllykainen A. M. 1968. O pigmentah v hvoe listvennicy. Bjulleten' Glavnogo Botaničeskogo Sada AN SSSR, 69: 60 - 65.
- Pisek A., Cartellieri E. 1939. Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Pflanzen. IV. Bäume und Sträucher. Jahrb. Wiss. Bot. 88: 22 - 68.
- Pisek A., Knapp H. 1959. Zur Kenntnis der Respirationsintensität von Blättern verschiedener Blütenpflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 72: 287 - 294.
- Pisek A., Larcher W., Unterholzner R. 1967. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. I. Temperaturminimum der Nettoassimilation, Gefrier- und Frostschadensbereiche der Blätter. Flora, Abt. B. Bd. 157: 239 - 264.
- Pisek A., Larcher W., Pack I., Unterholzner R. 1968. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. II. Temperaturmaximum der Netto-Photosynthese und Hitzeresistenz der Blätter. Flora, Abt. B. 158: 110 - 128.
- Pisek A., Larcher W., Moser W., Pack I. 1969. Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereich der Netto-Photosynthese. Flora, Abt. B. Bd. 158: 608 - 630.
- Polster H. 1950. Die physiologischen Grundlagen der Stoffzeugung im Walde. Untersuchungen über Assimilation, Respiration und Transpiration unserer Hauptholzarten. Bayerischer Landwirtschaftsverlag GM BH, München: 1 - 96.
- Polster H. 1954. Gesichertes und Ungesichertes über den Wasserhaushalt des Waldes. Forst und Jagd. 4, 302.
- Polster H. 1967 a. Photosynthese, Atmung und Stoffproduktion. W: Gehölzphysiologie, VEB Gustav Fischer Verlag Jena: 197 - 238.
- Polster H. 1967 b. Transpiration. W: Gehölzphysiologie, VEB Gustav Fischer Verlag Jena: 163 - 183.
- Polster H., Weise G. 1962. Vergleichende Assimilationsuntersuchungen an Klonen verschiedener Lärchenherkünfte (*Larix decidua* und



- L. leptolepis*) unter Freiland- und Klimaraumbedingungen. Der Züchter 32: 103 - 110.
- Polster H., Fuchs S. 1960. Der Einfluss intermittierender Belichtung auf die Transpiration und Assimilation von Fichte und Larche bei Dürrebelastung. Biol. Zbl. 79: 465 - 480.
- Rahceenka I. N., Kapitula A. M. 1982. Inténsiunasc' fotosintézu elki éurapejskaj i listounicy sibirskaj u čystyh i zamešanyh kul'tur-fitacénozah. Vesci AN BSSR. ser. bial. navuk 5: 14 - 17.
- Richards J. H., Teeri J. A. 1982. Re-evaluation of proposed C<sub>4</sub> photosynthetic characteristics in the genus *Larix*. Physiol. Plant. 55: 117 - 120.
- Ščepot'ev F. L., Pavlenko F. A. 1962. Bystrorastuščie drevesnye porody. Izd. Sel'skohozjajstvennoj Literatury, Žurnalov i Plakatov, Moskva, 373 pp.
- Schachler G., Matschke J., Maass I., Schönborn H.-J. 1982. Beziehung zwischen den Wegen der C-Aufnahme und SO<sub>2</sub>-Resistenz bei Koniferen. Biochem. Physiol. Pflanzen 177: 651 - 658.
- Scheffer T. C., Hedgcock G. G. 1955. Injury to northwestern forest trees by sulfur dioxide from smelters. U.S. Dep. Agri. Tech. Bull. 11 - 17.
- Schubert A. 1939. Untersuchungen über den Transpirationstrom der Nadelhölzer und den Wasserbedarf von Fichte und Lärche. Thar. forstl. Jb. 90: 821 - 883.
- Szaniawski R. K., Wierzbicki B. 1978. Net photosynthetic rate of some coniferous species at diffuse high irradiance. Photosynthetica 12 (4): 412 - 417.
- Tranquillini W. 1969. Photosynthese und Transpiration einiger Holzarten bei verschieden starkem Wind. Zentralbl. Gesamte Forstwes. 86: 35 - 48.
- Tranquillini W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. Ecological Studies, Vol. 31, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 137 pp.
- Tranquillini W., Schütz W. 1970. Über die Rindenatmung einiger Bäume an der Waldgrenze. Zentralbl. Gesamte Forstwes. 87: 42 - 60.
- Zajączkowska J. 1983. Wymiana gazowa i gospodarka wodna. Jodła pospolita, PWN, Warszawa—Poznań, 139 - 155.
- Zelitch I. 1977. Fotosynteza, fotooddychanie a produktywność roślin. Warszawa, PWRiL, 419 pp.
- Żelawski W. 1974. Wymiana gazowa i gospodarka wodna. Topole PWN, 184 - 204.

## GASEOUS EXCHANGE AND WATER MANAGEMENT

## Summary

In the chapter written on the basis of selected positions from the world literature results have been presented of investigations on the gaseous exchange and water relations in larches. In view of the hypothesis that photosynthesis in larch is of an intermediate type between  $C_3$  and  $C_4$  the authors have critically evaluated the literature reports on the subject. It turned out that there is at present no reliable evidence supporting the hypothesis about any other type of photosynthesis than  $C_3$ . A discussion is also given of the influence of several factors as illumination, temperature, wind velocity, allelopathic actions, the content of photosynthetic pigments and of mineral nutrients on the photosynthesis, respiration and water exchange in larch. The relationship between productivity and the processes of gaseous exchange is presented. In this part of the paper details are given of investigations on respiration of larch needles, wood and roots and of the influence on productivity of air pollution. In a table prepared for the paper data is presented for several larch species on reports of various authors about the intensity of net photosynthesis and of the levels of photosynthetic pigments.