

Andrzej Doroszewski

SKŁAD SPEKTRALNY  
PROMIENIOWANIA JAKO CZYNNIK  
KSZTAŁTUJĄCY POKRÓJ  
I PLON PSZENICY

MONOGRAFIE  
I ROZPRAWY  
NAUKOWE

28

INSTYTUT UPRAWY NAWOŻENIA I GLEBOZNAWSTWA  
PAŃSTWOWY INSTYTUT BADAWCZY  
INSTITUTE OF SOIL SCIENCE AND PLANT CULTIVATION  
STATE RESEARCH INSTITUTE

Dyrektor: *prof. dr hab. Wiesław Oleszek*

Redaktor: *prof. dr hab. Janusz Podleśny*

Recenzent: *prof. dr hab. Jan Pilariski*

Opracowanie redakcyjne i techniczne: *mgr Katarzyna Mikulska*

ISBN 978-83-7562-079-5

Nakład 150 egz., B-5, zam. 9/B/11  
Dział Upowszechniania i Wydawnictw IUNG-PIB w Puławach  
tel. (81) 8863421 w. 301 i 307; fax (81) 8864547  
e-mail: [iung@iung.pulawy.pl](mailto:iung@iung.pulawy.pl); <http://www.iung.pulawy.pl>

Andrzej Doroszewski

SKŁAD SPEKTRALNY PROMIENIOWANIA JAKO CZYNNIK  
KSZTAŁTUJĄCY POKRÓJ I PLON PSZENICY



## SPIS TREŚCI

Wykaz skrótów użytych w tekście .....	7
1. WSTĘP I CEL BADAŃ .....	9
2. PRZEGLĄD LITERATURY .....	10
2.1. FITOCHROM .....	11
2.2. REAKCJE BARDZO NISKO-, NISKO-, WYSOKO ENERGETYCZNE .....	15
2.3. FOTORECEPTORY ŚWIATŁA NIEBIESKIEGO .....	16
2.3.1. Kryptochrom .....	16
2.3.2. Fototropina .....	17
2.3.3. LOV-domeny .....	18
2.4. REAKCJE ROŚLIN NA NAPROMIENIENIE .....	18
2.4.1. Promieniowanie odbite .....	23
2.5. PROMIENIOWANIE SŁONECZNE W WARUNKACH NATURALNYCH .....	24
2.6. PRAKTYCZNE WYKORZYSTANIE SKŁADU SPEKTRALNEGO W PRODUKCJI ROLNICZEJ .....	30
3. MATERIAŁ I METODY .....	33
3.1. MATERIAŁ BADAŃ .....	33
3.2. UPRAWA ROŚLIN W WARUNKACH LABORATORYJNYCH .....	33
3.2.1. Warunki promieniowania .....	33
3.2.2. Skład spektralny promieniowania .....	34
3.2.3. Warunki badań, ocena roślin .....	40
3.3. UPRAWA ROŚLIN W WARUNKACH NATURALNYCH .....	41
3.3.1. Pomiary składu spektralnego promieniowania słonecznego w łąkach .....	43
3.4. METODYKA OPRACOWANIA WYNIKÓW .....	44
4. WYNIKI BADAŃ .....	44
4.1. PRZEBIEG ROZWOJU PSZENICY JAREJ W WARUNKACH LABORATORYJNYCH .....	44
4.1.1. Intensywność fotosyntezy .....	44
4.1.2. Wewnątrzkomórkowe stężenie CO <sub>2</sub> .....	45
4.1.3. Transpiracja i wskaźnik efektywności wykorzystania wody (WUE) .....	45
4.1.4. Przewodnictwo szparkowe i liczba aparatów szparkowych .....	47
4.1.5. Wskaźnik zieloności liścia (SPAD) .....	48
4.1.6. Przebieg rozwoju roślin .....	48
4.1.7. Przebieg krzewienia .....	49
4.1.8. Przebieg kłoszenia .....	51
4.1.9. Przebieg kwitnienia .....	53
4.2. POKRÓJ PSZENICY JAREJ W WARUNKACH LABORATORYJNYCH .....	53
4.2.1. Cechy morfologiczne .....	53
4.2.1.1. Wysokość roślin .....	53
4.2.1.2. Liczba pędów .....	55
4.2.1.3. Długość międzywęźli .....	57

4.2.1.4. Długość pędów.....	60
4.2.1.5. Długość kłosa.....	61
4.3. PLONOWANIE PSZENICY JAREJ W WARUNKACH LABORATORYJNYCH.....	61
4.3.1. Liczba ziaren.....	61
4.3.2. Masa ziarna.....	63
4.3.3. Masa 1000 ziaren.....	64
4.3.4. Masa słomy.....	65
4.3.5. Masa niedogonów.....	66
4.3.6. Całkowita masa słomy.....	66
4.3.7. Całkowita masa pędu.....	67
4.3.8. Stosunek masy ziarna do masy słomy.....	68
4.4. ROZWÓJ PSZENICY OZIMEJ W WARUNKACH NATURALNYCH.....	69
4.4.1. Przebieg rozwoju.....	69
4.4.2. Przebieg krzewienia.....	72
4.4.3. Przebieg pojawiania się kłosów.....	74
4.4.4. Przebieg kwitnienia.....	74
4.5. WZROST I ROZWÓJ ROŚLIN W WARUNKACH NATURALNYCH.....	75
4.5.1. Wzrost roślin.....	75
4.5.2. Długość pędu.....	77
4.5.3. Długość międzywęźli.....	78
4.5.4. Długość kłosa.....	79
4.5.5. Liczba kłosków.....	80
4.6. PLONOWANIE PSZENICY W WARUNKACH NATURALNYCH.....	81
4.6.1. Liczba ziaren.....	81
4.6.2. Masa ziarna.....	82
4.6.3. Masa 1000 ziaren.....	82
4.6.4. Masa słomy.....	83
4.6.5. Masa całkowita.....	84
4.6.6. Stosunek masy ziarna do masy słomy.....	84
4.7. SKŁAD SPEKTRALNY PROMIENIOWANIA SŁONECZNEGO W ŁANIE PSZENICY.....	85
5. DYSKUSJA.....	96
5.1. WPŁYW SKŁADU SPEKTRALNEGO NA ROZWÓJ I MORFOLOGIĘ ROŚLIN.....	96
5.2. WPŁYW SKŁADU SPEKTRALNEGO NA PROCESY FIZJOLOGICZNE ROŚLIN.....	104
5.3. WPŁYW SKŁADU SPEKTRALNEGO NA KSZTAŁTOWANIE ŁANU ZBÓŻ.....	106
6. PODSUMOWANIA I WNIOSKI.....	117
7. LITERATURA.....	119
STRESZCZENIE/SUMMARY.....	137

**Wykaz skrótów użytych w tekście**  
List of abbreviations used in the text

B	– niebieski, Blue
C	– czerwień, red
cry1	– kryptochrom 1, cryptochrom 1
cry2	– kryptochrom 2, cryptochrom 2
cry3	– kryptochrom 3, cryptochrom 3
<i>CRY1</i>	– gen kryptochromu 1, gene of cryptochrom 1
<i>CRY2</i>	– gen kryptochromu 2, gene of cryptochrom 2
<i>CRY3</i>	– gen kryptochromu 3, gene of cryptochrom 3
CWSI	– indeks stresu wodnego roślin, Crop Water Stress Index
DC	– daleka czerwień, far red
DVI	– indeks zróżnicowania wegetacji, Difference Vegetative Index
FKF1	– fotoreceptor, photoreceptor Flavin-binding, Kelch repeat, F-box 1
FR-HIR	– reakcja wysoko energetyczna w dalekiej czerwieni, Far Red – High Irradiance Response
GNDVI	– znormalizowany indeks zieloności roślin, Green Normalised Difference Vegetation Index
GPP	– produktywność pierwotna, Gross Primary Production
GSRI	– prosty indeks zieloności, Green Simple Ratio Index
HIR	– reakcja wysoko energetyczna, High Irradiance Response
IAA	– kwas indolilo3-octowy, Indole-3-Acetic Acid
IRT	– transmisja podczerwieni, Infrared Transmittance
LFR	– reakcja nisko energetyczna, Low Fluence Response
LAI	– indeks powierzchni liści, Leaf Area Index
LOV	– domena (światło, tlen, napięcie), domain (Light, Oxygen, Voltage)
MCARI	– zmodyfikowany indeks absorpcji odbicia chlorofilu, Modified Chlorophyll Absorption in Reflectance Index
MTZ	– masa tysiąca ziaren, thousand grain weight
NDVI	– znormalizowany indeks wegetacji, Normalised Difference Vegetation Index
NIR	– bliska podczerwień, Near Infrared Radiation
PAR	– promieniowanie fotosyntetycznie czynne, Photosynthetically Active Radiation
$P_{fr}$	– forma fitochromu absorbująca daleką czerwień, form of phytochrome absorbing far red
$P_{tot}$	– całkowita zawartość fitochromu; total phytochrome
<i>PFTI</i>	– gen indukujący kwitnienie, Phytochrome and Flowering Time1

phot1	– fototropina 1, phototropin 1
phot2	– fototropina 2, phototropin 2
phyA	– fitochrom A, phytochrome A
phyB	– fitochrom B, phytochrome B
phyC	– fitochrom C, phytochrome C
phyD	– fitochrom D, phytochrome D
phyE	– fitochrom E, phytochrome E
<i>PHYA</i>	– gen fitochromu A, gene of phytochrome A
<i>PHYB</i>	– gen fitochromu B, gene of phytochrome B
<i>PHYC</i>	– gen fitochromu C, gene of phytochrome C
<i>PHYD</i>	– gen fitochromu D, gene of phytochrome D
<i>PHYE</i>	– gen fitochromu E, gene of phytochrome E
$P_r$	– forma fitochromu absorbująca czerwień, form of phytochrome absorbing red
SAS	– syndrom unikania zacielenia, Shade Avoidance Syndrom
SIPI	– indeks niewrażliwej struktury pigmentu, Structure Insensitive Pigment Index
SPAD	– Indeks zieloności liścia, Soil Plant Analysis Development
SRI	– prosty indeks, Simple Ratio Index
TCARI	– indeks absorpcji odbicia chlorofilu, Transformed Chlorophyll Absorption in Reflectance Index
TMV	– wirus mozaiki tytoniowej, Tobacco MosaicVirus
UV-A	– Ultra fiolet zakres A (315–400 nm), Ultra Violet - A
UV-B	– Ultra fiolet zakres B (290–315 nm), Ultra Violet - B
VLFR	– reakcja bardzo nisko energetyczna, Very Low Fluence Response
WUE	– wskaźnik wykorzystania wody w fotosyntezie, Water Use Efficiency
ZTL	– fotoreceptor, photoreceptor ZEITLUPE



## 1. WSTĘP I CEL BADAŃ

Promieniowanie słoneczne odgrywa ogromną rolę w świecie roślin, będąc jednocześnie źródłem energii i informacji o środowisku. Jednym z głównych czynników pełniących informacyjną i sygnalizacyjną rolę w rozwoju roślin jest skład spektralny promieniowania słonecznego. Rośliny monitorują zmiany ilości, jakości i kierunku promieniowania, co pozwala im na optymalizację pochłaniania energii świetlnej niezbędnej do procesu fotosyntezy. Za pomocą fotoreceptorów wykrywają obecność innych osobników, kreują odpowiednie reakcje konkurencyjne, pozwalające na uzyskanie przewagi nad sąsiednimi roślinami i przeżycie w niekorzystnych warunkach środowiska. Rośliny mogą unikać zacielenia lub je tolerować.

Unikanie zacielenia jest jedną z ważniejszych konkurencyjnych strategii. Umiejętność detekcji i odpowiedzi na zbliżające się zacielenie jest ważną cechą roślin rosnących w naturalnym środowisku. Konkurencja pomiędzy pojedynczymi osobnikami jest wynikiem reakcji na niedobór światła i skład spektralny promieniowania. Reakcje unikania zacielenia inicjowane są przez sygnały pochodzące z środowiska.

Jednym z najważniejszych sygnałów jest wzrost stosunku dalekiej czerwieni do czerwieni (DC/C) w promieniowaniu transmitowanym i odbitym od pobliskich roślin (Ballaré i in. 1990, Smith 2000, Smith i Whitelam 1997). Reakcje unikania zacielenia (ang. shade avoidance syndrome, SAS) (Ballaré 1999, Smith 1982, Smith i Whitelam 1997), są często wywoływane przez DC odbitą od roślin sąsiadujących. Reakcja ta może rozpocząć się jeszcze przed wzrostem łanu; co oznacza, że rośliny mogą wykryć i zareagować na potencjalną przyszłą konkurencję jeszcze przed zacieleniem (Ballaré i in. 1987, Ballaré i in. 1990, Ballaré i in. 1997, Smith i in. 1990). Już Hendricks i Borthwick (Hendricks i Borthwick 1963) stwierdzili, że listowie może modyfikować rozwój wegetatywny innych roślin poprzez zróżnicowanie pędów i liści. Efektem zacielenia są liczne zmiany fotomorfogeniczne: wydłużanie pędów, ograniczanie krzewienia i rozgałęzień, mniejsza sucha masa, cieńsze i mniejsze liście, przyśpieszenie rozwoju (Aphalo i in. 1999, Ballaré i in. 1991, Casal i Sánchez 1994, Franklin i Whitelam 2005, Franklin 2008, Pierik i in. 2004, Smith 1992, Smith 1995).

Detekcja roślinnych sąsiadów możliwa jest poprzez promieniowanie z zakresu widma niebieskiego (Aphalo i in. 1999, Ballaré 1999, Vandenbussche i in. 2005), które w dużym stopniu zredukowane jest w wyniku absorpcji przez rośliny konkurencyjne. Ważnym sygnałem w unikaniu zacielenia jest też niskie napromienienie zwłaszcza w zakresie PAR (Ballaré 1999, Ballaré i in. 1991, Franklin i Whitelam 2005).

Promieniowanie słoneczne, odgrywa ważną rolę w życiu roślin, inicjując wiele procesów życiowych. Wysokie napromienienie pełni dla rośliny informacyjną rolę świadczącą, że znajduje się ona w otwartej przestrzeni. Za pomocą sygnałów świetlnych roślina określa odległość do rośliny sąsiadującej, kreując reakcje polegające

na adaptacji do zacienienia. Sygnały świetlne odbierane są przez rośliny za pomocą wyspecjalizowanych fotoreceptorów. Do najważniejszych fotoreceptorów roślin wyższych należą: fitochromy absorbujące promieniowanie DC/C, kryptochromy (Cashmore i in. 1999) i fototropiny (Briggs i Huala 1999, Briggs i Olney 2001) absorbujące promieniowanie B/UV-A, oraz odkryte niedawno LOV domeny (Devlin i in. 2007). Fotoreceptory w niezwykle precyzyjny sposób informują rośliny o otaczającym je środowisku świetlnym, co wykorzystywane jest do optymalizacji procesów fotosyntetycznych oraz w kształtowaniu morfologii roślin.

Rośliny rosnące w naturalnych warunkach świetlnych otrzymują promieniowanie bardzo zróżnicowane pod względem składu spektralnego, ulegającego zmianie w ciągu dnia, w zależności od wysokości słońca i stopnia zachmurzenia. Ponadto skład spektralny docierający do roślin, zróżnicowany jest w zależności od warunków środowiska; rośliny rosnące w otwartej przestrzeni otrzymują znacznie więcej promieniowania w zakresie fotosyntetycznie czynnym niż rośliny rosnące w stanowiskach zacienionych.

Głównym celem przeprowadzonych badań było określenie wpływu zróżnicowanego składu spektralnego promieniowania na rozwój, pokrój i plonowanie roślin zbożowych w warunkach naturalnych i laboratoryjnych. Celem badań w naturalnych warunkach promieniowania słonecznego było uzyskanie odpowiedzi, z jakiej odległości rośliny zbożowe odbierają sygnały o obecności roślin sąsiadujących i w jaki sposób na nie reagują. Natomiast celem badań prowadzonych w warunkach laboratoryjnych było określenie reakcji badanych gatunków zbóż na odmienny skład spektralny promieniowania, zwłaszcza w zakresie DC i C. Ponadto przeprowadzono badania w łanach pszenicy, których celem było uzyskanie informacji o stosunkach spektralnych promieniowania w zależności od gatunku, odmiany, gęstości siewu, oraz od usytuowania.

## 2. PRZEGLĄD LITERATURY

Architektura form roślinnych kształtowana jest przez sygnały świetlne pochodzące ze środowiska. Procesy kontrolowane przez fotoreceptory wpływają na wysokość roślin, długość międzywęźli, stopień rozgałęzień czy krzewienie u roślin jednolisciennych, stosunek masy korzeni do masy pędu, wielkość, kształt, grubość i kąt ustawienia liści, wielkość chloroplastów (Kasperbauer 1971, Kasperbauer i Hunt 1992, Ballaré i in. 1991, Casal Sánchez 1994).

Podstawowymi zidentyfikowanymi receptorami promieniowania, biorącymi udział w fotomorfogenezie roślin są fitochromy, kryptochromy, fototropiny, LOV-domeny (Briggs i Olney 2001, Devlin i in. 2007). Poszczególne gatunki roślin posiadają zróżnicowaną liczbę fotoreceptorów. U rzodkiewnika pospolitego zidentyfikowano 7 receptorów światła niebieskiego; w tym 2 fototropiny (phot1 i phot2) (Ahmad i in. 2002, Elliot i in. 2004, Fankhauser 2001), 3 kryptochromy, oznaczane

jako: cry1, cry2, cry3 (Ahmad i in. 2002 i 1995, Banerjee i Batschauer 2005, Briggs 1999, Briggs i in. 2001, Briggs i Olney 2001, Fankhauser 2001), 2 LOV-domeny, oznaczone jako białka FKF1 i ZTL (Devlin i in. 2007) oraz 5 fitochromów, kodowanych przez 5 odrębnych genów (Fankhauser 2001, Sharrock i Quail 1989, Clack i in. 1994, Whitelam i Devlin 1997). U roślin jednoliściennych wyodrębniono trzy geny kontrolujące reakcje fitochromowe: *PHYA*, *PHYB* i *PHYC* (Devlin i in. 2007, Mathews i Sharrock 1996, Mathews i Sharrock 1997).

Przypuszcza się, że rośliny mogą posiadać znacznie więcej fotoreceptorów niż dotychczas wykryto i opisano. Przez wiele lat uważano, że światło zielone nie powoduje żadnych niepożądanych reakcji fotomorfogenetycznych. Wyhodowanie mutantów rzodkiewnika oraz zastosowanie promieniowania o dużej mocy z tego zakresu, spowodowało zmianę panującej dotychczas opinii. Wyniki badań fotochemicznych i fotofizjologicznych wykazały bowiem, że światło zielone wpływa na reakcje roślin (Devlin i in. 2007). Stwierdzono, że wywołuje ono elongację hypokotyła u rzodkiewnika (Folta 2004), bierze udział w regulacji transkrypcji plastydów (Dhingra i in. 2006), a nawet wpływa na wzrost biomasy (Sommer i in. 2001). Jednakże do tej pory nie został wyodrębniony fotoreceptor odpowiedzialny za reakcje na promieniowanie z tego zakresu (Devlin i in. 2007).

## 2.1. FITOCHROM

Reakcje fitochromowe jako pierwsi odkryli Borthwick i Hendricks (Borthwick i in. 1952 i 1954), jednak dopiero w 1983 roku doniesiono o oczyszczonym i niezdegradowanym fitochromie otrzymanym w laboratoriach Quaila i Lagarisa (Vierstra i Quail 1983). Pierwszą sekwencję genową fitochromu opublikowano w 2001 roku (Briggs i Olney 2001).

Fitochrom był pierwszym fotoreceptorem częściowo oczyszczonym z tkanek roślinnych (Butler i in. 1959). Jest on molekułą, występującą w dwóch formach, oznaczanych jako  $P_r$  i  $P_{fr}$ , zmieniających się odwracalnie w zależności od rodzaju traktowania jej promieniowaniem z zakresu czerwieni lub dalekiej czerwieni. Forma  $P_r$  absorbuje czerwień (600–700 nm) z maksimum 655–665 nm, a  $P_{fr}$  daleką czerwień (700–750 nm) z maksimum 725–735 nm. Stosunek DC/C określa stan fotostacjonarny fitochromu ( $P_{fr}/P_{tot}$ ) (Quail i in. 1995, Smith 1995). Koncentracja  $P_r$  i  $P_{fr}$  zależna jest od składu spektralnego promieniowania (Smith i Holmes 1977).

Naturalne zacienienie w łąkach daje wysoki stosunek DC/C w porównaniu do naturalnego promieniowania słonecznego otwartej przestrzeni (Doroszewski i in. 2007), ponieważ wysoka absorpcja chlorofilu i innych fotosyntetycznych pigmentów w zakresie widma niebieskiego i czerwonego sprawia, że absorpcja promieniowania w tym zakresie jest wysoka, a w zakresie ponad 700 nm relatywnie niska. Te naturalne zmiany promieniowania są przyczyną odpowiedniego stanu fotostacjonarnego fitochromu, od 0,9 w promieniowaniu słonecznym otwartej przestrzeni do mniej niż 0,1 w gęstym łące (Holmes i Smith 1975).

U rzodkiewnika pospolitego scharakteryzowano pięć fitochromowych genów (*PHYA*, *B*, *C*, *D* i *E*) (Clack i in. 1994, Sharrock i Quail 1989, Whitelam i Devlin 1997), które potwierdzono poprzez homologię u kilku innych gatunków roślin (Adam i in. 1997, Smith 1995). W roślinach okrytozalążkowych zasadniczo występują trzy główne fitochromy: phyA, phyB, phyC (Franklin i Whitelam 2005).

Formy  $P_{fr}$  i  $P_r$  są fotoodwracalne głównie w reakcji klasycznej LFR m.in. przy wydłużaniu liścia, regulacji kwitnienia, syntezie antocyjanin. W każdej z tych reakcji, działania czerwieni są negowane przez daleką czerwień (Briggs i Olney 2001, Kerckhoffs i Kendrick 1997, Ku i Mancinelli 1972, Mancinelli i Rabino 1975). Czynnikiem kształtującym poziom  $P_{fr}$  w reakcji VLFR i HIR jest fitochrom A, a w reakcji LFR - fitochrom B.

Duża zawartość fitochromu A (phyA) występuje przede wszystkim w etiolowanych siewkach (Casal i in. 1997, Quail i in. 1995, Smith 1995) i gwałtownie spada, kiedy są one eksponowane na działanie promieniowania światła białego (Furuja 1989, Somers i Quail 1995a i 1995b). W de-etiolowanych roślinach występuje na bardzo niskim poziomie (Casal i in. 2002, Casal i Sánchez 1994, Smith i in. 1993), a w siewkach owsa zwyczajnego rosnącego na świetle stwierdzono nawet brak tego fitochromu (Johnson i in. 1994).

Forma  $P_{fr}$  nie jest stabilna, powstaje w wyniku degradacji całkowitej zawartości fitochromu po ekspozycji promieniowania z zakresu czerwieni lub promieniowania widzialnego z niskim stosunkiem DC/C (Schmitt i in. 1999). Działanie ciągłe DC przyczynia się do dużego spadku formy  $P_{fr}$ , powodując w ten sposób niski stosunek  $P_{fr}/P_r$ , a jednocześnie prowadzi do powstania bardzo stabilnej formy  $P_r$ . Niemniej bardzo niski stosunek  $P_{fr}/P_r$ , z ok. 3%  $P_{fr}$  jest wystarczający do wywołania odpowiedniej reakcji fotomorfogenetycznej (Mc Nellis i Deng 1995).

PhyA pośredniczy w reakcjach niskoenergetycznych VLFR, powstałych po krótkim impulsie naświetlenia lub po impulsie o ekstremalnie niskim natężeniu (Casal i in. 1997) oraz w reakcjach wysoko energetycznych HIR, wymagających przedłużonego czasu z wysokim napromienieniem, zwłaszcza w dalekiej czerwieni (Casal i in. 1996, Casal i in. 2002, Smith 1995). PhyA inicjuje deetiologię wzrastających siewek poniżej baldachimu w gęstym łanie (Nagatani i in. 1993, Parks i Quail 1993, Yanovsky i in. 1995). Tak zdecydowanie różniące się reakcje VLFR i HIR, regulowane przez phyA, łączy niski poziom  $P_{fr}$  (Casal i in. 1996). PhyA reaguje na zmiany w natężeniu promieniowania, wynikające z obecności sąsiadujących roślin (Yanovsky i in. 1998), a także na zmiany związane z fotoperiodem (Johnson i in. 1994). Fitochrom A promuje kwitnienie roślin po napromienieniu daleką czerwiecią (Lin 2000a), a nie reaguje na działanie promieniowania z zakresu czerwieni (Casal 2000, Neff i Chory 1998).

Z pewnością phyA jest fotoreceptorem rejestrującym obecność DC w środowisku, a następnie pośredniczącym w reakcjach fotomorfogenetycznych, jako odpowiedź na sygnał z tego zakresu widma (Mc Nellis i Deng 1995).

Fitochrom B (phyB), występuje w małych ilościach w etiolowanych tkankach. Posiada bardziej stabilną formę  $P_{fr}$  (Somers i in. 1991), silnie reaguje na zmiany

stosunku DC/C (Mc Nellis i Deng 1995, Yanovsky i in. 1995). Nawet bardzo małe zmiany ilości tego fitochromu powodują duże efekty fotomorfogenetyczne (Casal i Kendrick 1993). Pośredniczy on w deetiolacji siewek w reakcji na ciągłą czerwień, uzupełniając reakcję dalekiej czerwieni w fitochromie A i promuje deetiolację wschodzących siewek w szerokim zakresie promieniowania o zróżnicowanym stosunku DC/C, począwszy od zacielenia liści, aż po pełne promieniowanie słoneczne (Quail i in. 1995, Smith i Whitelam 1997). W warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C następuje redukcja phyB ( $P_{fr}$ ), a jednocześnie następuje inicjacja reakcji określanej jako „syndrom unikania zacielenia”. PhyB odgrywa dominującą rolę w wykrywaniu sąsiedztwa innych roślin (Ballaré 1999), w unikaniu zacielenia (Franklin i Whitelam 2005), odpowiada za przyspieszenie kwitnienia (Motomu i in. 2007), liczebność i powierzchnie liści, wydłużanie pędów (Ballaré i in. 1991 i 1995, Devlin i in. 1999, Franklin i Whitelam 2005) i ogonków liścia (Pierik i in. 2009). Istnieje hipoteza, że phyB kontroluje krzewienie i rozgałęzienia roślin w interakcji z genem *SbTB1* (Kebrom i in. 2006, Kebrom i Brutnell 2007).

Fitochrom B pośredniczy w odwracalnych reakcjach niskoenergetycznych LFR (Botto i in. 1995, Casal i in. 1998, Smith 1995). Odgrywa dominującą rolę u roślin rosnących w białym świetle (Mc Nellis i Deng 1995), uważany jest za fotoreceptor odpowiedzialny za odbiór sygnałów w „szczelinach” łąnu (Schmitt i in. 1999).

Fitochromy A i B uzupełniają się w regulacji kiełkowania i deetiolacji siewek, w reakcjach unikania zacielenia, w reakcjach fotoperiodycznych i kwitnienia (Franklin i Whitelam 2005, Johnson i in. 1994). W siewkach rosnących w świetle zachodzą interakcje pomiędzy phyA i phyB, powodując wzrost hypokotyla jako reakcję na wczesne ostrzeżenie pochodzące z sygnału od sąsiednich roślin (Casal 1996, Yanovsky i in. 1995). Gdy zawartość fitochromu A spada wskutek ekspozycji na promieniowanie w deetiolowanych siewkach, to zawartość fitochromu B wzrasta – odgrywając główną rolę w unikaniu zacielenia w reakcji na DC/C (Quail i in. 1995, Smith 1995, Smith i Whitelam 1997). Fitochrom B po naświetleniu czerwiecią hamuje kwitnienie roślin (Lin 2000a). Ostatnio odkryto, że fitochromy A i B pełnią bardzo ważną funkcję polegającą na pośredniczeniu promieniowania w zakresie czerwonym w promocji wytwarzania aparatów szparkowych (Kang i in. 2009).

Fitochrom C (phyC), podobnie jak fitochrom B (phyB) początkowo określany był jako fitochrom typu II, stabilnej formy  $P_{fr}$  (Somers i in. 1991). Rosnące w ciągłym czerwonym świetle mutanty rzodkiewnika pozbawione phyC, wykazują elongację hypokotyla, co świadczy o udziale tego fitochromu w modulacji wzrostu roślin (Franklin i in. 2003a i 2003b, Monte i in. 2003).

Rolą fitochromu D (phyD) jest określanie zmian w stosunku DC/C. W warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C, bierze on udział w reakcjach unikania zacielenia, polegających na przyspieszeniu kwitnienia, zmniejszeniu liczby liści, wydłużeniu międzywęzła i pędów (Aukerman i in. 1997, Devlin i in. 1998 i 1999, Franklin i in. 2003b, Halliday i in. 1994).

Fitochrom E indukuje kiełkowanie nasion w świetle białym, a zwłaszcza w zakresie czerwieni. Stwierdzono, że phyE odgrywa ważną rolę w inhibicji kiełkowaniu nasion w dalekiej czerwieni (Hennig i in. 2002) oraz pośredniczy w reakcji unikania zacienienia i reaguje na DC/C (Aukerman i in. 1997, Davlin i in. 1998, Franklin i in. 2003b).

Oprócz pełnienia roli detekcji promieniowania, fotoodwracalny fitochrom jest kluczem odgrywającym zdecydowanie najważniejszą rolę w procesie unikania zacienienia. Smith w 1982 roku wysunął hipotezę o percepcji stosunku DC/C jako fundamentalnej funkcji fitochromu (Smith 1982). Charakterystyczną reakcją morfologiczną na promieniowanie o wysokim stosunku DC/C jest wydłużanie pędu, hypokotyła, międzywęźli (Ballaré i in. 1990, Robin i in. 1994), ogonków liściowych (Pierik i in. 2009), liści i liścieni (Robin i in. 1994), redukcja stosunku suchej masy liścia do suchej masy pędu (Casal i in. 1987a). U traw promieniowanie o wysokim stosunku DC/C hamuje krzewienie roślin (Casal i in. 1990). W gęstych stanowiskach redukowane są rozgałęzienia, wzrasta wysokość rośliny, rozwijają się liście w górnych partiach baldachimu łąnu.

Roślina określa obecność sąsiada poprzez monitorowanie sygnału odbitego od zielonych tkanek, charakteryzującego się większym udziałem dalekiej czerwieni w stosunku do czerwieni. Zmiany w ilości dalekiej czerwieni są skorelowane z gęstością i bliskością sąsiednich roślin (Ballaré i in. 1991 i 1987, Kasperbauer 1987, Kasperbauer i Karlen 1986). Spektrum promieniowania w łąnie modyfikowane jest głównie przez absorpcję i odbicie, które są zależne od zawartości chlorofilu w roślinnych organach. W łąnie stosunek DC/C wzrasta wraz ze wzrostem gęstości zielonych roślin (Casal i Smith 1989, Kasperbauer 1971, Kasperbauer i Karlen 1986). Poprzez percepcję stosunku DC/C przez fitochrom, rośliny określają aktualny stopień zacienienia. Jak wykazały przeprowadzone doświadczenia z komosą białą, gorczyką jasną oraz *Datura ferox*, zmiany stosunku DC/C odbierane są we wczesnym stadium rozwoju, jeszcze przed zacienieniem; wzrost stosunku DC/C sygnalizuje zatem nadchodzącą konkurencję (Ballaré i in. 1987 i 1990). Rośliny reagując na ten sygnał wszczynają reakcje unikania zacienienia. Stosunkowo niewielki wzrost ilości DC wywołuje zwiększony wzrost elongacyjny, a nawet negatywną fototropiczną reakcję (wyginanie się od sąsiadujących roślin) (Ballaré 1999). Za reakcję roślin na wysoki stosunek DC/C „shade avoidance response” (Smith 1982), odpowiada przede wszystkim phyB, w mniejszym stopniu udział w tej reakcji biorą fitochromy phyD i phyE (Franklin i in. 2003b, Franklin i Whitelam 2005, Mc Nellis i Deng 1995). Szczególnie podkreśla się, że nawet niewielkie zmiany w stosunku DC/C – powodują znaczne zmiany w fotomorfogenezie (Brown i in. 1995).

Należy też zaznaczyć, że przy wysokim stosunku DC/C znacznie wzrasta aktywność auksyn (IAA19), powodując wydłużanie ogonków liściowych. Przy czym auksyny również biorą udział w procesie unikania zacienienia działając w interakcji z białkiem DELLA (Pierik i in. 2009).

## 2.2. REAKCJE BARDZO NISKO-, NISKO-, WYSOKO ENERGETYCZNE

Uważa się, że reakcje VLFR, LFR, HIR wynikają z relacji natężenia promieniowania i fitochromu. W reakcji VLFR pośredniczy fitochrom A (phyA); jest ona indukowana przez czerwień i daleką czerwień (Botto i in. 1996). Reakcja ta zachodzi przy ekstremalnie niskim natężeniu napromienienia, nawet przy  $10^{-9}$  mol m<sup>-2</sup>, reakcje te powodowane są przez niską koncentrację  $P_{fr}$  i nie wykazują fotoodwracalności DC/C (Smith i Whitelam 1990).

Reakcje kontrolowane przez LFR to m.in. kiełkowanie nasion (Botto i in. 1995 i 1996), przyspieszenie zielenienia roślin (Yanovsky i in. 1997), inhibicja hypokotyła u etiolowanych siewek (Mazzella i in. 1997, Smith 1995), biosynteza antocyjanin zwłaszcza po naświetlaniu czerwiecią (Kerckhoffs i Kendrick 1997). Reakcje LFR regulowane są przez fitochromy stabilne w  $P_{fr}$ : phyB, phyC, phyD, phyE, zachodzą przy napromienieniu 0,1-100  $\mu$ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> i charakteryzują się odwracalnością.

W reakcji HIR zawodzi prawo odwracalności opisane jako:  $i \times t = \text{const}$  ( $i$  – natężenie napromienienia,  $t$  – czas). Promieniowanie ciągłe jest bowiem bardziej efektywne niż promieniowanie krótkotrwałe - pulsacyjne o tych samych wartościach napromienienia całkowitego (Mancinelli i Rabino 1975). Najbardziej jest ono efektywne pod wpływem działania ciągłej dalekiej czerwieci (Casal i in. 1998, Heim i Schäfer 1982, Smith 1995), reakcja ta nazywana jest FR-HIR (Smith 1995). Kontrolowane przez phyA reakcje HIR to m.in. hamowanie kiełkowania nasion (Smith 1995) i inhibicja wydłużania hypokotyła (Mc Nellis i Deng 1995). Jest to reakcja antagonistyczna w stosunku do reakcji unikania zacienienia (Franklin i in. 2005), gdyż reakcja FR-HIR powoduje m.in., że liścienie roślin są bardziej otwarte i powiększone (Mc Nellis i Deng 1995).

W zależności od stosunku DC/C, na który wpływ ma źródło promieniowania, kształtuje się odpowiedni stosunek  $P_{fr}/P_{tot}$ . Im więcej jest dalekiej czerwieci, a mniej czerwieci tym stosunek ten jest niższy. Determinuje on wiele fotomorfoz roślinnych, odzwierciedlając relacje pomiędzy daleką czerwiecią i czerwiecią. Relacja pomiędzy  $P_{fr}$  a  $P_{tot}$  waha się od 0,04 (w promieniowaniu DC) do 0,8 (w promieniowaniu C). W naturalnym promieniowaniu słonecznym w zależności od wysokości słońca i zawartości pary wodnej w atmosferze, stosunek ten wynosi 0,59–0,62, a w łanie pod liśćmi np. buraków 0,06-0,1 (Holmes i Smith 1975).

Reakcja VLFR zachodzi, gdy stosunek  $P_{fr}/P_{tot}$  jest bardzo niski, natomiast wyższy stosunek  $P_{fr}/P_{tot}$  konieczny jest do indukcji reakcji LFR (Casal i in. 1998). Jak podkreślają Casal i in. (1998) w reakcji VLFR, bardzo wrażliwej na zmiany  $P_{fr}$ , małe zmiany mogą być wywołane nawet przez „bezpieczne” promieniowanie z zakresu zieleni.

W warunkach laboratoryjnych, a zwłaszcza w warunkach naturalnych występują efekty promieniowania ciągłego HIR. Casal i Smith (1988a i 1988b) sugerują, że miejscem percepcji fotoreceptora są raczej liście niż wzrostowe części międzywęzła. Zwrócili też uwagę, że nie tylko ostatnie napromienienie przed ciemnym

okresem ma wpływ na efekt fotomorfogenetyczny, ale poprzednie napromienienia również odgrywają znaczącą rolę w tych efektach.

## 2.3. FOTORECEPTORY ŚWIATŁA NIEBIESKIEGO

### 2.3.1. Kryptochrom

W reakcjach roślinnych na promieniowanie z zakresu widma niebieskiego (400–500 nm) i ultrafioletowego (UV-A – 315–400 nm, UV-B – 290–315 nm) pośredniczą fotoreceptory – kryptochromy. Wykazując maksimum reakcji w zakresie 390–480 nm, z nie ostrym pikiem przy 450 nm (Ahmad i in. 2002, Cashmore 1997).

Jako pierwszy nazwy kryptochrom użył dla tego niebieskiego fotoreceptora Gressel w 1979 roku (Gressel 1979), a wyizolowany fotoreceptor otrzymali czternaście lat później Ahmad i Cashmore (1993).

Kryptochromy cry1 i cry2 są zlokalizowane w jądrach komórkowych (Cashmore i in. 1999, Guo i in. 1999, Kleiner i in. 1999). Wykrycie kryptochromu było możliwe po otrzymaniu mutantu ogórka *HY4*, wykazującego wydłużony hypokotyl w warunkach promieniowania w zakresie niebieskim (Lin 2004). Został też zidentyfikowany kryptochrom cry3, zlokalizowany w chloroplastach, regulujący ekspresję genów (Banerjee i Batschauer 2005).

Kryptochrom u większości badanych gatunków zawiera zróżnicowaną liczbę genów. Występuje w trzech formach: cry1, cry2, cry3, kodowanych przez geny, *CRY1*, *CRY2*, *CRY3* (Ahmad i in. 1995, Banerjee i Batschauer 2005, Cashmore i in. 1999, Lin i in. 1996a i 1996b, Lin i in. 1998). Kryptochromy są białkami obecnymi we wszystkich organach i tkankach roślin rosnących w ciemności i w świetle (Lin i in. 1996a i 1996b, Lin i in. 1998).

Najbardziej znaną reakcją kryptochromu jest inhibicja wydłużenia hypokotyła (Ahmad i in. 1995, Ahmad i in. 2002, Cashmore i in. 1999, Christie i Briggs 2001, Libenson i in. 2002, Lin 200b i 2004, Lin i in. 1995, Mc Nellis i Deng 1995, Tretyn i Wiśniewska 1999). Kryptochromy stymulują reakcje roślin takie jak: ekspansja liści, otwieranie się liścieni (Lin 2004, Lin i Shalitin 2003, Mc Nellis i Deng 1995), fotoperiodyczne kwitnienie roślin (Ahmad 1999, Ahmad i Cashmore 1996 i 1997, Cashmore i in. 1999, Bagnall i in. 1996, Lin 2000b i 2004), regulują wytwarzanie antocyjanin (Cashmore i in. 1999), promują rozwój aparatów szparkowych (Kang i in. 2009) oraz pośredniczą w ich zamykaniu (Negash i Björn 1986). Jak podkreślają Franklin i Whitelam (Franklin i Whitelam 2005), redukcja promieniowania fotosyntetycznie czynnego oraz w zakresie niebieskim odgrywa ważną rolę w unikaniu zacienienia w gęstych zbiorowiskach, powodując wydłużanie hypokotyła m.in. poprzez wzrost aktywności auksyn (IAA19) (Pierik i in. 2009).

Kryptochrom cry1 jest fotoreceptorem, który odgrywa bardzo ważną rolę zwłaszcza w deetiolacji, hamując wydłużanie hypokotyła oraz uruchamiając wewnętrzny zegar (Lin 2000b i 2004, Neff i Chory 1998).



Jak podaje Lin (2000b) kryptochrom cry2 uczestniczy w reakcjach fotomorfo-genetycznych, zwłaszcza przy niskim natężeniu promieniowania w zakresie niebieskim, we wczesnym rozwoju siewek w czasie deetioloacji roślin, działa jako inhibitor elongacji hypokotyła, reguluje kwitnienie roślin (Christie i Briggs 2001, Guo i in. 1998, Lin 2000b i 2004, Motomu i in. 2007) i odbiera sygnały fotoperiodyczne (Christie i Briggs 2001). Przy wysokim natężeniu promieniowania ekspresja *CRY2* gwałtownie spada (Lin i in. 1998).

Cry1 i cry2 różnią się m.in. w reakcji na natężenie napromienienia z zakresu niebieskiego (Christie i Briggs 2001). Działania cry2 uwidaczniają się przy niskim natężeniu napromienienia (poniżej  $10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), a cry1 funkcjonuje podczas wyższego natężenia (Christie i Briggs 2001).

Zakres UV-B oraz czerwień wywołują reakcje otwierania liści, wykazując współpracę fitochromu B z cry1 i cry2 (Boccalandro i in. 2001).

Kryptochromy razem z fitochromami promują wytwarzanie aparatów szparkowych (Kang i in. 2009), regulują kwitnienie roślin (Tretyn i Wiśniewska 1999), reagują na długość naświetlenia, przy czym jak podaje Somers i in. (Somers i in. 1998) wewnętrzny ich zegar charakteryzuje się bardzo dużą dokładnością.

### 2.3.2. Fototropina

Drugą grupą fotoreceptorów, które absorbują zakres widma niebieskiego i UV-A są fototropiny (phot1 i phot2), regulujące fototropizm roślin (Ahmad i in. 2002, Elliot i in. 2004). Promieniowanie niebieskie stymuluje wygięcie pędów roślin w kierunku światła (Briggs i Christie 2002, Lin 2000b). Fototropiny pośredniczą w kontroli ruchu chloroplastów, polegającej na unikaniu silnego napromienienia (Ahmad i in. 2002, Briggs i Olney 2001, Jarillo i in. 2001, Kagawa i Wada 2002, Libenson i in. 2002, Lin 2000b), uczestniczą w reakcji otwierania aparatów szparkowych (Libenson i in. 2002) oraz w ekspansji liścia (Takemiya i in. 2005). Wszystkie te reakcje optymalizują fotosyntezę, biorąc udział w efektywnym przechwytywaniu energii oraz w redukcji fotouszkodzeń. Przy niskiej intensywności promieniowania niebieskiego ( $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) odnotowano wzrost świeżej masy roślin rzodkiewnika, świadczący o efektach promujących wzrost przez fototropiny, przy bardzo niskiej fotosyntetycznej aktywności (Takemiya i in. 2005).

Fototropina phot1 odpowiada za odpowiednie ustawienie liści, celem osiągnięcia optymalnej fotosyntezy i wzrostu roślin (Shinichiro i in. 2008). Phot1 jest sensorem działającym przy niskim natężeniu napromienienia, odgrywającym istotną rolę w przemieszczaniu chloroplastów (Lin 2002, Sakai i in. 2001). Jest receptorem zaangażowanym w szybką inhibicję elongacji hypokotyła.

Fototropina phot2 działa w warunkach wysokiego natężenia napromienienia i pośredniczy w reakcji unikania tego promieniowania przez chloroplasty, zapobiegając uszkodzeniom mechanizmu fotosyntetycznego (Jarillo i in. 2001, Kagawa i in. 2001, Lin 2002, Sakai i in. 2001).

Fotomorfo-genetyczną reakcją fototropin na promieniowanie niebieskie jest gwałtowna inicjacja inhibicji hypokotyła (Folta i Spadling 2001).

Promieniowanie w zakresie niebieskim o wartości  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  osłabia fototropizm poprzez antagonistyczne działanie fototropiny i kryptochromu, natomiast poniżej  $1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  zachodzi interakcja wspierająca reakcje fototropiczne (Whippo i Hangarter 2003).

### 2.3.3. LOV-domeny

Trzecią klasą fotoreceptorów, których celem jest m.in. wykrywanie promieniowania niebieskiego i UV-A jest jedna z grup LOV-domen (Light, Oxygen, Voltage) zawierająca białka. Jeden z fotoreceptorów (Zeitlupe, ZTL), kieruje cyklami dobowymi oraz procesem kwitnienia, natomiast (FKF1) jest niezbędny do pomiaru długości dnia, wykazuje aktywność w detekcji dnia długiego, co stwierdzono u rzodkiewnika (Devlin i in. 2007, Imaizumi i in. 2003, Kim i in. 2007, Thomas 2006).

## 2.4. REAKCJE ROŚLIN NA NAPROMIENIENIE

Stosując kombinacje różnych źródeł promieniowania, uzyskuje się zróżnicowany skład spektralny, a tym samym różne efekty fotomorfo-geniczne. Zwiększenie udziału DC w promieniowaniu fotosyntetycznie czynnym powoduje, że rośliny są wyższe, powierzchnie liści mniejsze, zmniejsza się liczba liści i stosunek masy liści do masy pędu (Brown i in. 1995, Górski i in. 1988, Inada i Matsuno 1985).

Oprócz efektów fotomorfo-genicznych wywołanych promieniowaniem z zakresu DC, istotną rolę w fotomorfo-geniezie odgrywa również promieniowanie z zakresu niebieskiego. Promieniowanie to (np. świetlówek) sprawia, że powierzchnia liści jest mniejsza w porównaniu do liści roślin otrzymujących promieniowanie emitowane z lamp sodowych, ze stosunkowo dużą ilością promieniowania w zakresie żółtym i czerwonym (Brown i in. 1995). Korzystny efekt można uzyskać poprzez dodanie małej dawki promieniowania z zakresu niebieskiego do promieniowania żółtego i czerwonego. Niewielka bowiem ilość promieniowania z tego zakresu determinuje wiele reakcji fotomorfo-genetycznych: wywołuje inhibicję hypokotyła, stymuluje ekspansję liścieni, reguluje kwitnienie roślin i otwieranie aparatów szparkowych, wywołuje reakcje fototropiczne, wpływa na ekspresję genów (Casal i Smith 1988b, Lin 2000b).

Promieniowanie z zakresu C pochłaniane jest przez chlorofil, natomiast promieniowanie z zakresu DC jest odbijane i transmitowane przez liście, powodując znaczny wzrost ilości DC w otoczeniu roślin (Doroszewski i Kozyra 2001, Merzlyak i Gitelson 1995). We wczesnym stanie rozwoju ładu, kiedy wzajemne zacienienie roślin jest małe, stosunek DC/C na powierzchni horyzontalnej, jak i na otwartej przestrzeni jest niski. Pierwszy sygnał świadczący o obecności roślin sąsiednich powstaje z chwilą zwiększenia udziału DC. Wraz ze wzrostem roślin, wzrasta liczba liści,

następuje wzrost promieniowania odbitego w zakresie DC, w konsekwencji występuje wzrost stosunku DC/C. Te „wczesne ostrzeżenia” będące sygnałami wysyłanymi przez sąsiadów (wzrastający stosunek DC/C), odbierane są przez fitochrom, zlokalizowany szczególnie obficie w komórkach koleoptyla, co zaobserwowano u etiolowanych siewek owsa zwyczajnego (Verbelen i in. 1982).

Rośliny rywalizują przede wszystkim o jak najlepsze warunki promieniowania w czasie ontogenezy. Najpierw następuje wzrost wydłużeniowy organów najszybciej otrzymujących sygnały o sąsiedztwie, a więc umiejscowionych pionowo pędów, a następnie liści ułożonych horyzontalnie (Ballaré i in. 1987 i 1991, Libenson i in. 2002). Promieniowanie o wysokim stosunku DC/C powoduje, że poziom fitochromu w formie  $P_{fr}$  jest niski, a tym samym wywoływana jest reakcja unikania zacienienia, polegająca przede wszystkim na promocji wydłużania międzywęźli (Casal i Smith 1989). Wzrost łanu powoduje wzrost stopnia wzajemnego zacienienia, wyrażającego się redukcją natężenia promieniowania; w większym stopniu fal krótszych, w mniejszym fal dłuższych. Występujący niski poziom promieniowania w zakresie niebieskim jest także czynnikiem zwiększającym reakcję unikania zacienienia. Główną rolę w detekcji sąsiadujących roślin odgrywa fitochrom B (Ballaré i in. 1991).

Zwiększenie gęstości roślin powoduje wzrost zacienienia, przede wszystkim zmniejsza się ilość promieniowania fotosyntetycznie czynnego, ale również zmienia ulega stosunek DC/C (Holmes i Smith 1977a i 1977b). Im zagęszczenie roślin w łanie jest większe tym stosunek DC/C jest wyższy (Kasperbauer i Karlen 1986), zwłaszcza w dolnych partiach łanu.

W wyniku zmian składu spektralnego promieniowania poprzez zacienienie lub odpowiednie usytuowanie rzędów następują zmiany w morfologii roślin. Rośliny rosnące w rzędach zorientowanych w kierunku N-S oraz otrzymujące rano i wieczorem promieniowanie ze stosunkiem DC/C kilkakrotnie wyższym, wykazują znaczne wydłużenie pędów niż rośliny rosnące w rzędach usytuowanych w kierunku W-E (Kasperbauer i in. 1984, Lecharny 1979, Morgan i Smith 1979 i 1976). Fasola zwykła rosnąca w rzędach o orientacji N-S, w warunkach promieniowania o zwiększonym stosunku DC/C, wytworzyła większą masę pędów i nasion w porównaniu do roślin rosnących w rzędach o kierunku W-E, o niższym stosunku DC/C (Kaul i Kasperbauer 1988).

Jęczmień, kukurydza i słonecznik otrzymujące promieniowanie o zwiększonym stosunku DC/C wytwarzały dłuższy pęd główny (Davis i Simmons 1994a, Kasperbauer i Karlen 1994, Libenson i in. 2002). W tych warunkach pędy kukurydzy wytworzyły również mniejszą ich średnicę (Kasperbauer i Karlen 1994). Długość pędu jest ściśle skorelowana ze stosunkiem  $P_{fr}/P_{tot}$  i jest to zależność liniowa; im stosunek  $P_{fr}/P_{tot}$  jest niższy, tym tempo wydłużania pędu jest większe (Child i Smith 1987). Pęd gorczyca wydłuża się wraz ze wzrostem napromienienia do wartości  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , natomiast dalszy wzrost natężenia napromienienia powoduje, że przyrosty są coraz mniejsze (Child i Smith 1987).

Liście jęczmienia, pszenicy, kukurydzy, tytoniu i kostrzewy, otrzymujące promieniowanie o zwiększonym udziale DC były dłuższe niż roślin przy niższym stosunku DC/C (Davis i Simmons 1994a, Kasperbauer i Karlen 1986 i 1994, Kasperbauer i Peaslee 1973). Rośliny kukurydzy, tytoniu oraz kostrzewy trzcinowatej, otrzymujące promieniowanie o zwiększonym stosunku DC/C wykształciły liście węższe i o mniejszej powierzchni (Kasperbauer i Karlen 1994, Kasperbauer i Peaslee 1973, Wherley i in. 2005). Kostrzewa trzcinowata w tych warunkach promieniowania zareagowała wykształceniem znacznie cieńszych liści w stosunku do roślin rosnących w pełnym świetle, natomiast nie stwierdzono różnic w procentowym udziale mezofilu i epidermy w liściach tych roślin (Wherley i in. 2005). Zdecydowanie niższy był też stosunek masy liści do masy pędu u kukurydzy i soi, rosnących przy wysokim stosunku DC/C (Kasperbauer i in. 1984, Kasperbauer i Karlen 1994). Jęczmień w takich warunkach wytwarzał też mniejszą liczbę liści (Davis i Simmons 1994a).

Redukcję krzewienia przy dużym zagęszczeniu roślin obserwowano u kilku gatunków z rodziny wiechlinowatych: pszenicy (Casal 1988, Kasperbauer i Karlen 1986, Puckridge 1968), jęczmienia (Davis i Simmons 1994b, Kirby i Faris 1972), rajgrasu (Casal i in. 1986 i 1987b, Deregibus i in. 1983, Kays i Harper 1974) i kostrzewy (Liddle i in. 1982, Wherley i in. 2005). W kontrolowanych warunkach wykazano, że wzrost stosunku DC/C może istotnie zmniejszyć krzewienie życicy (Casal i in. 1985, Deregibus i in. 1983 i 1985), rozgałęzienie koniczyny (Robin i in. 1994). Zwiększanie gęstości siewu życicy wielokwiatowej i *Paspalum dilatatum*, powodowało znaczne ograniczenie krzewienia, liczby liści oraz przyspieszenie kwitnienia, natomiast dodatkowe dodawanie czerwieni nie powodowało zwiększenia liczby pędów (Casal i in. 1986).

Zwiększanie zagęszczania ładu pszenicy powoduje u roślin istotne zmniejszenie: liczby kłosów, ziaren, masy 1000 ziaren, masy słomy, stosunku masy ziaren do masy słomy (Kasperbauer i Karlen 1986). Podobnie na zwiększony stosunek DC/C reagował słonecznik, wytwarzając plon o zmniejszonej masie jak i liczbie ziaren (Libenson i in. 2002).

Rośliny tytoniu, traktowane DC wytworzyły mniejszą masę korzeniową w porównaniu do roślin traktowanych C (Kasperbauer 1971). Podobnie zareagowała kostrzewa rosnąca w stanowiskach zacienionych przez liście drzew w porównaniu do roślin rosnących w pełnym świetle (Wherley i in. 2005). Reakcją na dodawanie DC w ciągu dnia jak i w czasie przed okresem ciemnym u soi i pszenicy był wzrost stosunku masy pędów do masy korzeni w porównaniu do roślin traktowanych dodatkową C (Kasperbauer i in. 1984, Kasperbauer i Karlen 1986). Podobne relacje stwierdzono u kukurydzy rosnącej w zróżnicowanej gęstości, gdzie w stanowiskach otrzymujących promieniowanie o wyższym stosunku DC/C obserwowano zwiększenie udziału stosunku biomasy pędów względem korzeni (Kasperbauer i Karlen 1994).

Zróżnicowany skład spektralny wpływa na procesy fizjologiczne roślin. Zarówno krótki błysk DC przed fazą ciemną jak i ciągła DC w ciągu dnia wraz ze światłem

białym, jak też DC zastosowana po C, powodowały redukcję koncentracji chlorofilu w pełni rozwiniętych liściach tytoniu (Casal i in. 1990, Kasperbauer i Hamilton 1984, Kasperbauer i Peaslee 1973). Zmniejszoną zawartość chlorofilu stwierdzono też u kostrzewy, rosnącej w stanowiskach zacienionych przez liście drzew w porównaniu do roślin rosnących w pełnym świetle (Wherley i in. 2005). Badania prowadzone na gorczycy z promieniowaniem monochromatycznym wykazały, że fitochrom kontroluje biosyntezę chlorofilu. Promieniowanie z zakresu C powodowało znaczny wzrost biosyntezy chlorofilu *a* oraz w mniejszym stopniu chlorofilu *b*. Natomiast promieniowanie DC powodowało niewielki przyrost chlorofilu *a* oraz brak chlorofilu *b*. Promocja biosyntezy chlorofilu po naświetleniu C była znoszona po traktowaniu DC (Oelze-Karow i Mohr 1978).

Wzbogacanie promieniowania o dodatkową DC w ciągu kilku minut przed okresem ciemnym, zmniejszało liczbę aparatów szparkowych na dolnej i górnej powierzchni liści tytoniu w porównaniu do roślin doświetlanych dodatkową C (Kasperbauer i Peaslee 1973). Wpływ składu spektralnego na otwieranie się aparatów szparkowych badano u grochu zwyczajnego, bobu i pelargonii. Największy stopień otwarcia aparatów obserwowano po napromienieniu B i C. Zastosowanie układu, w którym traktowano rośliny najpierw C lub B zakresem promieniowania a następnie DC, powodowało mniejszy stopień otwarcia aparatów szparkowych (Roth-Bejerano i Itai 1987).

Zróżnicowany skład spektralny promieniowania powodował też, że soja otrzymująca promieniowanie o wyższym stosunku DC/C wskutek usytuowania rzędów w kierunku N-S, wytworzyła znacznie mniej brodawek korzeniowych, niż otrzymująca promieniowanie o niższym stosunku DC/C, w rzędach zorientowanych w kierunku W-E (Kasperbauer i in. 1984).

Kilkuminutowa ekspozycja DC przed okresem ciemnym powodowała, że chloroplasty w liściach tytoniu zawierały mniejsze grana oraz obserwowano większą zawartość cukru, niż po podobnym traktowaniu C (Kasperbauer i Hamilton 1984). U kostrzewy, rosnącej w zacienionych stanowiskach stwierdzono cieńsze grana chloroplastu w porównaniu do roślin rosnących w pełnym świetle (Wherley i in. 2005).

Skład spektralny promieniowania odbitego od roślin zależy też od stanu ich zdrowotności. Refleksja promieniowania od zainfekowanych przez grzyb *Pisolithus tinctorius* roślin *Pinus ellotti* była o 4% niższa w zakresie zielonym (510–560 nm) i o 10% niższa w zakresie powyżej 700 nm w porównaniu do roślin zdrowych (Cibula i Carter 1992).

Oprócz badań związanych z reakcją pędów nadziemnych na promieniowanie z zakresu DC i C, prowadzono również badania nad wpływem zróżnicowanego promieniowania na korzenie. Wzrost stosunku DC/C w promieniowaniu docierającym do roślin ponad powierzchnią gleby, powodował u 12 klonów kostrzewy czerwonej zmniejszenie całkowitej masy korzeni. Liczba korzeni była także większa u roślin traktowanych promieniowaniem o niskim stosunku DC/C (Pecháčková 1999).

W badaniach prowadzonych w kulturach *in vitro* nad korzeniami włośnikowymi chrzanu pospolitego wykazano, że promieniowanie w zakresie bliskiego UV (350–400 nm), B (440–460 nm) i C (600–680 nm) indukowało powstawanie korzeni. Natomiast DC (730 nm) hamowała promocyjne efekty UV, B i C. Rezultaty te świadczą o reakcjach fitochromowych w korzeniach włośnikowych chrzanu (Saitou i in. 1993).

Z przeprowadzonych doświadczeń w warunkach promieniowania naturalnego oraz w warunkach ze stymulowanym zacienieniem (z dodatkową DC) wynika, że rośliny z rodzaju: komosy, starca, gorczyca, pokrzywy, wierzbówki, wykazywały większe wydłużenie pędów oraz mniejsze stosunki suchej masy liści do masy pędów w porównaniu do roślin otrzymujących promieniowanie o niskim stosunku DC/C. W wielu przypadkach relacje pomiędzy tymi fotomorfozami a stanem fotostacjonarnym fitochromu można było opisać regresją prostoliniową (Morgan i Smith 1979, 1976 i 1978).

Ocena wpływu zredukowanego krzewienia roślin na plon jest bardziej złożona. Na przykład u sorgo, plon ziarna z rozkrzewionych roślin jest niższy niż z roślin z pojedynczym pędem znajdującym się w gęstym łanie, przypuszczalnie z powodu energii zużytej na wyprodukowanie pędów (Lafarge i in. 2002). Podobnie u jęczmienia, usunięcie wegetatywnych pędów zwiększa plon ziarna i słomy (Elalaoui i in. 1988, Gu i Marshall 1988). Odwrotna relacja występuje u ryżu, wysokie krzewienie powoduje większy plon w porównaniu do roślin słabo krzewiących się (Wu i in. 1998). U większości roślin syndrom unikania zacienienia (SAS) powoduje zmniejszenie liczby pędów w warunkach wysokiego zagęszczenia roślin oraz zmniejszenie plonu.

Krzewienie roślin jednoliściennych kodowane jest przez geny *MAX1*, *MAX2*, *MAX3* i *MAX4* a ich ekspresja może być regulowana przez auksyny (Johnson i in. 2006). Niektóre auksyny wpływają na redukcję krzewienia (Foo i in. 2005, McSteen i Leyser 2005), podczas gdy u rzodkiewnika nie stwierdzono redukcji rozgałęzień (Bainbridge i in. 2005). Ponadto auksyny wpływają na zmiany architektury łanu poprzez reakcje na zacienienie roślin (Morelli i Ruberti 2000 i 2002). Jest bardzo prawdopodobne, że sposób krzewienia odegrał ważną rolę w hodowli traw, w aspekcie selekcji pozytywnej jak i negatywnej, polegającej na ograniczeniu (np. u kukurydzy) bądź na wzroście krzewienia (np. ryżu) (Fellner i in. 2003, Kebrom i Brutnell 2007). Doust i in. (2004) stwierdzili, że wśród gatunków traw mogły wykształcić się wielorakie mechanizmy regulacji krzewienia, tolerujące lub reagujące zmniejszeniem krzewienia na zacienienie wynikające z sąsiedztwa roślin.

Inną spektakularną reakcją SAS jest indukcja kwitnienia, która jest kompleksowym procesem, integrującym czynniki środowiskowe m.in. temperaturę i fotoperiod (Tretyn i Kopcewicz 1999) z endogenicznymi regulatorami wzrostu i rozwoju roślin jakimi są gibereliny. Wysoki stosunek DC/C zwiększa wrażliwość roślin na kwas giberelinowy (GA) (López-Juez i in. 1995, Weller i in. 1994) oraz powoduje wzrost produkcji form bioaktywnych gibereliny (Beall i in. 1996). Wysoki stosunek

DC/C indukuje przyspieszenie kwitnienia roślin (Thomas 2006). U rzodkiewnika skład spektralny przekazywany jest m. in. przez fitochrom B, a sygnał świetlny przez białka zlokalizowane w jądrze komórki. Białko jądrowe odpowiedzialne za proces kwitnienia określane jest jako *PFT1*. Jak wykazali Cerdán i Chory (Cerdán i Chory 2003) w zacienionych warunkach mutanty *pft1* kwitły znacznie później niż dzikie osobniki, natomiast u podwójnych mutantów *phyBpft1* kwitnienie zostało całkowicie zahamowane.

Wzrost stosunku DC/C w promieniowaniu otrzymywanym przez rośliny powoduje wzrost wielkości stężeń endogennych hormonów roślinnych giberelin i auksyn, co prowadzi do zwiększenia ich aktywności, przyczyniając się do wydłużenia międzywęźli (Beall i in. 1996, Kong i in. 2004, Kurepin i in. 2006b i 2007, Vandebussche i in. 2005 i 2003). Hormonom roślinnym przypisuje się też odgrywanie ważnej roli w unikaniu zacienienia (Morelli i Ruberto 2000), chociaż jak podkreślają Pierik i in. (2009) nie są to dowody dostateczne. Ważną rolę w procesie unikania zacienienia stanowi etylen. Wzrost stężenia tego gazu w atmosferze świadczy o obecności w bliskim sąsiedztwie innych roślin.

#### 2.4.1. Promieniowanie odbite

Ważną rolę w składzie spektralnym promieniowania odbitego od podłoża odgrywają resztki roślinne, bądź materiały innego pochodzenia znajdujące się na powierzchni gleby (Hunt i in. 1989, Kasperbauer i Hunt 1987). Poprzez dobór materiału pokrywającego glebę można uzyskać odpowiedni skład spektralny promieniowania odbitego.

Reakcją cebuli po zastosowaniu promieniowania o najwyższym stosunku DC/C (1,1:1) było wytworzenie największej liczby bulw. Proces ich tworzenia zachodził znacznie szybciej (Mondal i in. 1986).

Przeprowadzony eksperyment z roślinami rozłogowymi z wykorzystaniem zielonych lusterek, umieszczonych po północnej stronie roślin, wykazał małe różnice w liczbie rozgałęzień, we wzroście stolonów, długości międzywęźli, kierunku wzrostu i w rozmieszczeniu biomasy. Nie było podstaw do stwierdzenia, że rośliny te unikały symulowanego sąsiedztwa. Tylko rośliny gajowca żółtego wyprodukowały mniejszą biomasę w reakcji na zwiększoną DC. Istotna różnica w liczbie rozgałęzień pomiędzy stanowiskiem z otwartą przestrzenią a stanowiskiem z lustrami wystąpiła u koniczyny białej i tojeści rozesełanej. Oba te gatunki wytworzyły mniej rozgałęzień od strony lusterek z wysokim promieniowaniem w DC. Na 6 gatunków rozłogowych wszystkie zareagowały wykrzywieniem o kilka stopni pierwszego międzywęźla od lusterek odbijających promieniowanie o wysokim stosunku DC/C, ale istotna różnica wystąpiła jedynie u tojeści rozesełanej. Wysoki stosunek DC/C nie zmienił długości międzywęźli oprócz koniczyny białej, które były nawet niższe przy lustrze od tych z otwartej przestrzeni z wysokim stosunkiem DC/C. Rośliny koniczyny białej i tojeści rozesełanej wyprodukowały mniejszą biomasę od strony lusterek w porównaniu

do strony otwartej. Generalnie można uznać, że sześć rozłogowych gatunków nie wykazywało dużych zmian na promieniowanie o wysokim stosunku DC/C. Przedstawione wyniki świadczą, że rozłogowe rośliny być może są mało wrażliwe na wysoki stosunek DC/C oraz, że percepcja promieniowania odbitego od luster przez horyzontalnie rozwijające się rośliny była zbyt mała (Leefflang 1999).

Wpływ promieniowania odbitego od pionowych płyt pokrytych barwnymi foliami, aluminium oraz pomalowanych na czarno, badano u gryki. Stwierdzono wydłużenie hypokotyła oraz I międzywęzła przy foliach z promieniowaniem o najwyższym stosunku DC/C (Doroszewski i in. 1991).

## 2.5. PROMIENIOWANIE SŁONECZNE W WARUNKACH NATURALNYCH

Penetracja promieni słonecznych przez baldachim roślinny oraz absorpcja promieniowania przez liście i łodygi są kluczowym elementem w modelach opisujących fotosyntezę w aspekcie wzrostu i rozwoju roślin.

Czynnikami kształtującymi rozkład promieniowania w łanie jest m.in. rozstawa rzędów (Stewart i in. 2003) i gęstość roślin w rzędzie (Górska 1975), a także kierunek rzędów (Kasperbauer i in. 1984). Próbę trójwymiarowego opisu określającego transmisję i absorpcję promieniowania słonecznego fotosyntetycznie czynnego przedstawiono za pomocą matematycznego modelu dla roślin kalafiora, rosnących w różnej rozstawie rzędów (Röhrig i in. 1999). Stewart i in. (Stewart i in. 2003) przedstawili rozkład promieniowania PAR w łanie kukurydzy – w poprzek rzędów, stwierdzając, że istotny wpływ mają LAI i kąt padania promieni słonecznych. Badania uwzględniające różną rozstawę roślin i pomiary typu wertykalnego wykazały, że wraz ze zmniejszeniem rozstawy promieniowanie PAR w łanie było mniejsze, osłabienie promieniowania nie wykazywało jednak zależności liniowej (Górska 1975). Podobny efekt zmniejszający penetrację promieniowania PAR otrzymano w doświadczeniu z bawełną. W wierzchołkowych partiach (20 międzywęzła) rejestrowano 100% tego zakresu promieniowania, a na wysokości ósmego międzywęzła jedynie kilka procent (Reta-Sánchez i Fowler 2002).

Promieniowanie PAR pochłaniane jest przede wszystkim przez roślinne barwniki fotosyntetyczne – chlorofile i karotenoidy. Chlorofil *a* wykazuje spektralną absorpcję promieniowania głównie przy: 410, 430 oraz 660 nm, natomiast chlorofil *b* przy: 430, 455 oraz 640 nm. Karotenoidy wykazują maksymalne absorpcje promieniowania przy długości fali 450 nm (French 1961). Ze względu na absorpcję promieniowania przez te barwniki, zakres PAR dzielony jest na aktywne pasma: od 400 do 500 nm (niebieski) i od 600 do 700 nm (czerwony). Zakres promieniowania od 500 do 600 nm (zielony) uważany jest za nieaktywny dla wzrostu i rozwoju roślin (Bell i in. 2000). Zakres 700–800 nm odgrywa ważną rolę w fotomorfogenezie (Casal i Sánchez 1994, McMahon i in. 1991).



Jak przedstawiono uprzednio w rozdz. 2, rozwój roślin determinowany jest przez barwniki fotomorfogeniczne: fitochrom, kryptochrom, fototropinę czy LOV-domeiny. Zakres promieniowania fotosyntetycznego w znacznym stopniu pokrywa się z promieniowaniem odbieranym przez fotomorfogeniczne receptory. Jednakże absorpcja promieniowania przez krytochromy i fototropiny przesunięta jest nieco w kierunku fal krótszych, a fitochromu w kierunku fal dłuższych, nie biorących udziału w fotosyntezie. Baldachim roślinny redukuje promieniowanie fotosyntetycznie czynne jak również zmienia jego skład spektralny, a zatem jednocześnie wpływa na fotosyntezę i na fotomorfogenezę roślin. Skład spektralny oraz natężenie promieniowania pod baldachimem ulegają radykalnym zmianom, w zależności od gęstości, wysokości, ulistnienia, krzewienia, rozgałęzienia czy rozłożystości roślin.

W części widma słonecznego, szczególnie interesującej ze względu na reakcje fitochromowe (600-750 nm), występuje kilka pasm absorpcji (Kondrateev 1969, Robinson 1966): szerokie pasmo ozonu zwane pasmem Chappuis z maksymalnym pochłanianiem przy ok. 600 nm, pasmo pary wodnej z maksimum ok. 720 nm (pasmo  $\alpha$ ) oraz pasmo tlenu cząsteczkowego, gdzie wyróżnia się silne pasmo A, pochłaniające promieniowanie ok. 760 nm i słabe pasmo B, pochłaniające promieniowanie ok. 690 nm.

Zakres absorpcji fitochromu w formie  $P_r$  (ok. 660 nm) znajduje się więc w obszarze pochłaniania promieniowania przez ozon atmosferyczny, zaś w formie  $P_{fr}$  w paśmie absorpcji przez parę wodną. Pasma tlenu A i B położone są peryferyjnie względem absorpcji promieniowania przez fitochrom (Kondrateev 1969, Robinson 1966). Najważniejszą rolę w kształtowaniu składu spektralnego promieniowania w przedziale 600–750 nm i tym samym występowania form fitochromu powinno odgrywać pasmo ozonu (Chappuis) i pary wodnej (pasmo  $\alpha$ ).

Najważniejsze dla procesu fotomorfogenezy są zmiany zachodzące w atmosferze bezpośrednio przed zmrokiem, bowiem reakcje fotomorfogenetyczne przebiegają stosownie do promieniowania, które wystąpiło jako ostatnie przed okresem ciemnym (Górski 1973, Kasperbauer 1971, Kasperbauer i in. 1984). Należy zauważyć, że przy końcu dnia, wartości stosunku DC/C są zmienne (Górski 1973), co ma duży wpływ na morfologię roślin (Casal i Smith 1989, Kasperbauer 1971, Smith 1982). Przy niskich położeniach Słońca różnice w składzie spektralnym są największe ze względu na duże masy optyczne gazów absorbujących promieniowanie (Doroszewski i in. 2007).

Cykl roczny stosunku DC/C jest pochodną cyklu ozonowego i pary wodnej (Górski 1973 i 1976). Maksimum ozonu występuje na wiosnę, głównie w marcu, minimum notowane jest od sierpnia do listopada (Słomka 1975), natomiast w lecie występuje maksimum pary wodnej. Zatem najwyższy stosunek DC/C występuje wczesną wiosną, gdy zawartość ozonu jest duża, a ilość pary wodnej niewielka, najniższy zaś późnym latem, gdy zawartość ozonu jest mała, a zawartość pary wodnej duża.

W szczególnie interesujących ze względu na fotomorfogenezę zakresach, stosunek DC/C w promieniowaniu całkowitym przy wysokości Słońca  $h = 5^\circ$  wynosi ok. 1, przy większych wysokościach ok. 0,8 (Doroszewski 1993, Wherley i in. 2005), natomiast w napromienianiu rozproszonym jest najniższy i wynosi ok. 0,7 (Doroszewski 1993). Najwyższy stosunek ten występuje przy niskich wysokościach Słońca w promieniowaniu bezpośrednim osiągając wartość 1,2–1,3 (Doroszewski i in. 2007).

Stosunek transmisji promieniowania DC/C przez świeże, zielone liście winorośli właściwej, klonu zwyczajnego, bzu pospolitego i kukurydzy zwyczajnej zawarty był w przedziale od 6 do 12,5 (Doroszewski 1994). Oprócz głównego maksimum transmisji w DC występuje drugie, znacznie mniejsze, w zakresie zielonym, zielono-żółtym i żółtym (520–590 nm). To drugie maksimum jest wynikiem stosunkowo mniejszej absorpcji promieniowania przez chloroplasty. W zależności od chemicznej budowy cząsteczki chlorofilu (chlorofil *a*, *b*) jak i gęstości cząsteczek chlorofilu, pasma absorpcji promieniowania u poszczególnych liści są zróżnicowane (Merzlyak i Gitelson 1995). Młody jasnozielony liść, posiadający znacznie mniej chlorofilu niż liść dojrzały (Pilarski 1984), transmituje więcej promieniowania we wszystkich zakresach widma niż liście stare. Cechą charakterystyczną liści starych, zwłaszcza żółtych i czerwonych jest zwiększenie transmisji w zakresie czerwonym, co sprawia, że stosunek DC/C pod takimi liśćmi jest znacznie niższy niż pod liśćmi zielonymi (Doroszewski 1994). Pomiar transmisji promieniowania przez okap liści i przez pojedynczy liść, wykazały identyczny stosunek transmisji DC/C, mimo dużo mniejszej transmisji przez baldachim we wszystkich zakresach (Doroszewski 1994).

Rośliny rosnące pod baldachimem liści otrzymują znacznie zredukowaną ilość promieniowania oraz zmieniony skład spektralny charakteryzujący się wysokim stosunkiem DC/C. Leicht i Silander (2006) obserwowali zróżnicowane reakcje u poszczególnych gatunków pnączy należących do rodziny dławiszowatych na wysoki stosunek DC/C. Dławisz okrągłolistny charakteryzował się wzrostem wysokości, masy nadziemnej i całkowitej masy liści w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C, ale niskim PAR, podczas gdy dławisz amerykański wykazywał wzrost średnicy łodygi, powierzchni pojedynczego liścia i wzrost stosunku masy liścia do masy pędu. Obydwa gatunki wytworzyły mniej liści, o mniejszej powierzchni oraz mniejszą masę nadziemną, a więc zachowywały się jak typowe rośliny reagujące na promieniowanie o wysokim stosunku DC/C. Ale jednocześnie były one niższe i wytworzyły krótsze międzywęzła, a zatem można stwierdzić, że wykazały odmienną reakcję na wysoki DC/C niż większość roślin (Leicht i Silander 2006). Także Lee i in. (1997) donoszą, że populacja tropikalnych gatunków drzew *Hopea* wykazywała wzrost długości międzywęzła w wyniku wzrostu DC/C, gdy u innych nie obserwowano takiej reakcji. Dwa gatunki pięciornika także odmiennie zareagowały na promieniowanie o niskim stosunku DC/C, bowiem jeden z nich wytworzył znacznie większą powierzchnię liści (Stuefer i Huber 1998).

Energia w zakresie ultrafioletowym stanowi zaledwie ułamek całkowitej energii słonecznej, jednakże odgrywa ona ważną rolę w biologii. Szczególnie duże znaczenie ma promieniowanie UV-B, które negatywnie wpływa na wegetację roślin, obniżając transpirację, fotosyntezę, wzrost roślin i kwitnienie, co w efekcie prowadzi do obniżenia plonów (Caldwell 1998, Tevini i Teramura 1989). W atmosferze UV-B absorbowane jest głównie przez ozon, którego koncentracja w stratosferze w latach (1979-1997) malała, obecnie zaś proces ten został zatrzymany (Jones i in. 2009). Jak przypuszczają Tevini i Teramura (1989) oraz Caldwell (1998), spadek zawartości ozonu, może spowodować wzrost tego zakresu promieniowania w ekosystemach (Caldwell 1998, Tevini i Teramura 1989). Z przeprowadzonych pomiarów transmisji promieniowania w zakresie UV-B wynika, że możliwość penetracji promieniowania przez okap roślinny zależy od rodzaju roślin stanowiących tę pokrywę i wielkości indeksu LAI. Im większy LAI tym absorpcja promieniowania przez łańcuch lucerny i kostrzewy była wyższa (Shulski i in. 2004).

Wyniki uzyskane w badaniach składu spektralnego promieniowania w cieniu drzew liściastych, iglastych, budynków oraz w promieniowaniu całkowitym Słońca wykazały, że stosunki pomiędzy zakresami: B, C i DC były efektem źródła i gęstości zacienienia (Bell i in. 2000). Najwyższy stosunek DC/C był wśród drzew iglastych (świerka pospolitego), niższy wśród liściastych (platanu zachodniego i orzecha czarnego), jeszcze niższy w całkowitym promieniowaniu słonecznym, a najniższy w cieniu budynku. Jak twierdzi Bell i in. (2000), z powodu odmiennych warunków promieniowania w tych obiektach, reakcje roślinne kontrolowane przez kryptochrom i fitochrom mogą się różnić, ze względu na źródło promieniowania, dające w każdym przypadku inny skład spektralny, jak też ze względu na natężenie promieniowania, które najwyższe było w cieniu drzew liściastych, mniejsze w cieniu budynków, a najniższe w cieniu drzew iglastych.

Obserwacje dotyczące stanu upraw w okresie wegetacji prowadzone są również za pomocą zdalnych metod oceny roślin. Monitoring ten dostarcza m.in. informacji o wystąpieniu stanów krytycznych u roślin, pozwalając na podjęcie odpowiednich działań, zmniejszających negatywne skutki. Oceny te bazują na właściwościach odbicia i emitancji roślin, które uzależnione są m.in. od grubości pokrywy roślinnej, gatunku, wieku roślin, stanu odżywienia, zawartości wody. Spektralne indeksy wegetacji obliczane są jako stosunki pomiędzy odpowiednimi zakresami długości fal odbitych od roślin lub jako kombinacje odpowiednich zakresów promieniowania odbitego.

Podstawowym elementem określającym stan roślin oraz decydującym o absorpcji i odbiciu promieniowania jest zawartość chlorofilu. Promieniowanie słoneczne jest absorbowane przez liście w zależności od zawartości tego barwnika w roślinach (Curran i in. 1990, Filella i in. 1995). Model przedstawiający plon kukurydzy wykazał wysoką zależność plonowania od zawartości chlorofilu (Elwadi i in. 2005). Zawartość chlorofilu daje szacunkową ocenę stanu odżywienia roślin, zaś wzrastający udział promieniowania odbitego jest m.in. informacją o braku azotu w liściach (Blackmer i in. 1994 i 1996, Filella i in. 1995, Moran i in. 2000).

Znaczne nagromadzenie antocyjanów w liściach świadczy często o efektach stresów środowiskowych stresów, jak np.: wysokie napromienienie słoneczne (m.in. z zakresu UV-B), niska temperatura, susza, brak azotu, fosforu, działanie herbicydu czy występowanie patogenów. Antocyjany są dobrym wskaźnikiem stresu dla wielu gatunków roślin, ich wykrycie i ocena ilościowa dostarcza informacji o reakcji roślin na stresy środowiskowe (Chalker-Scott 1999).

Pomiary absorpcji chlorofilu oparte są na transmisji promieniowania o długościach fal 660 i 940 nm przez liść (Markwell i in. 1995). W oparciu o promieniowanie odbite od liści skonstruowano wiele indeksów zawartości chlorofilu (Adams i in. 1999, Curran i in. 1990, Datt 1998, Gitelson i in. 1996a i 1996b, Gitelson i Merzlyak 1994 i 1996). Bazują one na odbiciu spektralnym promieniowania w zależności od biochemicznych składników liścia. Absorpcja promieniowania przez chlorofil, niezależnie od jego zawartości w liście osiąga ponad 90% w zakresie niebieskim (400–500 nm) oraz czerwonym (ok. 670 nm) wskutek absorpcji obu form chlorofilu. Przy większych długościach fal absorpcja promieniowania drastycznie maleje i przy 750 nm wynosi 6%. Największe różnice związane z zawartością chlorofilu występują przy długościach fali 550 i 650 nm, co jest skorelowane ze stresem braku azotu (Blackmer i in. 1994 i 1996).

W ciemnozielonych liściach kukurydzy absorpcja promieniowania wynosi 80%, w żółto-zielonych zawartość tego barwnika jest dużo mniejsza, a absorpcja zmniejsza się do 50% (Hatfield i in. 2008). Promieniowanie odbite od ciemnozielonych liści kukurydzy wynosi ok. 7%, od żółto-zielonych ok. 30% (Merzlyak i Gitelson 1995). Wzrost zawartości chlorofilu w liściach kukurydzy powoduje spadek odbicia promieniowania w zakresie czerwonym (670 nm) i niebieskim (500 nm). Można stwierdzić, że absorpcja i odbicie promieniowania w zakresie niebieskim (400–500 nm) i w bliskiej podczerwieni (powyżej 750 nm) są w małym stopniu uzależnione od zawartości chlorofilu, oraz że w zakresie czerwonym (670 nm) występuje silna absorpcja promieniowania przez chlorofil *a*. W zakresie zielonym (530–590 nm) oraz w dalekiej czerwieni (ok. 710 nm) występuje duże zróżnicowanie absorpcji i odbicia promieniowania w zależności od zawartości chlorofilu w liściach.

Zawartość chlorofilu w liściach można też przedstawić za pomocą indeksów opartych na odbiciu promieniowania w zakresie 540–560 nm, w DC (705–725 nm) i w bliskiej podczerwieni (ok. 750 nm) (Gitelson i in. 2003). Indeksami opisującymi absorpcję promieniowania przez chlorofil jest MCARI (Daugherty i in. 2000) oraz TCARI (Haboudane i in. 2002). Dobrym indeksem określającym zawartość chlorofilu w roślinach jest też GNDVI (Elwadi i in. 2005).

Na podstawie składu spektralnego promieniowania odbitego, można również określić zawartość karotenoidów w liściach. Interesujące wyniki otrzymano wykorzystując stosunek  $R_{760}/R_{500}$  (Chappelle i in. 1992). Blackburn (1998) stwierdził, że optymalną długością fali określającą zawartość tego barwnika jest 470 nm, a dobrze charakteryzującą wielkością jest stosunek  $R_{800}/R_{470}$ . Ilość karotenoidów można też określić za pomocą stosunku  $R_{800}-R_{470}/R_{800}+R_{470}$  (Blackburn 1998) lub też jako SIPI ( $R_{800}-R_{445}/R_{800}+R_{445}$ ) (Peñuelas i in. 1995).

Zawartość antocyjanów określa się, jako stosunek pomiędzy promieniowaniem odbitym w zakresie czerwonym i zielonym  $R_{600-700}/R_{500-600}$ .

Za pomocą związków pomiędzy promieniowaniem odbitym od liści, można również określić zawartość celulozy, ligniny czy suchej masy (Jacquemound i in. 1996).

Promieniowanie odbite od liści wykorzystano do opracowania wielu indeksów dotyczących wegetacji roślin i służących do oceny charakterystyki łąnu. Wielkość promieniowana odbitego szybko wzrasta na wiosnę, osiągając w połowie lata maksimum, a następnie powoli maleje (Hatfield i in. 2008).

Znaczący wkład w opracowanie indeksów dotyczących cech wegetacyjnych miał Jordan (1969), który powiązał stosunek odbicia promieniowania NIR/RED (800 i 675 nm), zwany SRI z LAI. Obecnie LAI jest często używany w teledetekcji do określenia stanu wegetacji roślin (Qi i in. 2000a i 2000b).

Według badań Elwadie i in. (Elwadie i in. 2005), uwzględniających różne zakresy spektralne, największa korelacja pomiędzy plonem kukurydzy a promieniowaniem odbitym występowała przy 560 nm, a najmniejsza w bliskiej podczerwieni. Często jednak plony roślin są bardziej skorelowane z integrowanymi indeksami niż z pojedynczymi zakresami promieniowania odbitego od roślin. Jednym z najbardziej popularnych indeksów jest NDVI ( $(R_{800}-R_{660})/(R_{800}+R_{660})$ ), określający intercepcję PAR oraz pokrycie roślinnością (Rouse i in. 1974). Wykazano wysoką korelację pomiędzy NDVI a plonem wielu roślin (Benedetti i Rossini 1993, Clevers 1997, Ko i in. 2006, Wiegand i in. 1991). Innym wskaźnikiem wykorzystywanym do określenia zmian w wegetacji oraz w ocenie stanu łąnu roślin uprawianych na dużych powierzchniach, jest DVI (NIR-RED, 800–675 nm) (Tucker 1979).

Wiele wegetacyjnych indeksów bazuje na szerokich zakresach wykorzystywanych przez wielospektralne skanery satelity LANDSAT (Hatfield i in. 2008). Indeksy te opierają się na promieniowaniu odbitym od liści i dostarczają informacji o stanie łąnu. Zastosowanie algorytmu  $[(R_{840}-R_{870})/(R_{720}+R_{730}) - 1]$  pozwala określić zawartość chlorofilu w liściach kukurydzy, soi, od którego uzależniona jest produktywność pierwotna (GPP) tych upraw (Gitelson i in. 2006). Wielu autorów sugeruje poprawę wyników poprzez zastosowanie hiperspektralnych technik oraz wykorzystania fluorescencji (Campbell i in. 2007, Zarco-Tejada i in. 2005). W ten sposób oceniono reakcje stresowe kukurydzy, soi i klonu czerwonego, na działanie azotu, dwutlenku węgla, ozonu i promieni UV. Stosowanie metod uwzględniających promieniowanie odbite i fluorescencję zwiększa możliwości wykrywania wielu stresów biotycznych i abiotycznych roślin.

Azot jest pierwiastkiem niezbędnym w odżywianiu roślin, jednakże jego nadmiar może być szkodliwy i powodować ponadto degradację środowiska. Jedną z metod określania poziomu azotu w roślinach jest zastosowanie indeksu NRI, wykorzystującego promieniowanie odbite od łąnu, w zakresie zielonym i w podczerwieni. Indeks ten jest skorelowany z chlorofilem skalkulowanym przez SPAD, który z kolei uzależniony jest od dawki azotu (Bausch i Duke 1996). Dobre rezultaty

w określeniu zawartości azotu dają znane indeksy jak NDVI, SRVI, a przede wszystkim odbicie promieniowania przy 735 nm (Lee i in. 2008).

Adamsen i Peng uważają, że metody oparte na teledetekcji dają lepszą ocenę stanu odżywiania roślin, niż metody polegające na pomiarach chlorofilu w warunkach polowych (Adamsen i in. 1999, Peng i in. 1993). Natomiast Osborne i in. (Osborne i in. 2004) wykazali, że brak fosforu w tkankach roślinnych jest skorelowany z promieniowaniem odbitym w zakresie niebieskim i podczerwonym.

Stres związany z brakiem wody jest jednym z podstawowych problemów w rolnictwie. Indeksy przedstawiające stosunki wodne w łanach są najpowszechniej wykorzystywanymi w ocenie stanu uprawy (m.in. wskaźnik CWSI) (Gardner i in. 1992a i 1992b). Carlson i in. (1994) przedstawili metodę, która uwzględnia zakresy promieniowania w podczerwieni do określenia zawartości wody w glebie, oraz wykorzystuje wskaźnik NDVI. Ostatnie badania wykorzystują połączone wskaźniki CWSI z NDVI w celu określania stresu wodnego roślin (DeTar i in. 2006).

Odbicie promieniowania albo emitowanie sygnałów przez łan jest uzależnione od morfologicznych właściwości liści i ich rozmieszczenia, gałęzi, łodyg, procentowego pokrycia powierzchni gleby przez rośliny. Pozwala na identyfikację gatunków roślin, dostarcza informacji o stanie ich odżywiania, zawartości wody, ilości wyprodukowanej biomasy bądź o wielkości plonów (Tucker i in. 1980). Stosowane metody teledetekcyjne pozwalają na wykrycie chorób roślin, stwierdzenie obecności owadów czy chwastów. Rozszerza się zakres i możliwości pomiarów. Używając zatem narzędzi teledetekcyjnych można znacząco usprawnić zarządzanie polem i uprawą roślin (Hatfield i in. 2008), zwłaszcza że wzrasta liczba urządzeń sterujących dozowaniem nawozów, bądź środków ochrony roślin.

## **2.6. PRAKTYCZNE WYKORZYSTANIE SKŁADU SPEKTRALNEGO W PRODUKCJI ROLNICZEJ**

W wyniku zmian składu spektralnego światła występują zmiany w morfologii roślin i ich plonowaniu. Ulepszanie roślin w kierunku zwiększenia plonowania ważne jest zarówno dla hodowców jak i dla konsumentów. Doskonalenie niektórych cech użytkowych plonu jest też możliwe m.in. za pomocą modyfikacji składu spektralnego promieniowania. Regulacja morfologii roślin, możliwa jest przede wszystkim poprzez odpowiednie kształtowanie reakcji fitochromowych, uzależnionych od otrzymywanych sygnałów, pochodzących od składu spektralnego promieniowania. Rośliny nie tylko reagują na bodźce świetlne odpowiednim pokrojem, ale także zmianami w wielkości i jakości plonu. Zabiegi polegające na kształtowaniu plonowania i rozwoju roślin w wyniku reakcji na skład spektralny promieniowania, stosowane są najczęściej wśród upraw warzywniczych.

Niewątpliwie przy stosowaniu naturalnych czy sztucznych powierzchni (mulczy) odbijających promieniowanie w sposób selektywny, oprócz korzyści wynikających z otrzymania plonu o odpowiednich cechach, występują też i inne zalety takiej upra-

wy. Korzyści z uprawy mulczowej to: oszczędność zużycia wody przy stosowaniu efektywnego kropelkowego nawadniania (nawet do 50%), ochrona pola przed chwastami, zmniejszenie ilości herbicydów oraz oszczędności wynikające ze zmniejszonego zużycia środków ochrony roślin i nawozów. Uprawa mulczowa przyczynia się do redukcji ubijania gleby, produkcji wcześniej dojrzałych owoców, a zwłaszcza, co jest najważniejsze (w obrocie handlowym) pozwala na otrzymywanie czystych owoców.

System ten pozwala na znaczny wzrost temperatury gleby po zastosowaniu czarnych mulczy - przyspiesza początek wegetacji, co jest niezwykle ważne zwłaszcza na wiosnę w północnych strefach geograficznych, gdyż pozwala na wcześniejsze dojrzewanie upraw. Stosowanie tego systemu korzystne jest również w regionach cieplejszych, ponieważ pozwala na obniżenie temperatury po zastosowaniu białych folii, odbijających nadmiar niepożądanego promieniowania, przyczyniając się w ten sposób do przedłużenia okresu wegetacji. Największą zaletą metody jest osiągnięcie wyższej jakości plonów.

Na początku stosowania tej metody wykorzystywano czarne mulcze redukujące zachwaszczenie, ogrzewające glebę w okresie wczesnej wiosny, zapobiegające zabrudzeniu owoców. Zastosowanie kolorowych mulczy poprzez dodanie odpowiedniego pigmentu, dało dużo większe możliwości ich wykorzystania. Kolorowe mulcze odbijając promieniowanie podobnie jak zielone liście roślin sąsiadujących, powodują wzrost stosunku DC/C w tym promieniowaniu. Wykorzystanie zmodyfikowanego promieniowania, w wyniku stosowania mulczy, polega przede wszystkim na zmuszeniu rośliny do przeznaczenia większej energii na wzrost pędów niż korzeni.

W praktyce używane są mulcze w szerokim zakresie barw. Każde z nich charakteryzuje się innymi właściwościami optycznymi, specyficznym stopniem odbicia promieniowania jak i składem spektralnym promieniowania odbitego, co skutkuje określonymi efektami wzrostu i plonowania roślin (Antonious i Kasperbauer 2002, Decoteau i in. 1989 i 1993, Kasperbauer 1994, 1998, 1999, 2000a, 2000b i 2001, Kasperbauer i Karlen 1994, Lamont i in. 2003, Libenson i in. 2002, Loughrin i Kasperbauer 2001, Matheny i in. 1992, Niu i in. 1998, Orzolek i Murphy 1993).

Nowsza generacja mulczy – IRT, transmituje promieniowanie w podczerwieni (cieplne), a jednocześnie absorbuje w znacznej mierze promieniowanie widzialne (Loy i in. 1989). Mulcze IRT powodują znaczny spadek zachwaszczenia pola z powodu zastosowania odpowiednich pigmentów, blokujących transmisję promieniowania w zakresie czerwonym i niebieskim (Hemphill 1990, Loy i Wells 1990). Brak promieniowania w czerwieni powoduje, że nasiona znajdujące się na powierzchni gleby lub w jej pobliżu nie kiełkują. Brak czerwieni oraz widma niebieskiego w promieniowaniu transmitowanym przez folie powoduje, że w roślinach znajdujących się pod folią, nie zachodzą procesy fotosyntezy.

Rośliny rosnące w otoczeniu czerwonych folii charakteryzują się większą masą części nadziemnych, szybciej osiągają dojrzałość i ich plon jest wyższy w stosunku

do części podziemnych, w porównaniu do roślin rosnących w otoczeniu czarnych i białych folii. Stwierdzono, że owoce roślin rosnących wśród czerwonych folii są znacznie większe, zjawisko to wystąpiło m. in. u truskawek, grochu, bawełny, pieprzu, pomidorów (Kasperbauer 1994, 1998, 1999, 2000a i 2000b, Kasperbauer i in. 1984).

Zastosowanie odpowiednich rodzajów mulczy pozwala nie tylko na zwiększenie rozmiaru owoców ale także na poprawienie ich walorów smakowych. Truskawki dojrzewające w otoczeniu czerwonych folii były większe, miały wyższy stosunek cukru do kwasów organicznych oraz emitowały zwiększone stężenie faworyzowanych aromatycznych komponentów w porównaniu do roślin rosnących w sąsiedztwie czarnych folii (Kasperbauer 2001).

Wszystkie badane rośliny reagowały przede wszystkim na skład spektralny promieniowania odbitego od folii, a zwłaszcza na stosunek DC/C. Modyfikacja ekspresji genów jest na tyle duża, że stosowanie mulczy zwiększających stosunek DC/C w promieniowaniu odbitym powoduje znaczne zmiany morfologii, tempa rozwoju czy składu chemicznego roślin. Od początku komercyjnej sprzedaży mulczy, ich kolory dobierane są bardzo precyzyjnie, niejednokrotnie powstają w wyniku miksowania wielu barw, a skład ich strzeżony jest prawem patentowym.

Zaobserwowano również, że skład spektralny promieniowania ma wpływ na rozwój chorób roślin np. wirusa mozaiki tytoniowej u pieprzu czy mączniaka rzekomego u ogórka. Zastosowanie diod z promieniowaniem z zakresu czerwieni (660 nm), wykazało, że w tych warunkach obserwowano najmniejszą liczbę kolonii grzyba jak i powierzchnię zainfekowaną przez wirusa (Schuerger i Brown 1994).

Dokonanie zmian w morfologii roślin w wyniku usunięcia niektórych liści jest również sposobem pozwalającym na uzyskanie większych plonów. Wzrost penetracji promieniowania fotosyntezy czynnego do niższych partii roślin bawełny, zaowocował m.in. zwiększeniem plonu (masy nasion, wielkości i liczby owoców) (Reta-Sánchez i Fowler 2002).

Szczególnie duże możliwości w otrzymaniu pożądaných rezultatów przy wykorzystaniu manipulacji składem spektralnego promieniowania istnieją w ogrodnictwie. Jednakże należy zwrócić uwagę na fakt, że zastosowanie kolorowych mulczy może wpływać też na zwiększenie populacji szkodników, głównie nicieni czy owadów (Decoteau i in. 1993).



### 3. MATERIAŁ I METODY

W warunkach naturalnego promieniowania eliminowano wszystkie czynniki wpływające na konkurencję roślin. Jedynym odmiennym czynnikiem różnicującym poszczególne obiekty był skład spektralny promieniowania odbitego, docierającego do roślin, uzależniony od rodzaju podłoża, od którego następowało odbicie promieniowania słonecznego. Głównym czynnikiem różnicującym skład spektralny promieniowania odbitego była ilość dalekiej czerwieni, pochodząca z odbicia od zielonych tkanek trawy.

#### 3.1. MATERIAŁ BADAŃ

W celu lepszego poznania mechanizmów różnicujących wzrost i rozwój roślin w warunkach zróżnicowanego składu spektralnego promieniowania, zdecydowano na poznanie tych reakcji w warunkach sztucznych z pszenicą jarą. Natomiast w warunkach promieniowania naturalnego z długim okresem rozwoju roślin, zdecydowano przeprowadzić doświadczenie z pszenicą ozimą.

Materiałem badawczym prowadzonych w warunkach laboratoryjnych eksperymentów była pszenica jara odmiany Opatka, a w warunkach naturalnych pszenica ozima odmiany Kobra.

W doborze materiału badawczego do badań składu spektralnego promieniowania słonecznego w łąkach wykorzystano pszenicę ozimą odmiany Finezja oraz dwa rody: SZD 600 oraz STH 2000, które zostały zarejestrowane w rejestrze odmian w styczniu 2004 roku pod nazwami odpowiednio: Izyda, i Fregata. Dobór odmian był podyktowany ich zróżnicowaniem pod względem krzewienia, wysokości roślin, wczesności terminu kłoszenia.

Odmiana Fregata charakteryzuje się późnym terminem kłoszenia, jest odmianą silnie krzewiącą się, wymaga małej gęstości siewu, rośliny są niskie (ok. 80 cm). Odmiana Finezja charakteryzuje się średnią krzewistością, średnim terminem kłoszenia, wymaga średniej gęstości siewu, rośliny tej odmiany są dość wysokie (ok. 100 cm). Natomiast odmiana Izyda słabo się krzewi, charakteryzuje się najwcześniejszym terminem kłoszenia spośród trzech rozpatrywanych odmian pszenicy, wymaga dużej gęstości siewu, rośliny o wysokości ok. 90 cm (Podolska i Zych 2006).

#### 3.2. UPRAWA ROŚLIN W WARUNKACH LABORATORYJNYCH

##### 3.2.1. Warunki promieniowania

Doświadczenia przeprowadzono w komorach wzrostowych firmy HERAEUS, określanych dalej jako komory. W każdej z komor zastosowano odmienny skład spektralny promieniowania. Do napromienienia roślin zastosowano żarówki i świetlówki firmy Philips oraz żarówki halogenowe firmy Paulmann, typ PAR30 rosé (tab. 1).

Tabela 1

Źródła promieniowania zastosowane w badaniach laboratoryjnych  
Sources of the radiation applied in laboratory tests

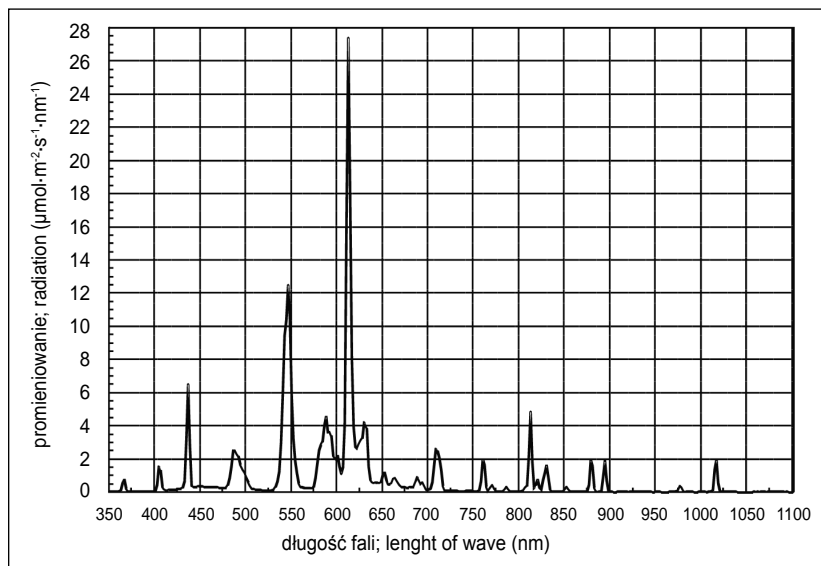
Komora; Chamber	Rodzaj użytego źródła promieniowania; Kind of radiation the used source	Odległość rośliny od źródła promieniowania; Distance of the plant from radiation source (cm)
A	20 świetlówek (58 W) – Philips 20 fluorescent lamps (58 W) – Philips	55
B	20 świetlówek (58 W) – Philips + 4 żarówki (60 W) – Philips; 20 fluorescent lamps (58 W) - Philips + 4 light bulbs (60 W) – Philips	65
C	18 świetlówek (58 W) – Philips + 12 żarówek (75 W) – Paulmann; 18 fluorescent lamps (58 W) – Philips + 12 light bulbs (75 W) – Philips	55 – świetlówki; 55 fluorescent lamps 45 – żarówki; 45 light bulbs Paulmann
D	18 świetlówek (58 W) – Philips + 12 żarówek (75 W) – Paulmann; 18 fluorescent lamps (58 W) – Philips + 12 light bulbs (75 W) – Philips	45 – świetlówki; 45 fluorescent lamps 35 – żarówki; 35 light bulbs Paulmann

Dobór źródeł promieniowania w warunkach sztucznych o odpowiednich charakterystykach spektralnych promieniowania prowadzono z wykorzystaniem pomiarów spektrometrycznych. Odległość między źródłem promieniowania a czujnikiem spektrometru wynosiła 20 cm (rys. 1 i 2). We wszystkich komorach wykorzystano świetlówki firmy Philips (58 W). Ponadto w komorze B zastosowano dodatkowo żarówki firmy Philips (60W), a w komorze C i D żarówki halogenowe (75 W) firmy Paulmann, typ PAR 30 rosé. Temperatura i wilgotność powietrza, długość dnia i nocy we wszystkich komorach była taka sama. W badaniach zastosowano cykl dnia i nocy występujący w naturalnych warunkach. Doświadczenia rozpoczynano przy długości dnia występującym w Puławach w dniu 26 marca; każdego kolejnego dnia zwiększała się długość dnia i zmniejszała długość nocy. W ciągu całego okresu prowadzenia doświadczenia zmieniano w komorach temperaturę powietrza, odpowiednio do temperatury, jaka występuje w warunkach naturalnych w Puławach w kolejnych dniach roku, po 26 marca.

### 3.2.2. Skład spektralny promieniowania

Skład spektralny promieniowania mierzono za pomocą spektrometru LI-1800, firmy LI-COR, pracującego w zakresie 350–1100 nm z szerokością półłódkową 4 nm. Promieniowanie pochodzące ze świetlówek, charakteryzowało się

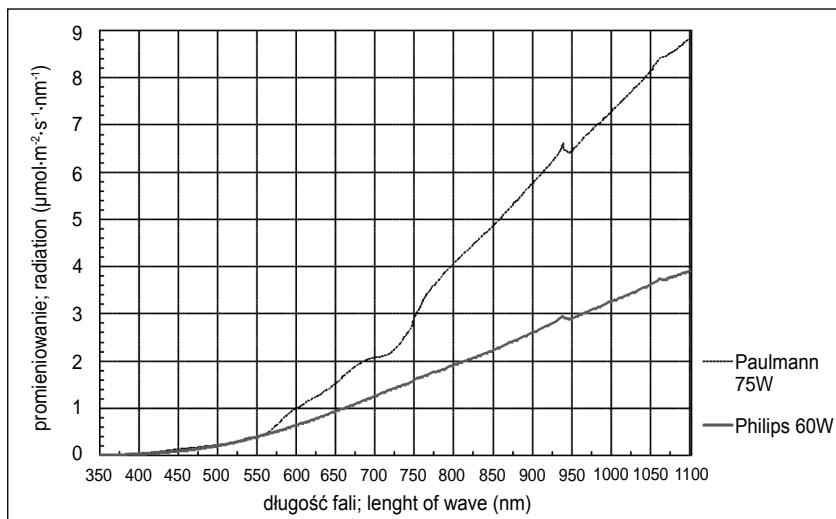
występowaniem bardzo wielu pików (rys. 1). W zakresie fotosyntetycznie czynnym (400–700 nm) obserwowano trzy główne maksima: w ok. 430–440 nm (zakres fioletowo-niebieski), 540–560 nm (zielono-żółty) i 610–620 nm (pomarańczowy) oraz trzy mniejsze: 480–490 nm (niebiesko-zielony), 580–590 nm (żółty) oraz w ok. 630 nm (czerwony) (rys. 1 i 4).



Rys. 1. Skład spektralny promieniowania świetlówek (Philips, 20 sztuk) w komorach wzrostowych HERAEUS

Spectral composition of radiation fluorescent lamps (Philips, 20 pieces) in growth chambers (HERAEUS)

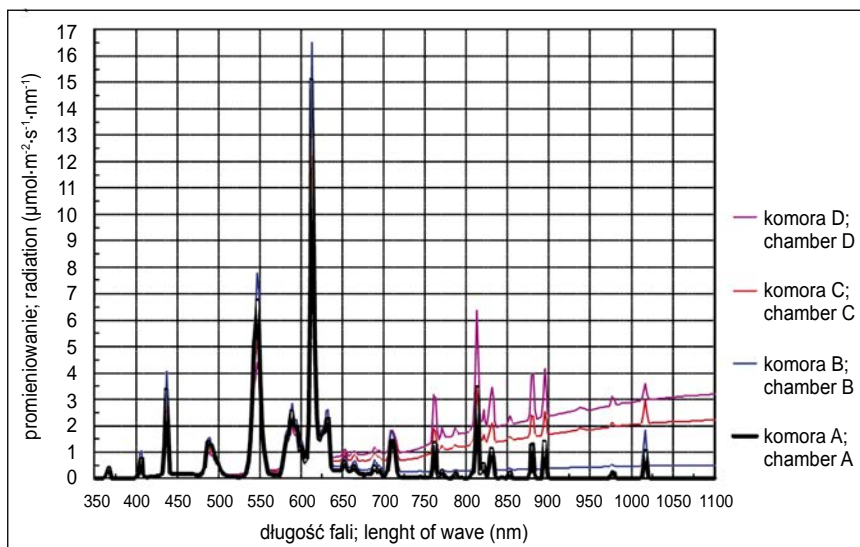
Skład spektralny promieniowania żarówek Philips i żarówek halogenowych Paulmann wykazuje duży udział promieniowania długofalowego (rys. 2). Te źródła promieniowania charakteryzują się wzrostem napromienienia wraz ze wzrostem długości fali, począwszy od zakresu fioletowego po bliską podczerwień. Jednakże wzrost promieniowania powyżej 563 nm (w zakresie żółtym, pomarańczowym i czerwonym) jest znacznie większy dla żarówek halogenowych Paulmann niż żarówek firmy Philips.



Objaśnienia: odległość czujnika spektrometriem od źródła promieniowania wynosiła 20 cm  
 Explanations: distance of the sensor spectroradiometer from radiation source amounted to 20 cm

Rys. 2. Skład spektralny promieniowania żarówek Philips i żarówek halogenowych Paulmann  
 Spectral composition of light bulbs Philips and of halogen lamps of the Paulmann

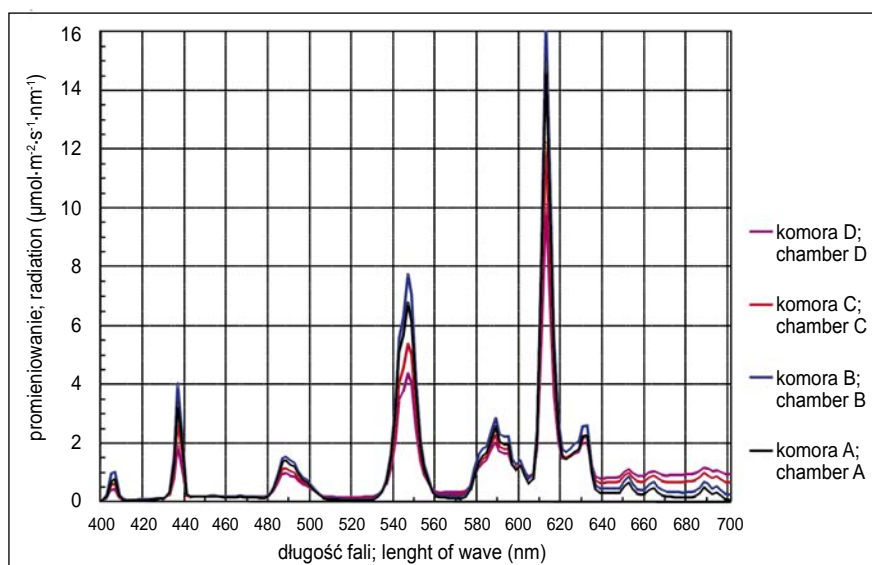
Po zastosowaniu odpowiednio dobranego zestawu świetlówek i żarówek oraz zróżnicowanej odległości rośliny od źródła promieniowania, otrzymano odmienny skład promieniowania w każdej komorze (rys. 3).



Rys. 3. Skład spektralny promieniowania w komorach wzrostowych  
 Spectral composition of radiation in growth chambers

Wartości zintegrowane promieniowania w wybranych zakresach spektralnych stosowanych w komorach wzrostowych, przedstawia tabela 2. Promieniowanie poniżej 400 nm było podobne we wszystkich komorach. Największe promieniowanie w zakresach spektralnych 400–499 i 500–599 nm występowało w komorze A i B, nieco mniejsze w komorze C i D. W miarę zwiększania długości fali powyżej 600 nm różnice w promieniowaniu pomiędzy poszczególnymi komorami były coraz większe; najniższe promieniowanie wystąpiło w komorze A, nieco większe w B, jeszcze większe w C i najwyższe w komorze D. Maksymalna różnica wystąpiła pomiędzy komorami A i D; w przedziale 1000–1099 nm wynosiła aż  $302 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Aby otrzymać zbliżoną ilość promieniowania fotosyntetycznie czynnego PAR (400–700 nm) docierającego do roślin w czterech rozpatrywanych komorach (gęstość strumienia fotonów PAR ok.  $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), świetlówki i żarówki umieszczono w zróżnicowanej odległości nad roślinami (tab. 1). Charakterystykę spektralną PAR w komorach przedstawia rys. 4.



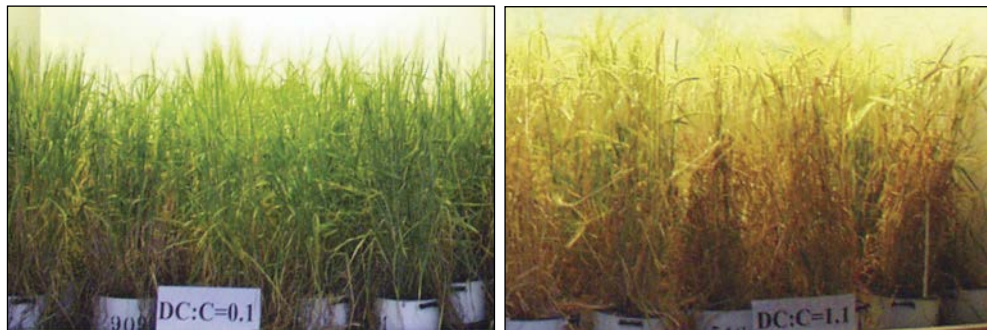
Rys. 4. Charakterystyka spektralna promieniowania w komorach wzrostowych w zakresie fotosyntetycznie czynnym

Spectral characterisation of radiation in growth chambers in the photosynthetically active range

Zastosowanie zróżnicowanych źródeł było przyczyną bardzo dużych różnic w wielkości promieniowania w przedziale 700–1100 nm, stanowiącego znaczną część promieniowania w bliskiej podczerwieni (780–1400 nm). Zdecydowanie największe promieniowanie w tym zakresie wystąpiło w komorze D, najmniejsze zaś w komorach A i B.

Różnice w wielkości promieniowania w zakresie widzialnym ok. 380–750 nm były stosunkowo małe, zwłaszcza w zakresie fal krótkich: fioletowych, niebieskich, zielonych, żółtych i pomarańczowych. Największe wartości promieniowania z za-

kresu widzialnego wystąpiły w komorze A oraz mniejsze odpowiednio w komorach B, C, i D. Na poniższych fotografiach widoczne są różnice w składzie spektralnym w komorach wzrostowych.



Fot. 1. Warunki spektralne w komorach wzrostowych  
Spectral conditions in the growth chambers

Tabela 2

Charakterystyka promieniowania w komorach wzrostowych w wybranych zakresach spektralnych  
Characterisation of radiation in growth chambers in chosen spectral ranges

Przedziały integracji (nm) Ranges of integration	Wartości zintegrowane; Integrated value ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )			
	komora A; chamber A	komora B; chamber B	komora C; chamber C	komora D; chamber D
350–399	2	2	2	2
400–499	44	40	38	36
500–599	118	128	105	105
600–699	138	140	152	159
700–799	23	41	101	145
800–899	35	43	165	249
900–999	1	42	185	263
1000–1099	4	53	215	306
400–700 (PAR)	300	308	295	300
700–1100	64	181	677	973
350–1100	365	489	963	1265
Barwa; Colour				
380–429 (fioletowa); (violet)	5,6	5,3	4,9	4,2
430–469 (niebieska); (blue)	19,2	18,4	16,8	13,7
470–499 (niebiesko-zielona); (blue-green)	19,1	17,8	16,6	14,8
500–529 (zielona); (green)	3,3	4,5	4,7	5,6
530–559 (zielono-żółta); (green-yellow)	74,2	69,4	61,0	51,8
560–589 (żółta); (yellow)	23,0	25,4	23,4	22,9
590–619 (pomarańczowa); (orange)	107,6	101,4	94,8	81,8
620–699 (czerwona); (red)	44,2	59,7	73,5	85,0
700–759 (purpurowa); (purple)	14,7	28,0	54,1	71,7

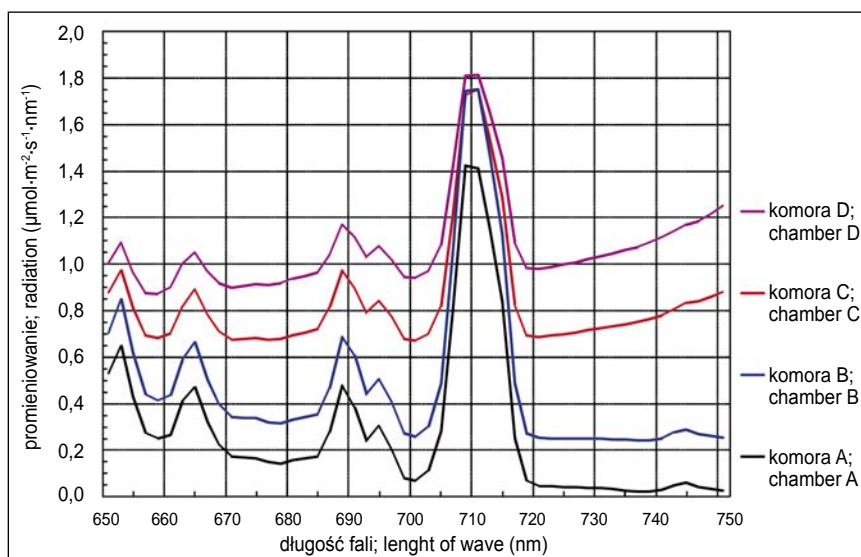
Większe różnice wystąpiły w barwie czerwonej i purpurowej (daleka czerwień) niż w pozostałych barwach (rys. 3, tab. 2). W komorze A promieniowanie w zakresie 620–699 i 700–759 nm było zdecydowanie najmniejsze, większe odpowiednio w komorach B, C i D. W czerwieni promieniowanie w komorze A było ok. dwukrotnie, a w dalekiej czerwieni prawie pięciokrotnie niższe niż w komorze D. Różnica ta spowodowana została bardzo niską emisją świetlówek w tych zakresach promieniowania, a jednocześnie bardzo wysoką emisją żarówek halogenowych Paulmann w długofalowej części widma.

Stosunek DC/C (720–740/650–670 nm) w promieniowaniu zastosowanym w badaniach wynosił od 0,1 w komorze A, do 1,08 w komorze D (tab. 3). W zakresie promieniowania 650–750 nm wystąpił jeden wysoki pik z maksimum przy 710 nm i cztery mniejsze przy ok. 653, 666, 688 i 695 nm (rys. 5).

Tabela 3

Wartości stosunku DC/C w promieniowaniu stosowanym w komorach wzrostowych  
Ratio of the FR/R in the radiation applied in growth chambers

	720–740 nm/650–670 nm
Komora; Chamber A	0,10
Komora; Chamber B	0,48
Komora; Chamber C	0,98
Komora; Chamber D	1,08



Rys. 5. Charakterystyka promieniowania w komorach wzrostowych w zakresie czerwieni i dalekiej czerwieni

Characteristic of radiation in the growth chambers in the range of red and far red

### 3.2.3. Warunki badań, ocena roślin

Ziarniaki pszenicy odmiany Opatka wysiewano po pięć sztuk do wazonów Mitscherlicha, napełnionych substratem na bazie torfu wysokiego – sphagnowego o pH w zakresie 5,5–6,5 (w H<sub>2</sub>O), zawierającym makroelementy N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, K<sub>2</sub>O odpowiednio w stosunku 14:16:18 i MgO oraz mikroelementy: Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, B. Sucha masa substratu stanowiła 35% a substancja organiczna 85%. Każdy wazon zawierał 3 kg substratu. W piątym dniu po wschodach rośliny przerywano, pozostawiając po jednej w każdym wazonie. Rośliny podlewano w miarę potrzeb, nie dopuszczając do przesuszenia gleby.

Zmiany w morfologii pszenicy były oceniane w sposób ciągły w celu zapewnienia liczbowego wyrażenia rozwoju roślin. Tempo rozwoju określono za pomocą skali Hauna (1973). Skala Hauna określająca tempo rozwoju roślin opiera się na porównaniu obecnego stadium rozwoju z poprzednim. Stan rozwoju roślin opisany jest jako całkowita liczba oznaczająca dotychczasowe stadium rozwoju wraz z ułamkową częścią następnego (nowego) stadium.

Pomiary fotosyntezy, wewnątrzkomórkowego stężenia CO<sub>2</sub> oraz przewodnictwa szparkowego przeprowadzono za pomocą przyrządu LI 6400-02B (firmy LI-COR). Pomiar wykonano na liściach flagowych w fazie kłoszenia.

Do określenia transpiracji wykorzystano wskaźnik wykorzystania wody w fotosyntezie – WUE, który charakteryzuje wymianę gazową w organach asymilacyjnych.

$$WUE = F/E$$

gdzie: F – fotosynteza (μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), E – transpiracja (mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)

Liczebność aparatów szparkowych określano przy użyciu mikroskopu biologicznego firmy Nikon.

Indeks zawartości liścia określono za pomocą chlorofilometru SPAD 502 (Soil Plant Analysis Development) firmy Minolta 502 (w Europie przyrząd ten zwany jest HYDRO N-Testerem). Mierzy on różnicę (za pomocą dwóch fotodiod) pomiędzy absorpcją promieniowania przy długości fali 650 nm – średnia wartość maksimum absorpcji promieniowania w zakresie czerwieni przez chlorofil *a* (662 nm) i *b* (642 nm) i 940 nm (promieniowanie transmitowane przez tkankę liścia poza widmem absorpcji chlorofilu). Różnice te są wskaźnikiem zieloności liścia. Średnią zawartość chlorofilu wyliczana jest na podstawie 30 prawidłowo wykonanych pomiarów na liściach rosnącej rośliny. Wynikiem pomiarów są liczby niemianowane określane jako jednostki SPAD w skali od 0 do 800 (Pecio i Fotyma 2001).

Pomiary cech morfologicznych obejmowały: wysokość roślin, liczbę pędów, długość pędów, międzywęźli i długość kłosa.

Wzrost roślin określano, jako wysokość najwyższego pędu mierzzonego od podstawy do wierzchołka najdłuższego liścia lub kłosa.



Do obliczeń średnich i istotności różnic pomiędzy długościami międzywęźli i pędów, posłużono się danymi pochodzącymi z pomiarów wszystkich pędów roślin rosnących w komorach wzrostowych (tab. 4).

Tabela 4

Liczba pędów roślin w komorach wzrostowych uwzględnionych w pomiarach  
Number of shoots of in growth chambers taken into consideration in the measurements

Liczba pędów; Number of shoots											
o 4 międzywęźlach; with 4 internodes				o 5 międzywęźlach; with 5 internodes				o 6 międzywęźlach; with 6 internodes			
A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
20	96	81	25	123	186	211	63	10	-	-	1

A, B, C, D – komory; chambers

Określono liczbę i masę ziaren, masę słomy oraz masę każdego pędu pszenicy. Analizowano tylko dane dotyczące pędów kłosonośnych, natomiast w obliczeniach z ziarnem uwzględniono tylko pędy z kłosami, które zawierały ziarna. Dane dotyczące liczebności pędów, na podstawie których dokonano stosownych obliczeń, zamieszczone są w tabeli 4.

### 3.3. UPRAWA ROŚLIN W WARUNKACH NATURALNYCH

Ziarniaki pszenicy ozimej odmiany Kobra wysiewano do wazonów o średnicy 15 cm i głębokości 50 cm, wyposażonych w odpowietrzniki. Wazonów wkopano w grunt w pięciu stanowiskach, po 12 sztuk w każdym stanowisku: w czarnym ugorze (obiekt A), w trawie (obiekt E), w kołach z czarnym ugorem, poza którymi rosła trawa o wysokości 5-10 cm; średnice kół wynosiły 95 cm (obiekt B), 55 cm (obiekt C) i 35 cm (obiekt D) (rys. 7). Odległość od brzegu wazonu do trawy wynosiła w obiekcie z czarnym ugorem o śr. 35–10 cm, o średnicy 55–20 cm i o średnicy 95–40 cm (rys. 7).



a) obiekt A – czarny ugór;  
object A – bare soil



b) obiekt B – czarny ugór o średnicy 95 cm;  
object B – bare soil 95 cm in diameter



c) obiekt C – czarny ugór o średnicy 55 cm  
object C – bare soil 55 cm in diameter



d) obiekt D – czarny ugór o średnicy 35 cm  
object D – bare soil 35 cm in diameter



e) obiekt E – trawa;  
object E – grass

Fot. 2. Obiekty z wazonami wkopanymi w grunt bez roślin  
Objects with pots to sunk in the ground without plants

Wazony napełniono glebą o dobrej zasobności (piasek gliniasty mocno pylasty, pH – 7,0). W jedenastym dniu po wschodach pozostawiono w każdym wazonie po 1 roślinie. Rośliny podlewano w miarę potrzeb, nie dopuszczając do przeschnięcia gleby. Doświadczenie przeprowadzono jednocześnie w pięciu stanowiskach. Przebieg faz rozwojowych określono wg skali Hauna (1973).

Określano: krzewienie, kwitnienie, pojawianie się kłosów, liczbę kłosków. Pomiaru cech morfologicznych obejmowały wysokość roślin, liczbę pędów, długość pędów i międzywęźli, długość kłosa. Określono liczbę i masę ziaren oraz masę słomy.

Proces krzewienia w warunkach naturalnych rozpatrywano w pierwszym etapie jako procentowy udział roślin wytwarzających pędy boczne, a następnie określano tempo pojawiania się kolejnych pędów. Za początek fazy krzewienia przyjęto okres, w którym po raz pierwszy obserwowano pędy boczne.

Badania tempa wzrostu pszenicy rozpoczęto 15 dni po wschodach roślin i prowadzono w odstępach 10-dniowych w sezonie jesiennym i wiosennym. Pomiaru uwzględniały wysokość roślin od podstawy do wierzchołka najwyżej usytuowanego liścia. Długość pędów określano odległością od podstawy pędu do podstawy kłosa. Określając masę całkowitą roślin, uwzględniono masę słomy i ziarna.

Wyniki składu spektralnego promieniowania oraz stosunki DC/C w warunkach naturalnych przedstawiono w pracy Doroszewskiego i Kozyry (2001).

### 3.3.1. Pomiary składu spektralnego promieniowania słonecznego w lanach

Pomiary promieniowania prowadzono na poletkach doświadczalnych przy użyciu spektrometrii LI-1800 firmy LI-COR, wykorzystując trzy odmiany pszenicy ozimej: Fregata, Finezja, Izyda. Pomiary promieniowania całkowitego oraz promieniowania transmitowanego przez łan, wykonano w dzień bezchmurny przy wysokości Słońca  $h = 60,0^\circ$ .

Badania promieniowania wykonywano na różnych wysokościach od powierzchni gruntu. Informacje dotyczące warunków pogodowych w czasie wykonywania pomiarów spektrometrycznych, gęstości roślin, rodzaju pomiaru oraz fazy rozwojowej roślin zawiera tabela 5.

Tabela 4

Informacje dotyczące pomiarów transmisji promieniowania  
Information concerning the measurements transmission of radiation

Gatunek; Gpecies	Odmiana; Varietes	Faza roślin; Phase of plants	Obsada roślin na 1 m <sup>2</sup> ; Density of plants per m <sup>2</sup>	Data pomiaru; Date of measurement	Warunki promieniowania; Condition of radiation
pszenica ozima; winter wheat	Fregata Finezja, Izyda	liść flagowy; flag leaf początek kłoszenia; beginning of earing kłoszenie; earing	300, 450, 600	02.06.2003	zachmurzenie; cloudiness 0

### 3.4. METODYKA OPRACOWANIA WYNIKÓW

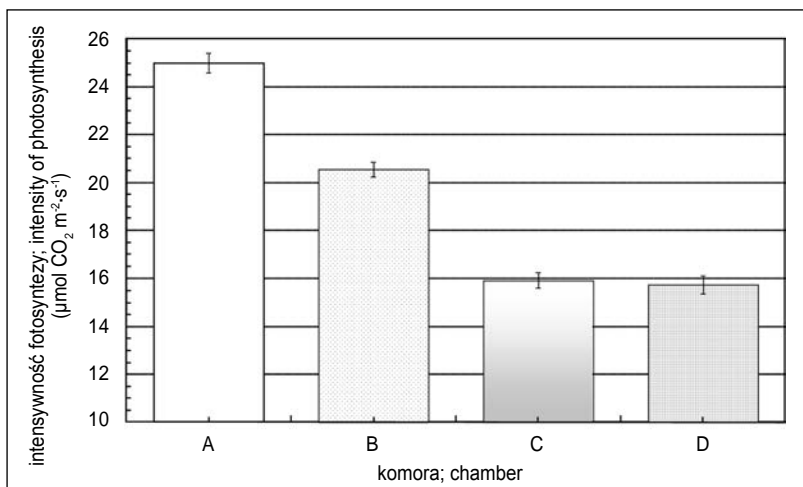
Wartości średnie badanych cech roślinnych porównywano metodą analizy wariancji wraz z przedziałami ufności. Na wykresach przedstawiono średnie wraz z ich przedziałami ufności. Jeżeli przedziały ufności dla porównywanej pary średnich zachodzą na siebie - oznacza to brak istotnej różnicy między średnimi. W przeciwnym przypadku - średnie różnią się statystycznie istotnie (na poziomie istotności  $\alpha < 0,05$ ). Długości tych przedziałów są różne, gdyż zależą one od liczebności (liczby obserwacji średniej) i od odchylenia standardowego. Obliczenia statystyczne wykonano za pomocą programu STATGRAPHICS *Plus* wersja 2.1 for Windows.

## 4. WYNIKI BADAŃ

### 4.1. PRZEBIEG ROZWOJU PSZENICY JAREJ W WARUNKACH LABORATORYJNYCH

#### 4.1.1. Intensywność fotosyntezy

Intensywność fotosyntezy w pełni rozwiniętych liści flagowych pszenicy w fazie kłoszenia, rosnącej w komorze A z niskim (0,1) stosunkiem DC/C, była o 0,8% wyższa niż w komorze B, o ponad 1/3 wyższa niż w komorach C i D (rys. 6).



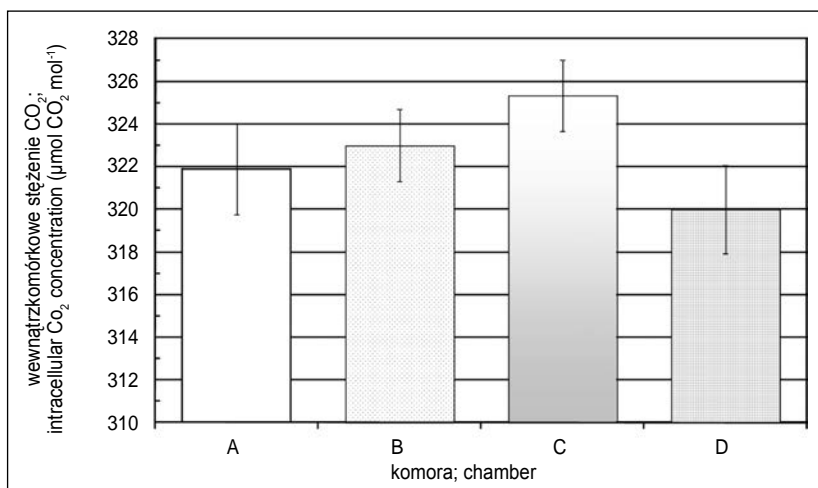
Przedziały ufności średnich nie zachodzące na siebie oznaczają istotną statystycznie różnicę między średnimi na poziomie istotności  $\alpha < 0,05$

Confidence intervals of the average non-overlapping means a statistically significant difference between the average level of significance  $\alpha < 0,05$

Rys. 6. Intensywność fotosyntezy liści flagowych w fazie kłoszenia pszenicy jarej odmiany Opatka  
Intensity of the photosynthesis of flag leaves of spring wheat cv. Opatka in the phase heading

### 4.1.2. Wewnątrzkomórkowe stężenie CO<sub>2</sub>

W liściach flagowych pszenicy stwierdzono nieznaczne zwiększenie wewnątrzkomórkowego stężenia CO<sub>2</sub> wraz ze wzrostem stosunku DC/C (komory A, B, C); dalsze zwiększenie udziału dalekiej czerwieni (komora D) powodowało spadek stężenia CO<sub>2</sub> w liściach (rys. 7). Różnicę istotną statystycznie stwierdzono pomiędzy roślinami rosnącymi w komorach C i D.

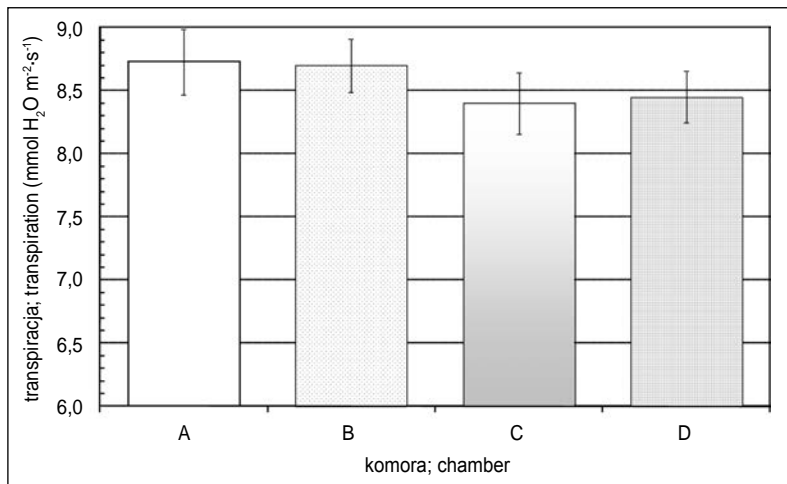


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 7. Wewnątrzkomórkowe stężenie CO<sub>2</sub> w liściach flagowych pszenicy jarej odmiany Opatka  
Intracellular CO<sub>2</sub> concentration in flag leaves of spring wheat cv. Opatka

### 4.1.3. Transpiracja i wskaźnik efektywności wykorzystania wody (WUE)

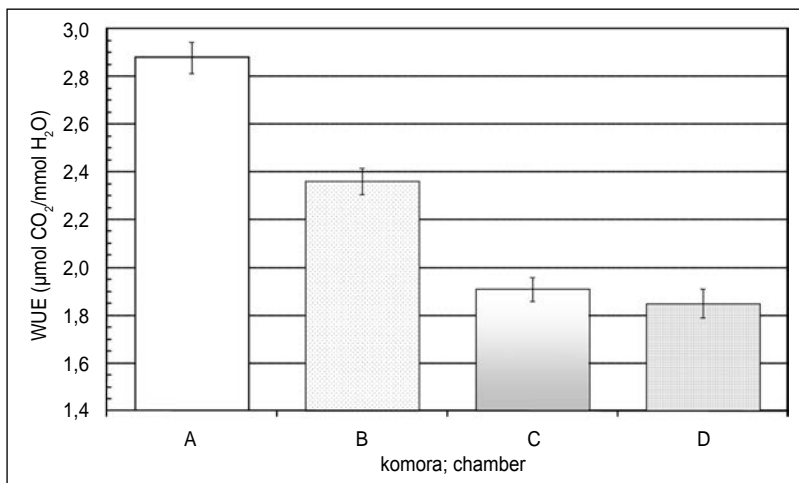
Przeprowadzone pomiary transpiracji wody w liściach pszenicy nie wykazały istotnych różnic między roślinami rosnącymi w warunkach zróżnicowanego składu spektralnego promieniowania (rys. 8).



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 8. Transpiracja liści flagowych pszenicy jarej odmiany Opatka  
Transpiration of flag leaves of spring wheat cv. Opatka

Inną wielkością opisującą transpirację jest wskaźnik wykorzystania wody w fotosyntezie – WUE (water use efficiency), który charakteryzuje wymianę gazową w organach asymilacyjnych. Dla liści flagowych wartości wskaźnika WUE były wyższe w komorach, w którym stosunek DC/C był niski (0,1 i 0,5) (rys. 9).

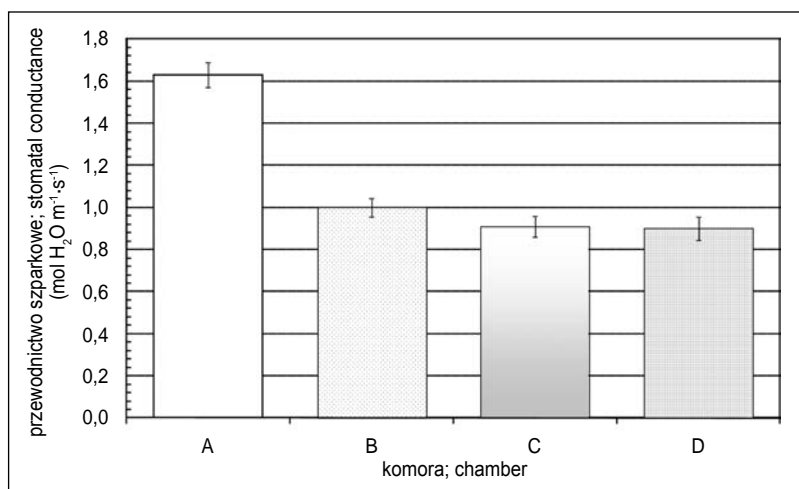


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 9. Wskaźnik WUE dla liści flagowych pszenicy jarej odmiany Opatka  
WUE index for flag leaves of spring wheat cv. Opatka

#### 4.1.4. Przewodnictwo szparkowe i liczba aparatów szparkowych

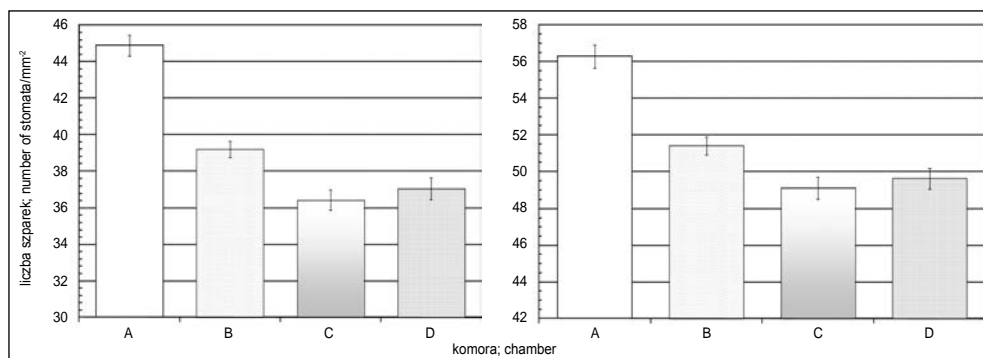
Rośliny pszenicy rosnące w warunkach o niskim napromienieniu DC, przewodziły znacznie więcej wody niż rośliny rosnące w warunkach o wyższym udziale promieniowania w tym zakresie widma (rys. 10).



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 10. Przewodnictwo szparkowe liści flagowych pszenicy jarej odmiany Opatka  
Stomatal conductance of flag leaves of spring wheat cv. Opatka

Przeprowadzono również pomiary liczby aparatów szparkowych w fazie liścia flagowego na górnej i dolnej powierzchni dobrze wykształconych liści podflagowych (rys. 11). Rośliny z komór A i B, rosnące w warunkach niskiego udziału DC wytworzyły więcej aparatów szparkowych zarówno na górnej jak i dolnej powierzchni liści niż rośliny rosnące w komorach C i D.



a) górna powierzchnia; upper surface area

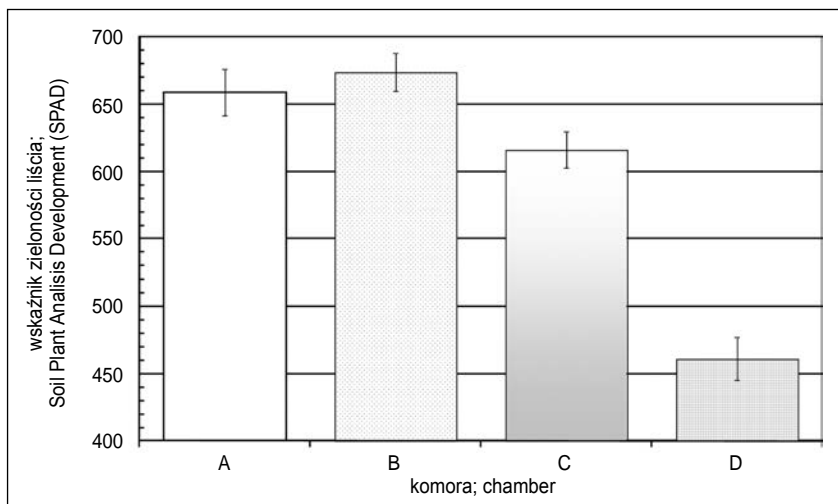
b) dolna powierzchnia; bottom surface area

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 11. Liczba aparatów szparkowych liści podflagowych pszenicy jarej odmiany Opatka  
Number of stomatal apparatuses of the under flag leaves of spring wheat cv. Opatka

#### 4.1.5. Wskaźnik zieloności liścia (SPAD)

Pomiary zawartości chlorofilu wykonano na szóstym i siódmym liściu. Rośliny przy zmniejszonej ilości DC, wytworzyły więcej chlorofilu niż rośliny w warunkach promieniowania z wysokim stosunkiem DC/C (rys. 12). Szczególnie mało chlorofilu wytworzyła pszenica przy stosunku DC/C = 1,1.



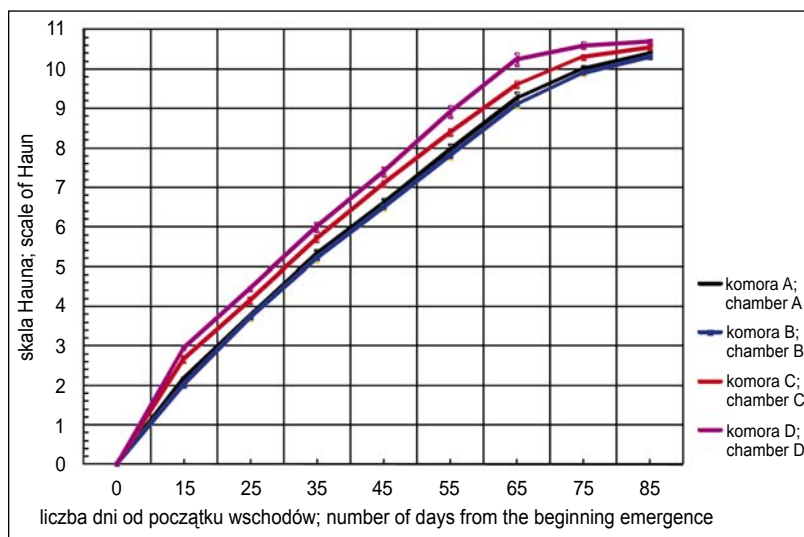
objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 12. Wskaźnik zieloności liścia w szóstym i siódmym liściu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Content of chlorophyll in the sixth and seventh leaf of spring wheat cv. Opatka

#### 4.1.6. Przebieg rozwoju roślin

Pszenica w komorach wzrostowych, z wysokim stosunkiem DC/C (1,0 i 1,1), wykazywała znacznie szybszy rozwój (mierzony skalą Hauna) niż rosnąca w warunkach, w których stosunek ten wynosił 0,1 lub 0,5 (rys. 13). Różnica w składzie spektralnym promieniowania, a zwłaszcza w stosunku DC/C pomiędzy komorami C i D była stosunkowo niewielka; jednakże rozwój roślin w komorze D był przyspieszony od 2 do 5 dni. Różnica pomiędzy rozwojem roślin w komorze A i B, a roślinami w komorze D wynosiła od 5 do 10 dni.





objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

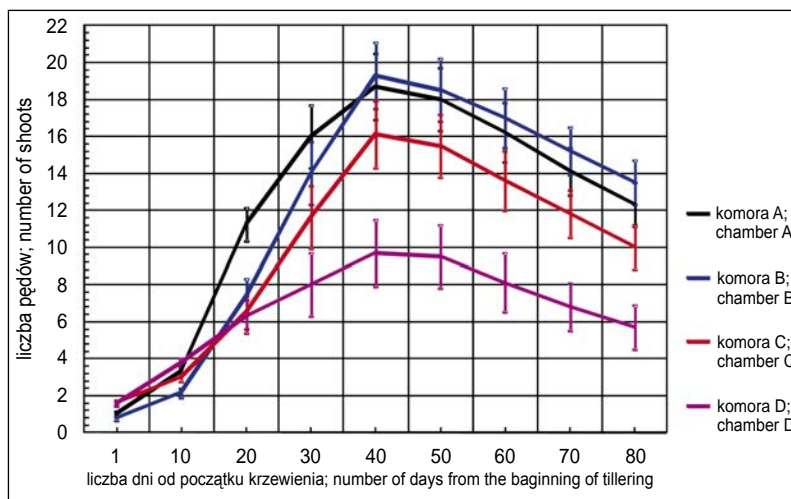
Rys. 13. Tempo rozwoju pszenicy jarej odmiany Opatka  
Rate of the development of spring wheat cv. Opatka

#### 4.1.7. Przebieg krzewienia

Na początku fazy krzewienia, stwierdzono istotnie więcej pędów bocznych u roślin rosnących w komorach, w których zastosowano promieniowanie z większym udziałem DC (komora C i D) (rys. 14). Po 20 dniach intensywność krzewienia uległa zmianie, najwięcej pędów wytworzyły rośliny w komorach o małym udziale DC, a najmniej rośliny rosnące w komorach o dużym udziale promieniowania w DC. Około czterdziestego dnia od początku tej fazy wystąpiła największa różnica między liczbą pędów roślin w komorze D, a liczbą pędów roślin w pozostałych komorach. W tym samym czasie obserwowano też powolny spadek liczby pędów u roślin we wszystkich komorach. W końcowej fazie rośliny w komorach A i B miały istotnie więcej pędów bocznych niż rośliny w komorach C i D, ponadto obserwowano różnicę w liczbie pędów pomiędzy komorami C i D. Najwięcej pędów wytworzyła pszenica rosnąca w komorze B (fot. 3 i 6).



Fot. 3. Krzewienie i kłoszenie pszenicy jarej odmiany Opatka  
Tillering and heading of spring wheat cv. Opatka



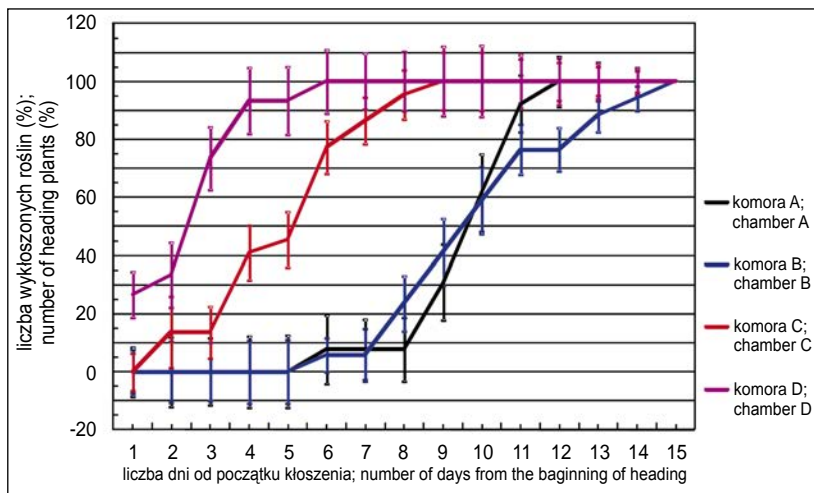
objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 14. Tempo krzewienia pszenicy jarej odmiany Opatka  
Rate of tillering of spring wheat cv. Opatka

#### 4.1.8. Przebieg kłoszenia

Kłoszenie pszenicy w obiektach o różnym składzie spektralnym promieniowania było zróżnicowane pod względem czasu rozpoczęcia fazy, długości jej trwania, jak i terminu zakończenia.

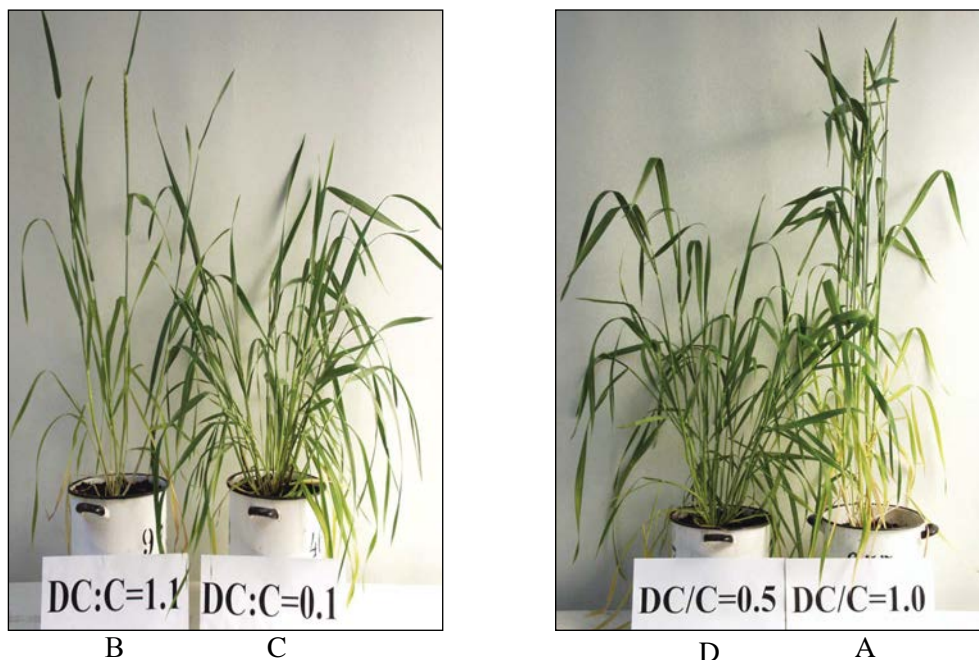
Największa różnica w tempie kłoszenia wystąpiła pomiędzy roślinami w komorze D a roślinami w komorach A i B. Najszybciej kłoszenie następowało w komorze, w której stosunek DC/C był najwyższy (1,1); wystąpiło ono o 5 dni wcześniej niż w obiektach o niższym stosunku DC/C (komora A i B) i o 1 dzień wcześniej niż w komorze C (rys. 15). Faza ta w komorze D trwała najkrócej – 6 dni, w komorach A i C – 7 dni, a w komorze B najdłużej – 10 dni. Należy jednakże zaznaczyć, że mimo, iż w komorach A i C długość okresu kłoszenia była taka sama, jego przebieg w rozpatrywanych obiektach był różny; kiedy wśród roślin w komorze A obserwowano początek kłoszenia, to w komorze C było już wykłoszonych 78% roślin, a gdy faza ta została zakończona w komorze C, to w komorze A było wykłoszonych zaledwie 30% roślin. Natomiast, gdy w komorze D faza kłoszenia została już zakończona, to w komorze B wykłoszonych było tylko 7% roślin, a w komorze A – 8%. Poza tym zróżnicowany był również termin zakończenia fazy, który w komorze D zakończył się o 3 dni wcześniej niż w komorze C, o 6 dni wcześniej niż w komorze A i o 9 dni wcześniej niż w komorze B.



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 15. Tempo kłoszenia pszenicy jarej odmiana Opatka  
Rate of heading of spring wheat cv. Opatka

Zróznicowany przebieg faz rozwojowych pszenicy w 58 dniu po wschodach przedstawia fotografia 4.

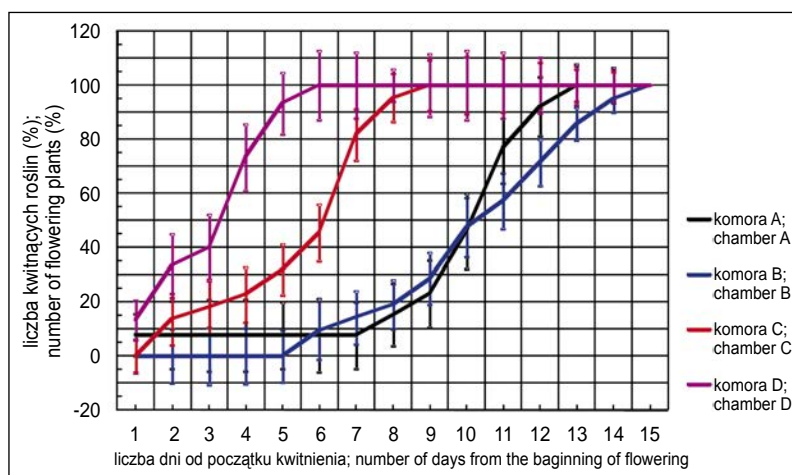


Fot. 4. Fazy rozwojowe pszenicy jarej odmiana Opatka w komorach wzrostowych, strzelanie w źdźbło (komora A, B), kłoszenie (komora C, D)  
Developmental phases of the spring wheat cv. Opatka in growth chambers, shooting of culm (chamber A, B), heading (chamber C, D)

### 4.1.9. Przebieg kwitnienia

W drugim dniu fazy kwitnienia stwierdzono istotną różnicę pomiędzy roślinami z komór B i D (rys. 16). Od trzeciego do jedenastego dnia fazy zdecydowanie najwięcej roślin kwitnących było w komorze D i C. Istotna różnica pomiędzy roślinami z komór D i C wystąpiła między 3 a 6 dniem fazy, zaś pomiędzy roślinami z komór D oraz A i B od 3 do 11 dnia fazy. Największe różnice w zaawansowaniu kwitnienia pszenicy stwierdzono szóstego dnia; w komorze D kwitły już wszystkie rośliny, w komorze C – 45%, w komorze B – 10%, a w komorze A zaledwie – 8% roślin.

Tempo kwitnienia roślin rosnących w komorze C było także szybsze od roślin rosnących w komorach A i B, istotna różnica wystąpiła pomiędzy 5 a 11 dniem tej fazy.



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 16. Tempo kwitnienia pszenicy jarej odmiany Opatka  
Rate of flowering of spring wheat cv. Opatka

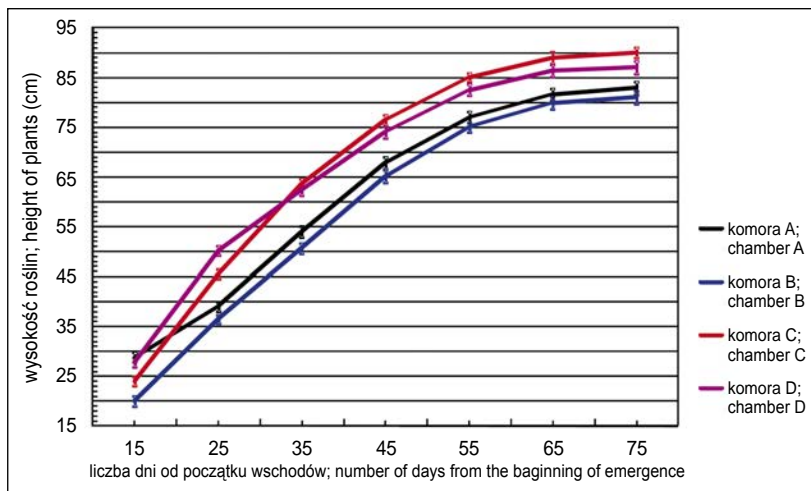
## 4.2. POKRÓJ PSZENICY JAREJ W WARUNKACH LABORATORYJNYCH

### 4.2.1. Cechy morfologiczne roślin

#### 4.2.1.1. Wysokość roślin

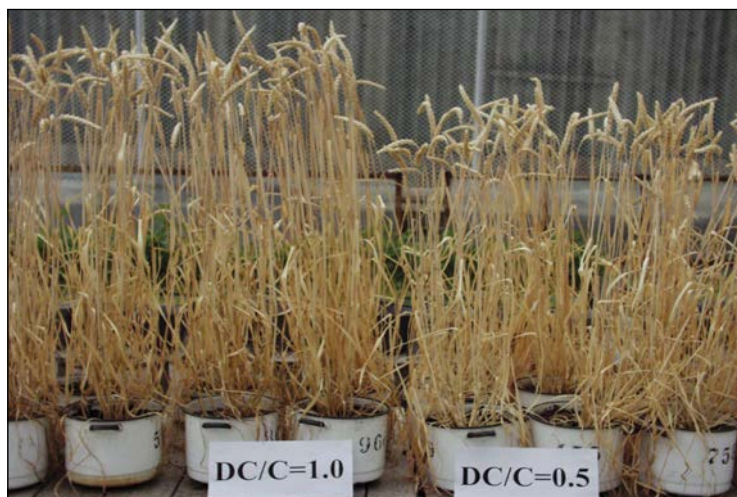
Rośliny pszenicy wykazały zróżnicowane tempo wzrostu w poszczególnych obiektach, różniących się składem spektralnym światła. W początkowej fazie wzrostu (w piętnastym dniu od początku wschodów), najdłuższe pędy wytworzyły rośliny rosnące w komorach A i D, o 5 cm krótsze rośliny w komorze C, a najkrótsze pędy

miały rośliny w komorze B (rys. 17). Między 20 a 30 dniem od początku wschodów, najdłuższe pędy posiadały rośliny w komorze D, zaś w pozostałych komorach C, A i B pędy były krótsze, odpowiednio o 5, 11 i 14 cm. Różnice te utrzymywały się przez cały okres wegetacji pszenicy. Dłuższe pędy wytworzyły rośliny w komorze C i D, czyli w obiektach gdzie promieniowanie charakteryzowało się najwyższym stosunkiem DC/C, krótsze zaś w obiekcie, w którym stosunek DC/C wynosił 0,1 i 0,5. Średnia długość pędów z komory C była większa o 9 cm względem pędów z komory B. W okresie dojrzałości pełnej najdłuższe pędy wytworzyły rośliny rosnące w komorze C (średnia długość najdłuższego pędu wyniosła 90 cm), a najkrótsze pędy wytworzyły w komorze B (81 cm) (rys. fot. 5). W komorze C najwyższa roślina osiągnęła wysokość 108 cm, a najniższa 87 cm; w komorze D najwyższa roślina osiągnęła 92 cm, a najniższa 83 cm; w komorze B wartości te wynosiły odpowiednio: 89 i 71 cm; zaś w komorze A, o najniższym stosunku DC/C (0,1) odpowiednio: 87 i 77 cm.



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

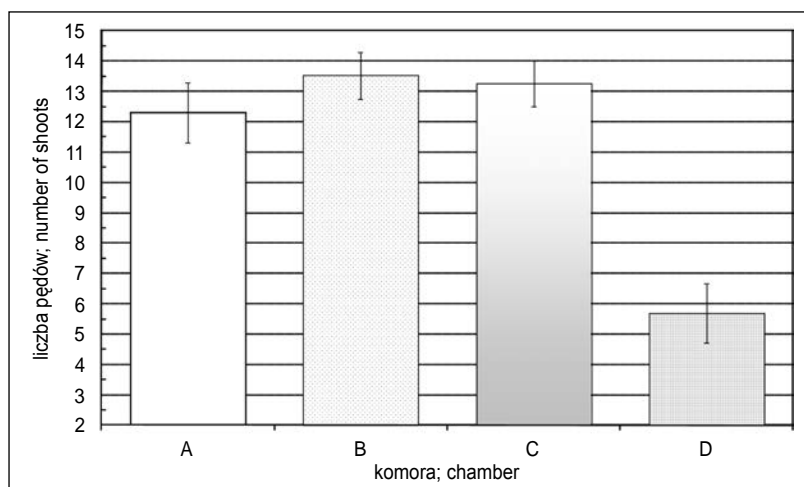
Rys. 17. Tempo wzrostu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Rate of growth of the spring wheat cv. Opatka



Fot. 5. Wysokość pszenicy jarej odmiany Opatka w komorach wzrostowych D i B  
Height of the spring wheat cv. Opatka in growth chambers D and B

#### 4.2.1.2. Liczba pędów

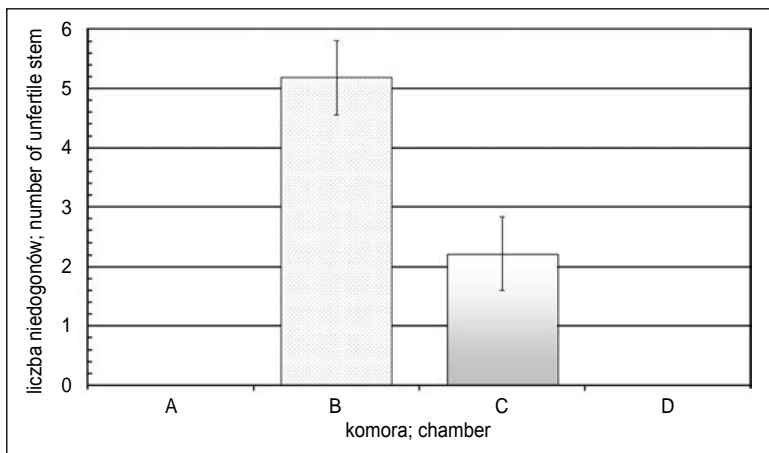
Pszenica rosnąca w komorze z promieniowaniem o wysokim stosunku DC/C (komora D), wytworzyła o ponad połowę mniej pędów kłosonośnych niż rosnąca w pozostałych komorach (rys. 18). Między pszenicą rosnącą w obiektach A, B, C nie wystąpiły istotne różnice w liczbie pędów kłosonośnych.



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 18. Liczba pędów kłosonośnych pszenicy jarej odmiany Opatka  
Number of fertile shoots of spring wheat cv. Opatka

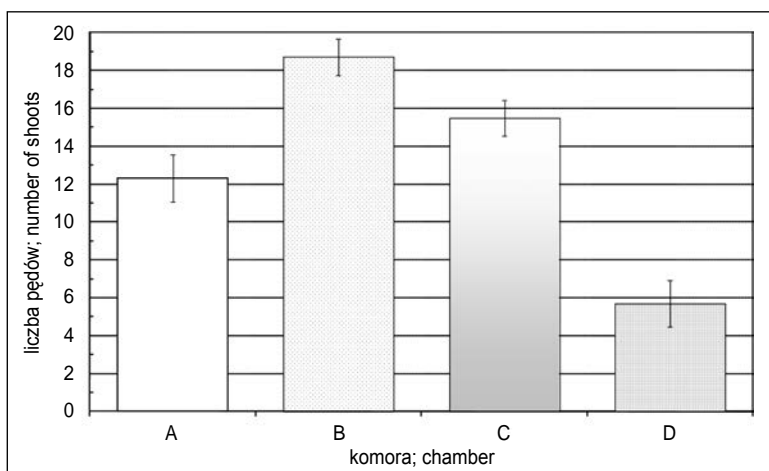
Pszenica rosnąca w komorach A i D w ogóle nie wytworzyła niedogonów. Najwięcej (ponad pięć) wytworzyły ich rośliny w komorze B, a w komorze C rośliny wytworzyły średnio ponad dwa niedogony (rys. 19).



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Ryc. 19. Liczba niedogonów pszenicy jarej odmiana Opatka  
Number of unfertile shoots of spring wheat cv. Opatka

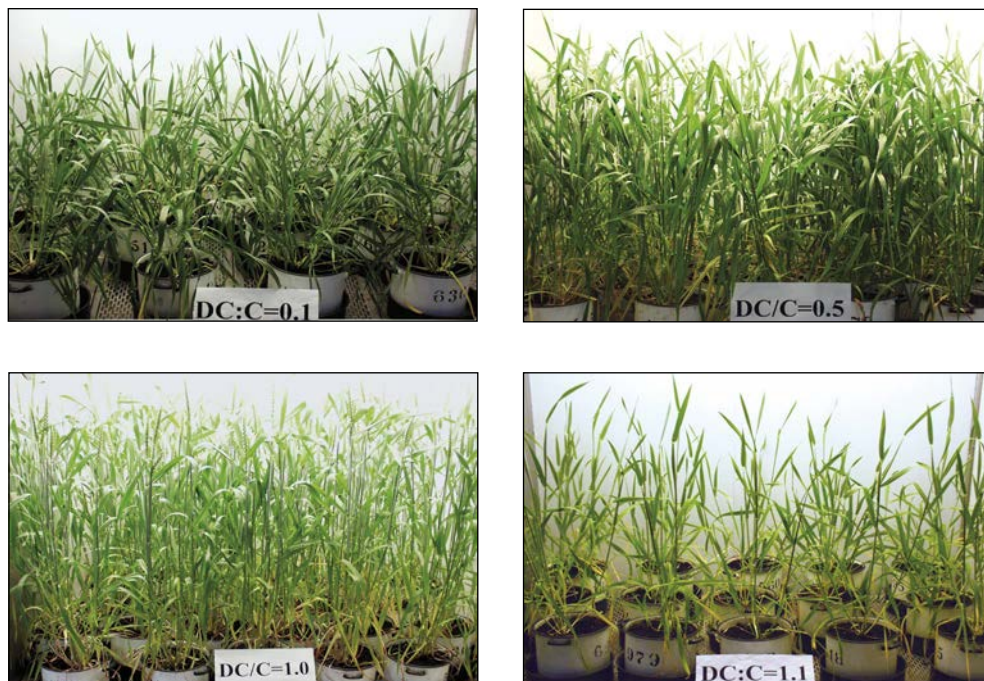
Całkowita liczba pędów (pędy kłosonośne + niedogony) pszenicy rosnącej w warunkach promieniowania o najwyższym udziale dalekiej czerwieni (komora D), była znacznie niższa niż w komorach z mniejszym udziałem DC (rys. 20). Natomiast rośliny rosnące w komorze A, w której następowało promieniowanie o najniższym stosunku DC/C, wytworzyły mniej pędów od roślin w komorach B i C. Najwięcej pędów wytworzyła pszenica w komorze B (fot. 6).



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Ryc. 20. Liczba wszystkich pędów pszenicy jarej odmiany Opatka  
Number of all shoots of spring wheat cv. Opatka



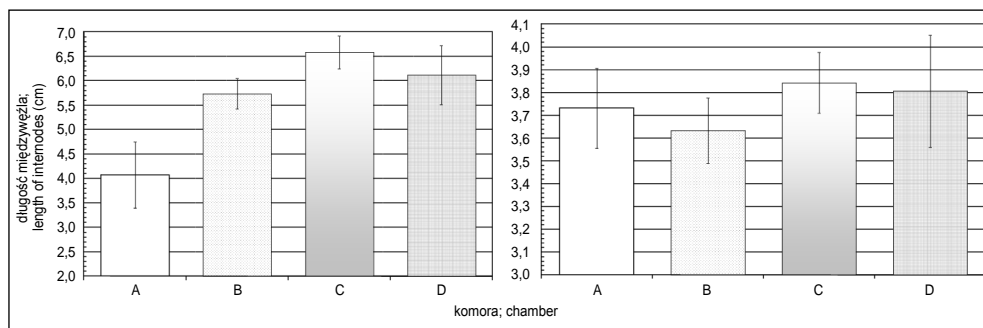


Fot. 6. Krzewienie pszenicy jarej odmiany Opatka w komorach wzrostowych  
Tillering of spring wheat cv. Opatka in growth chambers

#### 4.2.1.3. Długość międzywęźli

W przeprowadzonych badaniach analizowano wpływ warunków promieniowania na długość poszczególnych międzywęźli, oddzielnie w pędach o czterech i o pięciu międzywęźlach.

Rozpatrując pędy pszenicy o czterech międzywęźlach istotnie dłuższe pierwsze międzywęźle stwierdzono u roślin rosnących w komorze C i D, w porównaniu do pędów roślin z komory A (rys. 21a). Pierwsze międzywęźle roślin z komory C było dłuższe niż u roślin z komory B. Nie odnotowano różnic w długości pierwszego międzywęźla u pędów o pięciu międzywęźlach (rys. 21b).



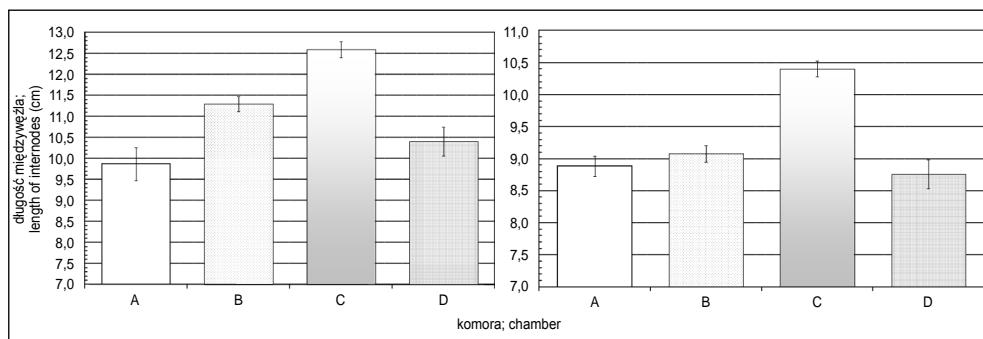
a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 21. Długość pierwszego międzywęźła pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Length of first internodes of shoot of the spring wheat cv. Opatka

Analiza pędów pszenicy o czterech międzywęźlach wykazała, że zdecydowanie najdłuższe drugie międzywęźła wytworzyły rośliny w komorze C (rys. 22a). Pszenica w komorze B wytworzyła drugie międzywęźła dłuższe niż w komorach A i D. Drugie międzywęźle w pędach o pięciu międzywęźlach roślin z komory C było istotnie dłuższe od analogicznych pędów roślin z pozostałych komór (rys. 22b).



a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

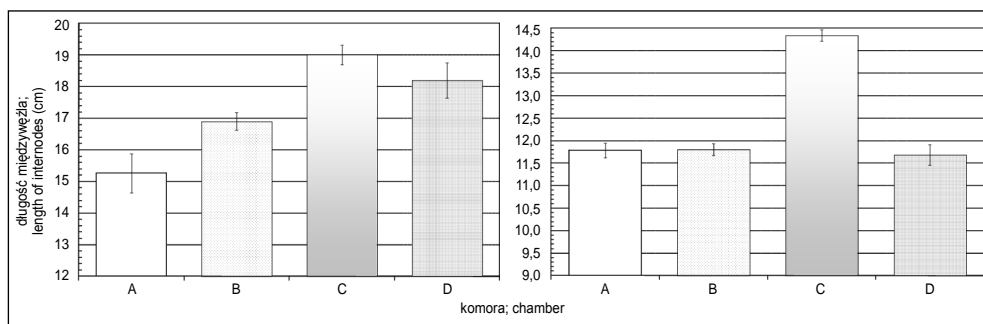
b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 22. Długość drugiego międzywęźła pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Length of second internode of shoot of the spring wheat cv. Opatka

Analizując trzecie międzywęźła pszenicy o czterech międzywęźlach stwierdzono, że były one dłuższe u roślin w komorach C i D niż u roślin rosnących w komorach A i B (rys. 23a). Wystąpiła też istotna różnica w długości trzeciego międzywęźła pomiędzy roślinami w komorach A i B, dłuższe międzywęźła wytworzyła pszenica rosnąca przy wyższym stosunku DC/C (rys. 23a). Długość trzeciego międzywęźła

pędu o pięciu międzywęzłach roślin w komorze C była zdecydowanie większa od roślin w pozostałych komorach (rys. 23b).



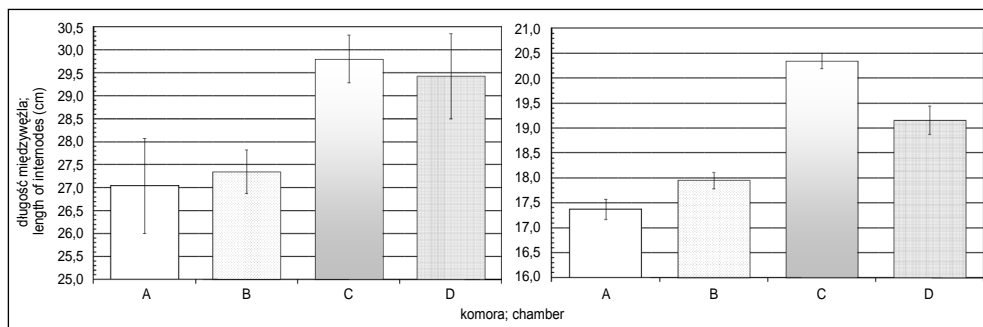
a) pędy o czterech międzywęzłach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęzłach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 23. Długość trzeciego międzywęzła pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Length of the third internode of shoot of the spring wheat cv. Opatka

Długość czwartego międzywęzła pędu pszenicy, o czterech i pięciu międzywęzłach w komorach C i D była większa niż w komorach A i B, o niskim stosunku DC/C (rys. 24a). Poza tym wśród pędów o pięciu międzywęzłach wystąpiły istotne różnice pomiędzy długością czwartego międzywęzła roślin z komory C i D oraz B i C (rys. 24b).



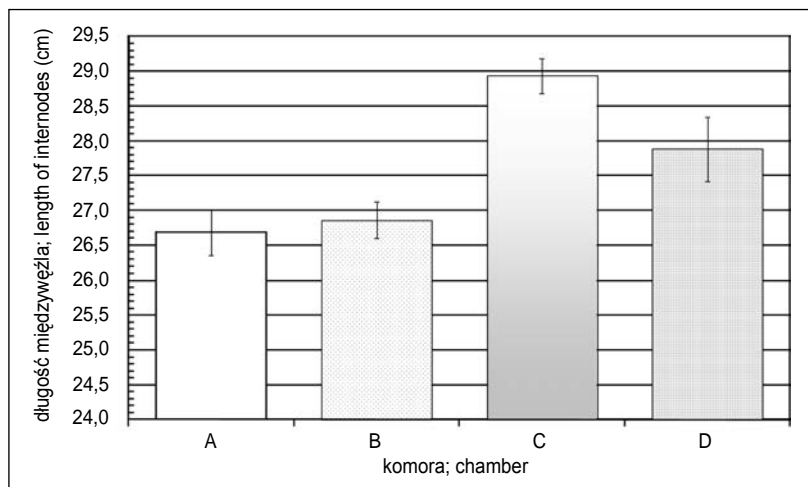
a) pędy o czterech międzywęzłach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęzłach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 24. Długość czwartego międzywęzła pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Length of the fourth internode of shoot of the spring wheat cv. Opatka

Piąte międzywęzła pędu pszenicy o pięciu międzywęzłach były istotnie dłuższe w warunkach zwiększonej ilości DC (komora C i D) w stosunku do roślin rosnących w komorach o małej ilości DC (komora A i B) (rys. 25).

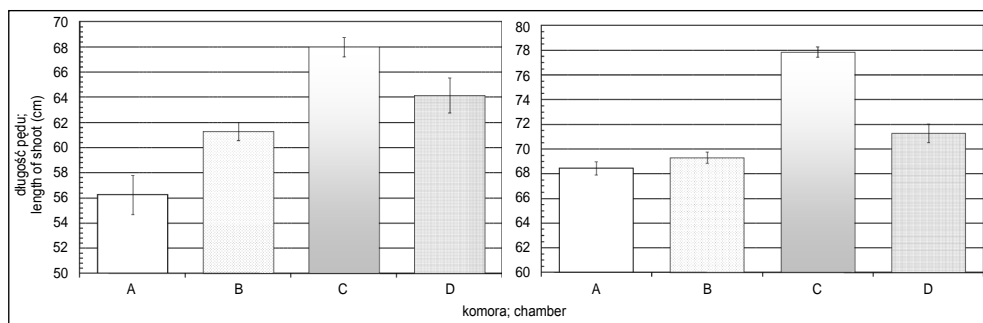


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 25. Długość piątego międzywęźla pędu pszenicy jarej odmiany Opatka o pięciu międzywęźlach  
Length of the fifth internode of the spring wheat cv. Opatka with five internodes

#### 4.2.1.4. Długość pędów

Najdłuższe pędy o czterech międzywęźlach, wytworzyły rośliny pszenicy w komorze C, w której stosunek DC/C wynosił 1,0. W stosunku do pędów z komory C rośliny rosnące w komorze D wytworzyły o 4 cm krótsze pędy, w komorze B o ponad 6 cm krótsze i o prawie 12 cm krótsze w komorze A (rys. 26a). Również pędy o pięciu międzywęźlach były zdecydowanie najdłuższe u pszenicy rosnącej w komorze C, o 6,5 cm dłuższe niż w komorze D, o ponad 8 cm dłuższe niż w komorze B i o 9,7 cm dłuższe niż w komorze A (rys. 26b). Długość pędów roślin w komorze D, o pędach z pięcioma międzywęźlami, była większa niż w komorach A i B.



a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

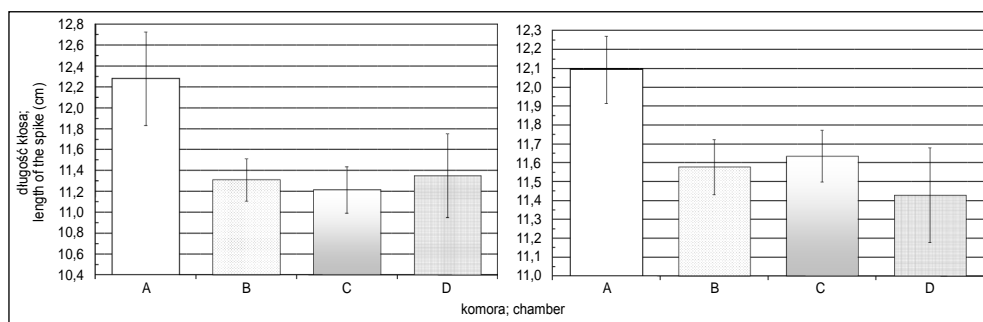
b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 26. Długość pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Length of the shoot of spring wheat cv. Opatka

### 4.2.1.5. Długość kłosa

Najdłuższe kłosa w pędach o czterech i pięciu międzywęźlach wykształciła pszenica rosnąca w komorze A (rys. 27). Również maksymalną długość kłosa stwierdzono u roślin rosnących w komorze A. W pędzie o czterech międzywęźlach – 15,0 cm, a w pędzie o pięciu międzywęźlach – 15,5 cm (tab. 6). Średnia długość kłosów w pędach o czterech i o pięciu międzywęźlach była podobna (rys. 27).



a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 27. Długość kłosa pszenicy jarej odmiany Opatka  
Length of the spike of the spring wheat cv. Opatka

Tabela 6

Maksymalne i minimalne długości kłosa pszenicy w komorach wzrostowych;  
Maximum and minimal lengths of the spike of the wheat in growth chambers

	Pędy o czterech międzywęźlach; Shoots with four internodes				Pędy o pięciu międzywęźlach; Shoots with five internodes			
	A	B	C	D	A	B	C	D
Max	15,0	13,7	14,5	14,0	15,5	14,6	14,9	13,5
Min	10,0	9,8	6,9	8,5	8,5	9,0	3,8	9,0

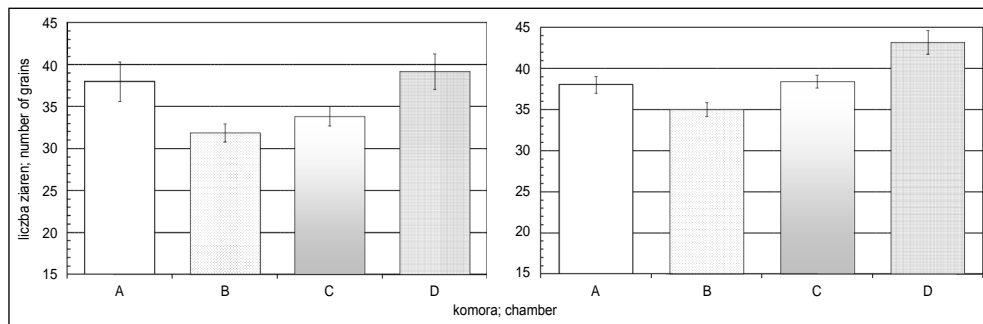
A, B, C, D – komory; chambers

## 4.3. PŁONOWANIE PSZENICY JAREJ W WARUNKACH LABORATORYJNYCH

### 4.3.1. Liczba ziaren

Pędy pszenicy o czterech międzywęźlach, rosnącej w komorach A i D, wytworzyły więcej ziaren niż pędy w komorach B i C (rys. 28a). Natomiast pędy o pięciu międzywęźlach z komory D, wytworzyły więcej ziaren niż rośliny rosnące w pozostałych obiektach (rys. 28b). Poza tym rośliny z komory A i C wytworzyły więcej

ziaren niż rośliny z komory B. Maksymalna liczba ziaren pszenicy na pojedynczym pędzie o czterech międzywęźlach wynosiła 58 (komora D), zaś na pędzie o pięciu międzywęźlach 62 (komora D).



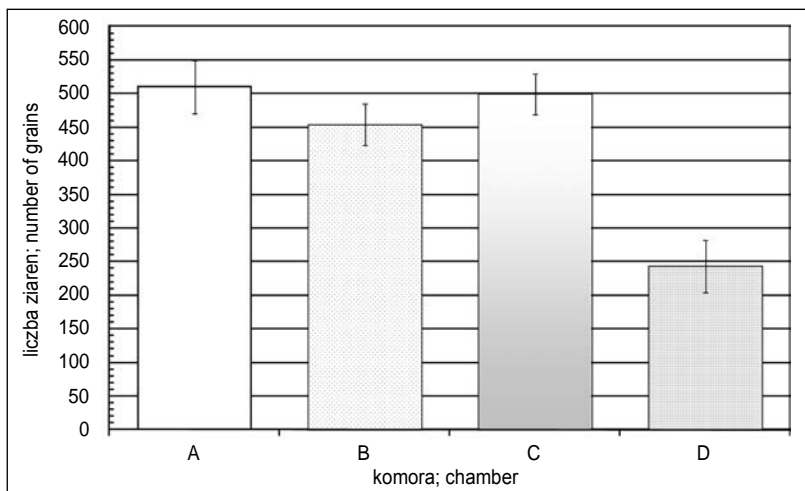
a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 28. Liczba ziaren z pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Number of grains of the shoot of the spring wheat cv. Opatka

W przeciwieństwie do pojedynczych pędów pszenicy, całe rośliny wytworzyły najmniej ziaren w obiekcie z promieniowaniem o najwyższym stosunku DC/C (komora D), o połowę mniej niż rośliny rosnące w komorach A i C i o ponad 200 ziaren mniej niż w komorze B (rys. 29). Podobne relacje wystąpiły pomiędzy roślinami o maksymalnej liczbie ziaren w każdym z obiektów, roślina w komorze A wytworzyła ponad 700, a w komorze D – 500 ziaren.

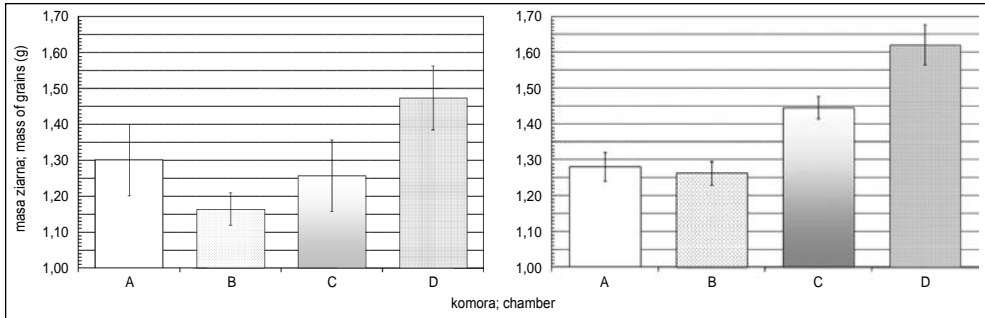


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 29. Liczba ziaren z rośliny pszenicy jarej odmiany Opatka  
Number of grains of the spring wheat cv. Opatka

### 4.3.2. Masa ziarna

Największą masę ziarna z pojedynczego pędu pszenicy o czterech i pięciu międzywęźlach wytworzyły rośliny rosnące w komorze D (rys. 30).



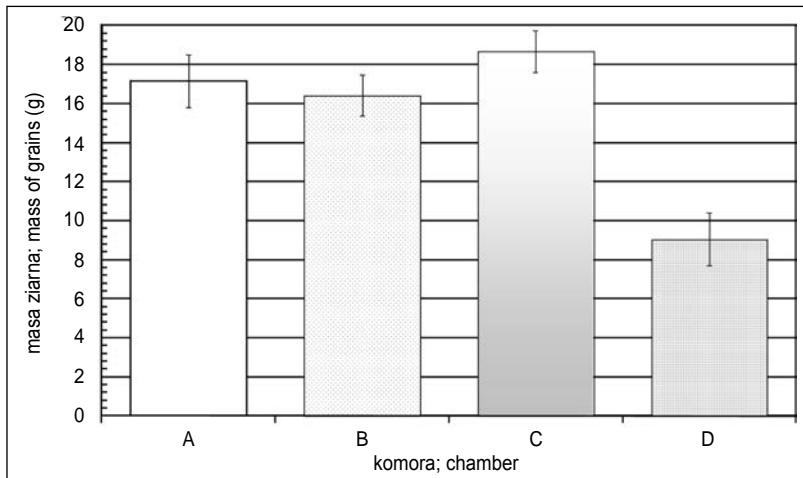
a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 30. Masa ziarna z pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Mass of grains of the shoot of the spring wheat cv. Opatka

Uwzględniając plon ziarna z całych roślin, pszenica rosnąca w komorach A, B i C wytworzyła podobną masę ziaren, dwukrotnie wyższą od roślin rosnących w komorze D (rys. 31).

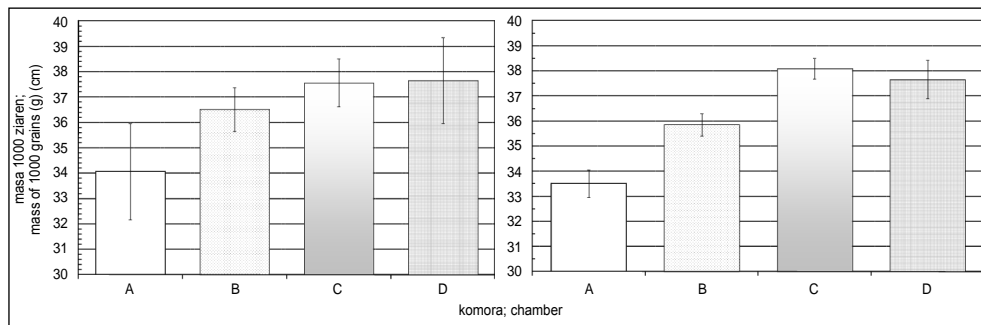


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 31. Masa ziarna z rośliny pszenicy jarej odmiany Opatka  
Mass of the grain of the plant spring wheat cv. Opatka

### 4.3.3. Masa 1000 ziaren

Masa 1000 ziaren (MTZ) z pojedynczych pędów pszenicy o czterech międzywęźlach różniła się istotnie jedynie pomiędzy roślinami rosnącymi w komorach A i C (rys. 32a). MTZ z pędów o pięciu międzywęźlach roślin z komory A, była zdecydowanie niższa od pędów z pozostałych komór, natomiast MTZ z pędów roślin z komory B była mniejsza niż roślin z komór C i D, ale większa niż z roślin komory A. Największą MTZ osiągnęły pędy roślin rosnących w komorach C i D (rys. 32b).



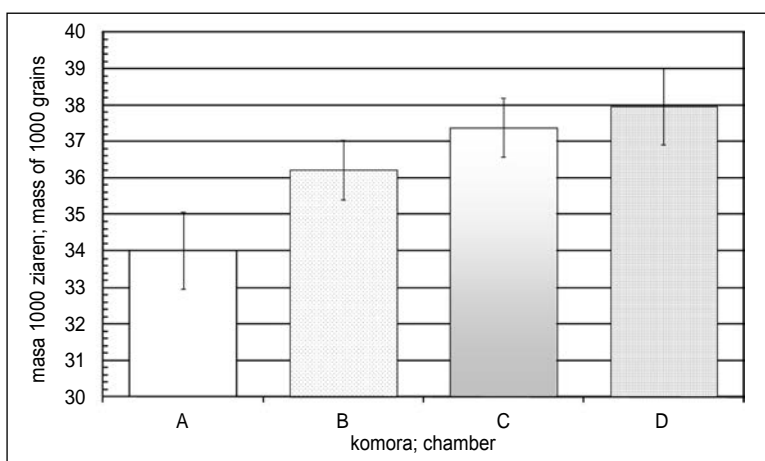
a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 32. Masa 1000 ziaren z pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Mass of 1000 grains of the shoot of the spring wheat cv. Opatka

Najniższa MTZ całej rośliny pszenicy, podobnie jak większości pędów, charakteryzowała rośliny rosnące przy niskim stosunku DC/C, a najwyższa wśród roślin z komór o najwyższym stosunku DC/C (rys. 33).



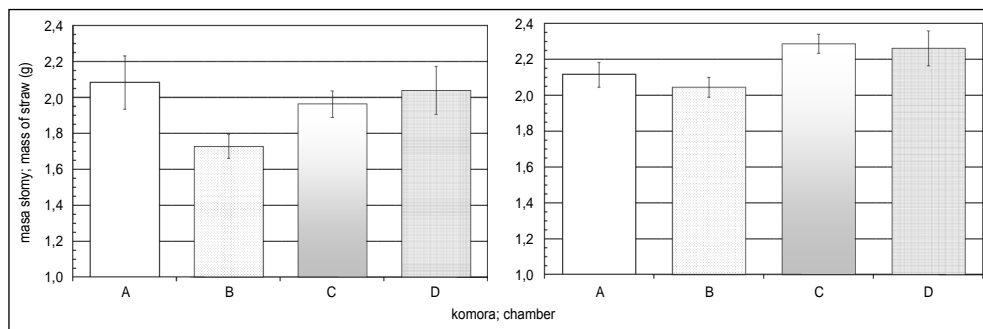
objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 33. Masa 1000 ziaren z pojedynczej rośliny pszenicy jarej odmiany Opatka  
Mass of 1000 grains of the single plant of spring wheat cv. Opatka



#### 4.3.4. Masa słomy

Masa słomy pędu o czterech międzywęźlach z komory B była najmniejsza ze wszystkich obiektów (rys. 34a). Masa słomy pojedynczego pędu o pięciu międzywęźlach, była największa z roślin w komorze C, istotnie większa w porównaniu do masy roślin z komór A i B (rys. 34b).



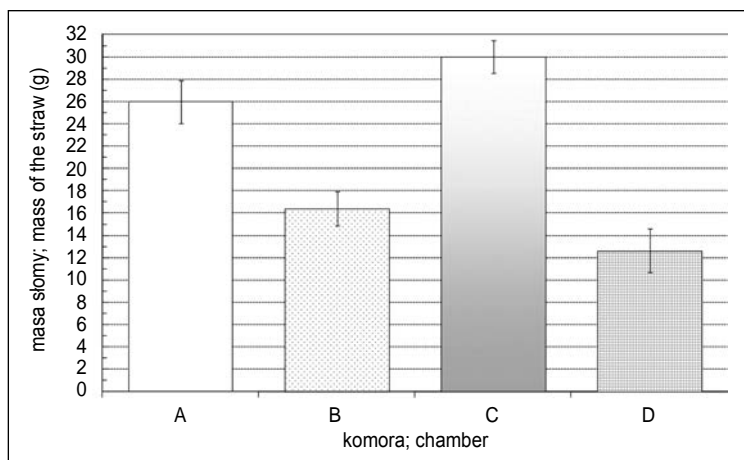
a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 34. Masa słomy pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Mass of the straw of the shoot of the spring wheat cv. Opatka

Masa słomy wszystkich pędów pojedynczej rośliny pszenicy była bardzo zróżnicowana, nie wykazując zależności od stosunku DC/C największa wystąpiła w komorach C i A, a najmniejsza w komorach B i D (rys. 35).

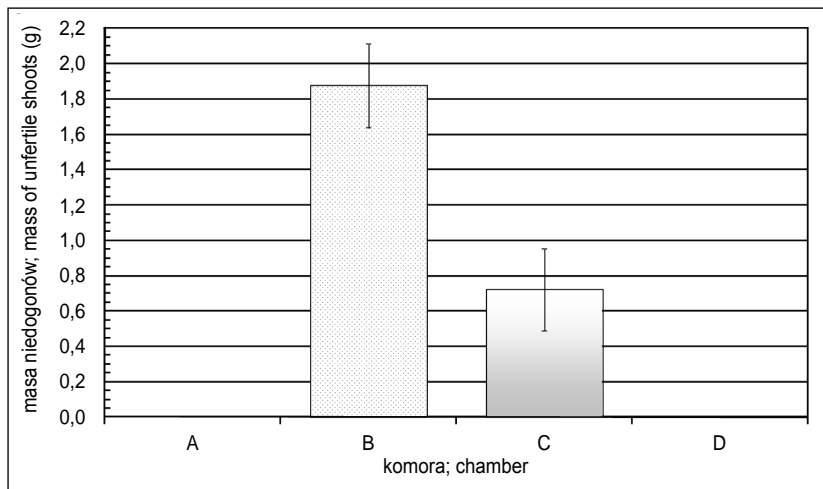


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 35. Masa słomy pędów pojedynczych roślin pszenicy jarej odmiany Opatka  
Mass of the straw of shoots of single plants spring wheat cv. Opatka

### 4.3.5. Masa niedogonów

Największą masę niedogonów wytworzyły rośliny z komory B i ponad dwukrotnie mniej z komory C (rys. 36). Rośliny z komór A i B, a więc rosnące w warunkach promieniowania o najwyższym i najniższym stosunku DC/C w ogóle nie wytworzyły niedogonów.

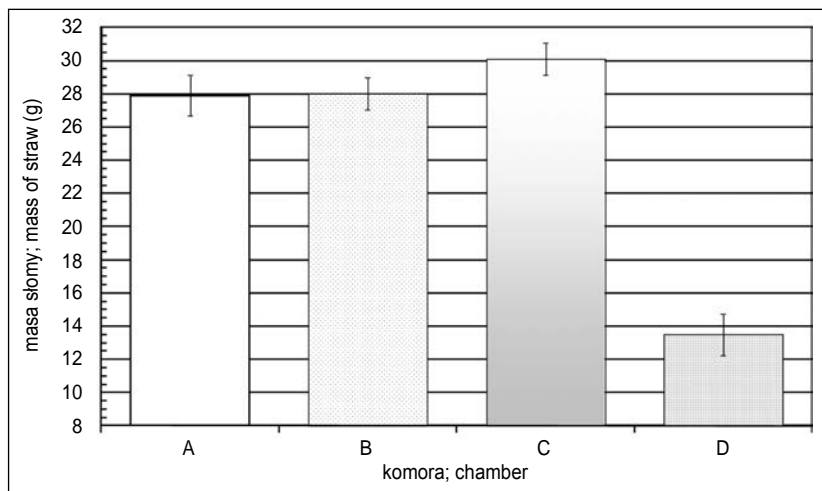


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 36. Masa niedogonów roślin pszenicy jarej odmiany Opatka  
Mass of the unfertile shoots of plants spring wheat cv. Opatka

### 4.3.6. Całkowita masa słomy

Całkowita masa słomy (masa słomy pędów + masa niedogonów + masa resztek) pojedynczej rośliny pszenicy rosnącej w komorach A, B i C była bardzo podobna, natomiast rośliny rosnące w komorze D o najwyższym stosunku DC/C, wytworzyły masę słomy o połowę od nich mniejszą (rys. 37).



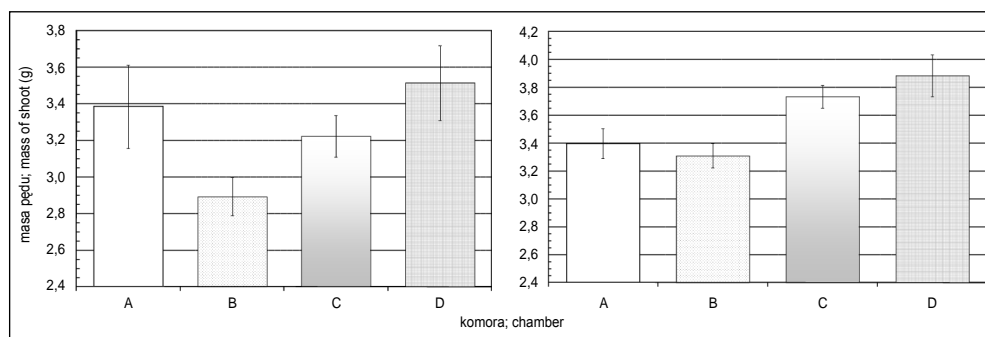
objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 37. Całkowita masa słomy (masa słomy pędów + masa niedogonów + masa resztek) pojedynczej rośliny pszenicy jarej odmiany Opatka

Total mass of straw (mass of the straw of shoots + mass of the unfertile shoots + mass of residues) of the single plant spring wheat cv. Opatka

#### 4.3.7. Całkowita masa pędu

Całkowita masa pędu (słoma + ziarno) pszenicy zarówno o czterech jak i o pięciu międzywęźlach z komory B, była mniejsza od masy pędów roślin z pozostałych komór (rys. 38a, 38b). Rośliny w komorze D o najwyższym stosunku DC/C wytworzyły największą całkowitą masę pędów.



a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

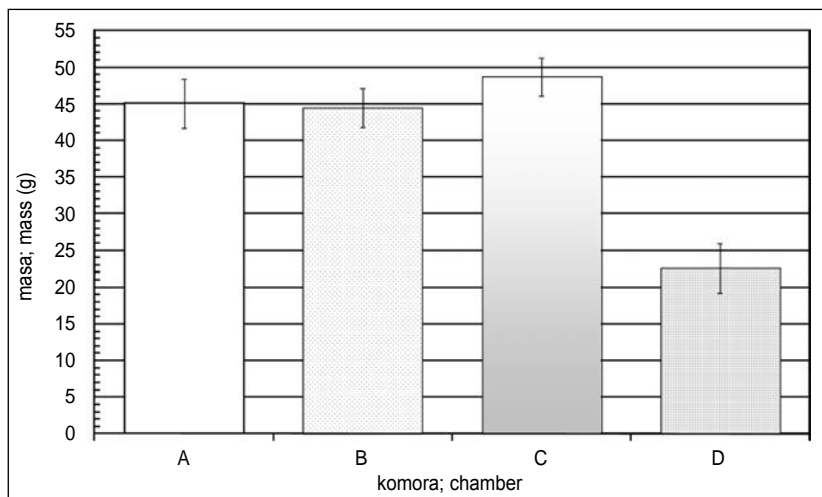
b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 38. Całkowita masa pojedynczego pędu pszenicy jarej odmiany Opatka

Total mass of the single shoot of the spring wheat cv. Opatka

Całkowita masa roślin pszenicy (słoma + ziarno) z komór A, B i C była bardzo podobna, natomiast zdecydowanie mniejsza roślin otrzymujących promieniowanie o największej ilości dalekiej czerwieni (komora D) (rys. 39).

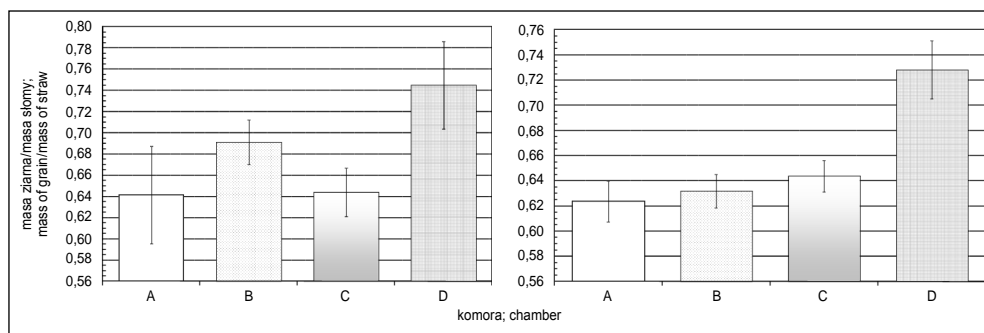


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 39. Całkowita masa pojedynczej rośliny pszenicy jarej odmiany Opatka  
Total mass of the single plant spring wheat cv. Opatka

#### 4.3.8. Stosunek masy ziarna do masy słomy

Najwyższy stosunek masy ziarna do masy słomy charakteryzował rośliny w komorze D (rys. 40a). Nieco niższa wartość tego stosunku wystąpiła dla pędów o pięciu niż o czterech międzywęźlach (rys. 40b).



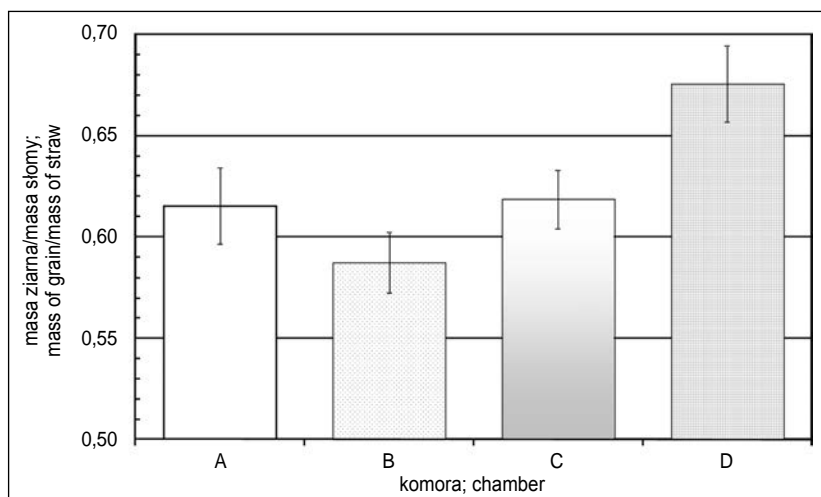
a) pędy o czterech międzywęźlach;  
shoots with four internodes

b) pędy o pięciu międzywęźlach;  
shoots with five internodes

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 40. Stosunek masy ziarna do masy słomy pędu pszenicy jarej odmiany Opatka  
Ratio of mass of the grain to mass of the straw of the shoot of the spring wheat cv. Opatka

Najwyższy stosunek całkowitej masy ziarna do całkowitej masy słomy rośliny wystąpił w komorze D (rys. 41). Poza tym istotna różnica w stosunku masy ziarna do masy słomy wystąpiła pomiędzy roślinami z komór C i B.



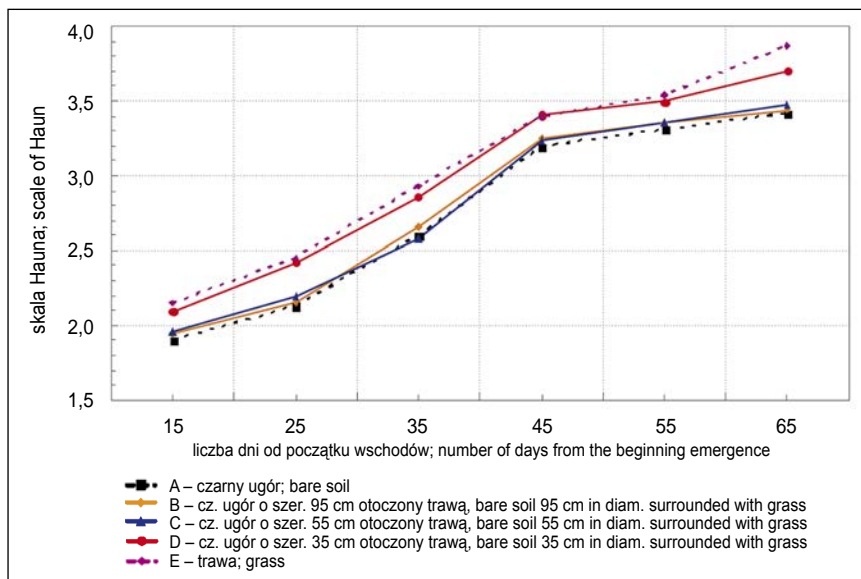
objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 41. Stosunek masy ziarna do masy słomy całej rośliny pszenicy jarej odmiany Opatka  
Ratio of the mass of the grain to the mass of the straw of a single plant spring wheat cv. Opatka

## 4.4. ROZWÓJ PSZENICY OZIMEJ W WARUNKACH NATURALNYCH

### 4.4.1. Przebieg rozwoju

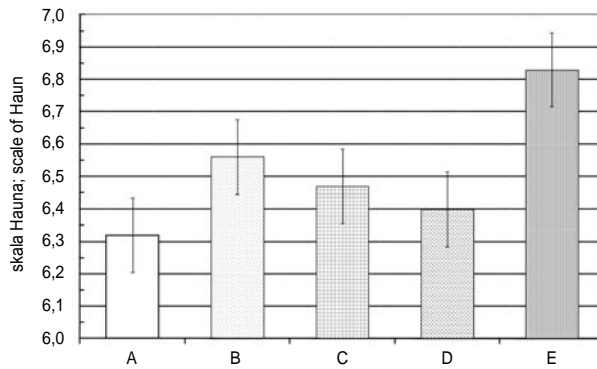
Pierwszą istotną różnicą w tempie rozwoju pszenicy, mierzoną wg skali Hauna (1973), obserwowano już po 14 dniach od początku wschodów (rys. 48). Rozwój roślin rosnących w otoczeniu trawy (obiekt E) i w bliskim jej sąsiedztwie (obiekt C i D) był znacznie przyspieszony w porównaniu do obiektów z czarnego ugoru (obiekt A) i czarnego ugoru, poza którym rosła trawa w odległości 47,5 cm (obiekt B). W następnych dniach zaznaczył się szczególnie przyspieszony rozwój pszenicy w obiekcie E i w nieco mniejszym stopniu w obiekcie D. Różnica w tempie rozwoju między roślinami rosnącymi w obiektach A i B, a roślinami z pozostałych obiektów dochodziła nawet do 10 dni i utrzymywała się do końca późnej jesieni.



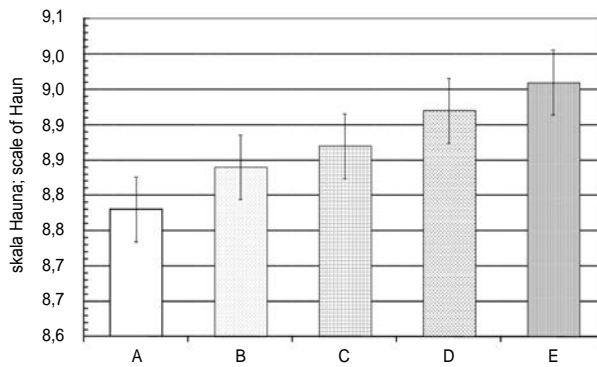
Rys. 42. Tempo rozwoju pszenicy ozimej odmiany Kobra w sezonie jesiennym  
Dynamics of the development of the winter wheat cv. Kobra in the autumn season

Różnice w rozwoju roślin wystąpiły ponownie na wiosnę. W fazie siódmego liścia, zdecydowanie szybsze tempo rozwoju wykazywały rośliny rosnące w najbliższym otoczeniu trawy (rys. 43a).

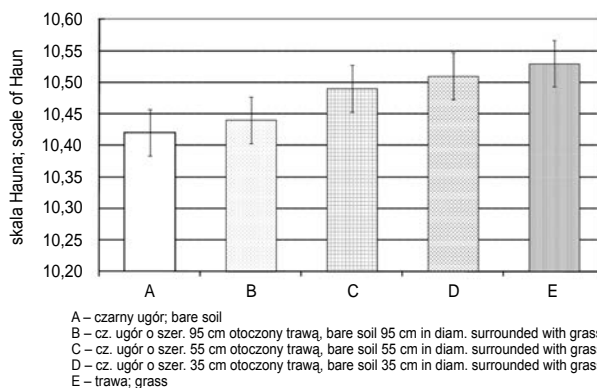
Początek kłoszenia pszenicy zaobserwowano 19 maja (w 225 dniu od początku wschodów). Różnica dotyczące początku kłoszenia oraz oceny stanu roślin na początku fazy kwitnienia (27 maja, 233 dzień od pocz. wsch.) była istotna pomiędzy roślinami z obiektu E, a roślinami z pozostałych obiektów. Zdecydowane przyspieszenie rozwoju pszenicy rosnącej w tym obiekcie nadal trwało w kolejnych fazach rozwojowych (rys. 43b); na rysunku 43c przedstawiony jest rozwój pszenicy w 254 dniu od początku wschodów tj. w fazie wydłużania się źdźbła z kłosem.



a) w 177 dniu od początku wschodów; in the 177 day from the beginning of emergence



b) w 233 dniu od początku wschodów; in the 233 day from the beginning of emergence

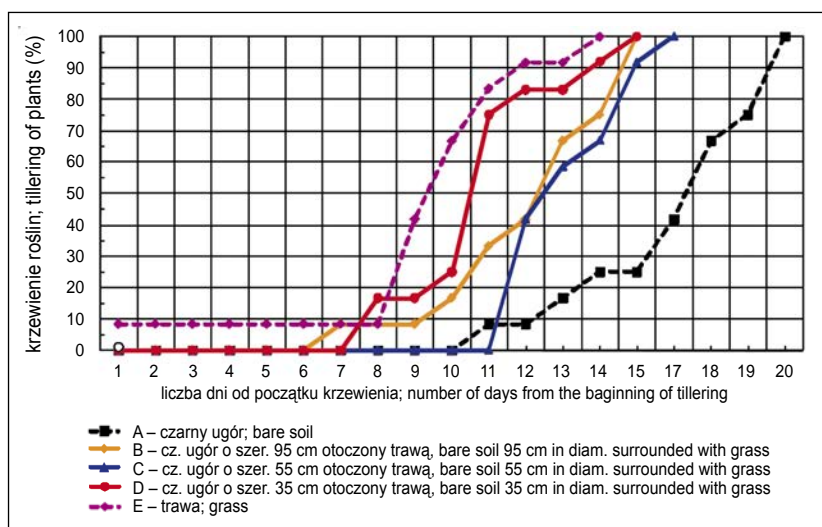


c) w 254 dniu od początku wschodów; in the 254 day from the beginning of emergence  
 objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 43. Tempo rozwoju pszenicy ozimej odmiana Kobra w sezonie wiosennym  
 Dynamics of the development of winter wheat cv. Kobra in the spring season

#### 4.4.2. Przebieg krzewienia

Początek krzewienia pszenicy rosnącej w obiektach z trawą, obserwowano znacznie wcześniej niż w obiekcie z czarnym ugorzem (rys. 44). Proces pojawiania się pędów bocznych u roślin rosnących w wazonach umieszczonych w trawie rozpoczęło się o sześć dni wcześniej niż w pozostałych obiektach. Istotne różnice w krzewieniu pomiędzy roślinami rosnącymi w trawie a roślinami z pozostałych obiektów wystąpiły dziewiątego i dziesiątego dnia fazy, więcej rozkrzewionych roślin obserwowano w obiekcie z trawą. W kolejnych dniach (11 i 12 dnia) również rośliny rosnące w obiekcie z niewielką odległością do trawy (ok. 17 cm) wykazywały istotnie szybsze pojawianie się pędów bocznych. W następnych dniach, aż do zakończenia fazy, zaznaczył się wolniejszy rozwój roślin w czarnym ugorze w porównaniu z roślinami, których sąsiedztwo stanowiła bliżej lub dalej rosnąca trawa.



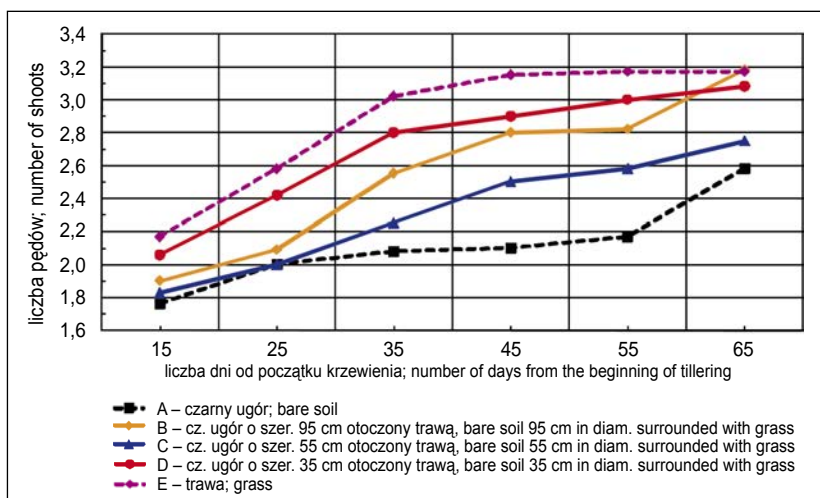
Rys. 44. Procentowy udział krzewiących się roślin pszenicy ozimej odmiany Kobra w sezonie jesiennym

Percentage of tillering plants of the winter wheat of cv. Kobra in the autumn season

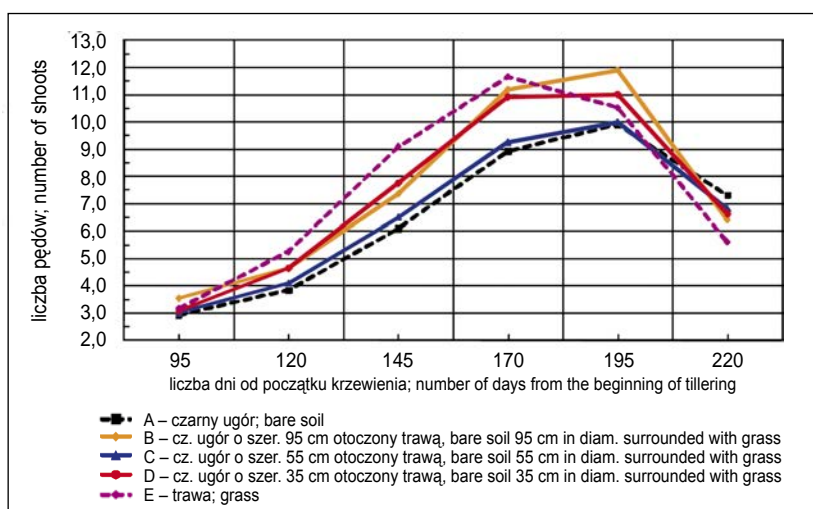
Oprócz różnic w początku wystąpienia fazy krzewienia, określanych procentowym udziałem roślin, które wytworzyły pędy boczne, obserwowano też zróżnicowany przyrost liczby tych pędów na roślinie. Pomiędzy 25 a 45 dniem krzewienia, rośliny w obiektach E i D, wytworzyły większą liczbę pędów niż w pozostałych obiektach (rys. 45). Po 55 dniach tej fazy istotnie mniej pędów wytworzyły rośliny rosnące na czarnym ugorze. Późną jesienią również istotnie mniej wytworzyły ich rośliny rosnące w obiekcie C. Po przezimowaniu, pomiędzy 120 a 170 dniem obserwowano istotną różnicę w liczbie pędów roślin rosnących w trawie, w porównaniu z roślinami z innych obiektów (rys. 46). Około 195 dnia fazy w obiektach A, B



i C obserwowano maksymalną liczbę pędów, podczas gdy w obiektach D i E pędy zaczęły już obumierać. W końcowej fazie badań, rośliny pszenicy rosnące w trawie, które wytworzyły najwięcej pędów, najbardziej zredukowały ich liczbę z 11,5 do 5,5. Natomiast pszenica z czarnego ugoru w całym sezonie posiadała najmniej pędów, jednocześnie w końcowej fazie również najmniej ich zredukowała, co spowodowało, że w czasie zbiorów rośliny te miały więcej pędów od roślin z trawy.



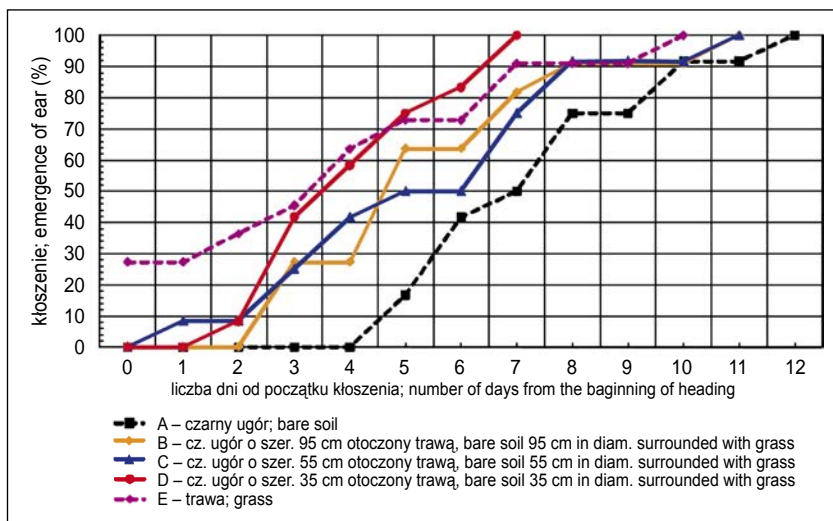
Rys. 45. Tempo pojawiania się jesienią pędów pszenicy ozimej odmiany Kobra  
Dynamics of appearing of shoots of winter wheat cv. Kobra in autumn



Rys. 46. Tempo krzewienia się wiosną pszenicy ozimej odmiany Kobra  
Dynamics of tillering of winter wheat cv. Kobra in spring

#### 4.4.3. Przebieg pojawiania się kłosów

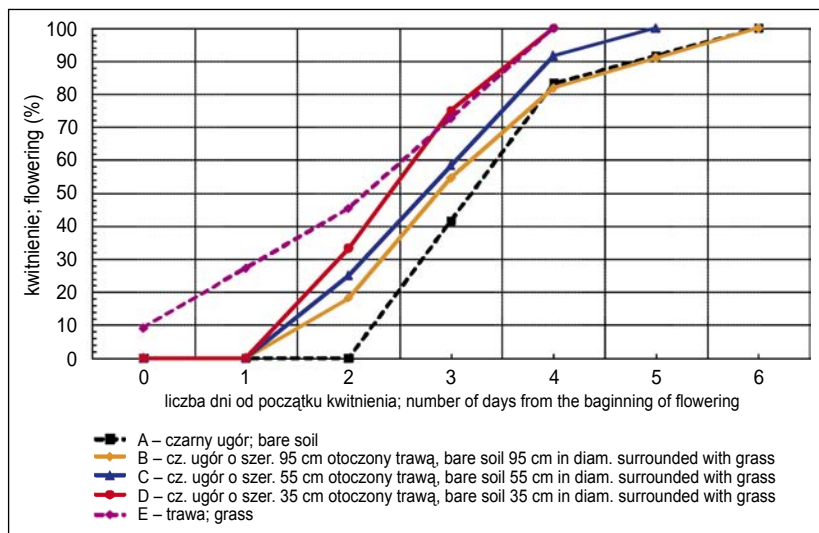
Już w pierwszych trzech dniach fazy kłoszenia, stwierdzono ok. 20–30% więcej wykłoszonych roślin w obiekcie z trawą w porównaniu z pozostałymi obiektami (rys. 47). Od trzeciego do piątego dnia, zaznaczył się istotnie niski udział wykłoszonych roślin z czarnego uguru. W następnych dwóch dniach różnica w liczbie wykłoszonych roślin wystąpiła pomiędzy obiektem A a obiektami D i E. Od ósmego dnia fazy aż do jej końca, różnice w liczbie wykłoszonych roślin nie były już istotne.



Rys. 47. Tempo pojawiania się kłosów pszenicy ozimej odmiany Kobra  
Dynamics of winter wheat ear emergence cv. Kobra

#### 4.4.4. Przebieg kwitnienia

Pszenica rosnąca w trawie rozpoczęła kwitnienie wcześniej niż w pozostałych obiektach, chociaż początkowo różnice te nie były istotne (rys. 48). W drugim dniu tej fazy, istotnie więcej zakwitło roślin pszenicy w trawie (42%) niż w pozostałych obiektach. Rośliny rosnące na ugorze rozpoczęły fazę kwitnienia z jednodniowym opóźnieniem względem roślin z obiektów z ugiem poza którym rosła trawa i z dwudniowym opóźnieniem względem roślin z trawy.



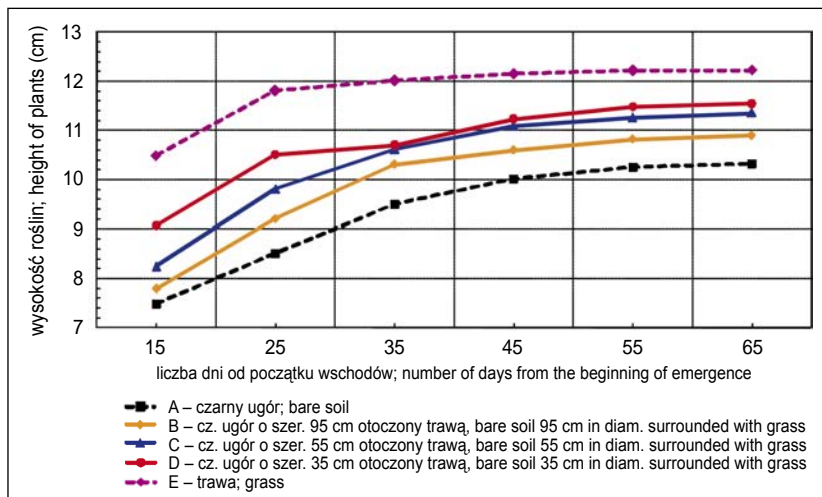
Rys. 48. Przebieg kwitnienia pszenicy ozimej odmiany Kobra  
Flowering of the winter wheat cv. Kobra

## 4.5. WZROST ROŚLIN W WARUNKACH NATURALNYCH

W badaniach dotyczących morfologii zbóż uwzględniono: wzrost roślin, długość międzywęźli, pędów i kłosów oraz liczbę kłosków w kłosie.

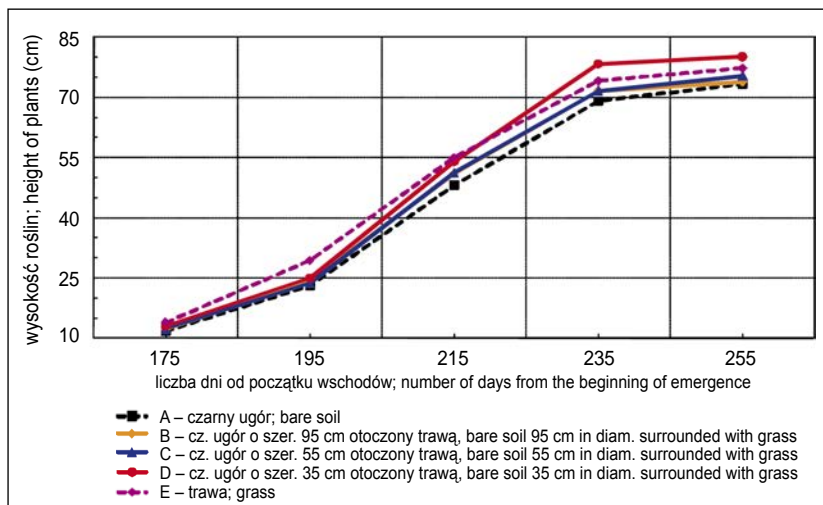
### 4.5.1. Wzrost roślin

Po 15 dniach od wschodów obserwowano duże zróżnicowanie wysokości roślin w zależności od warunków promieniowania odbitego od gruntu (rys. 49). Już na początku wzrostu pszenica osiągnęła zdecydowanie największą wysokość w obiekcie z trawą a najmniejszą w obiekcie z czarnym ugiem. Cecha ta utrzymywała się przez cały okres badań w sezonie jesiennym. W początkowym okresie wegetacji (15–25 dzień od początku wschodów) wystąpiło też zróżnicowanie pomiędzy wysokością roślin w bliskim otoczeniu trawy (obiekty D i E) a roślinami bardziej oddalonymi od trawy (obiekty B i C). Od 25 dnia od początku wschodów aż do końca jesiennego sezonu wegetacyjnego różnice w wysokości roślin między poszczególnymi obiektami były mniejsze.



Rys. 49. Wysokość roślin pszenicy ozimej odmiany Kobra w sezonie jesiennym  
Height of the winter wheat of cv. Kobra in the autumn season

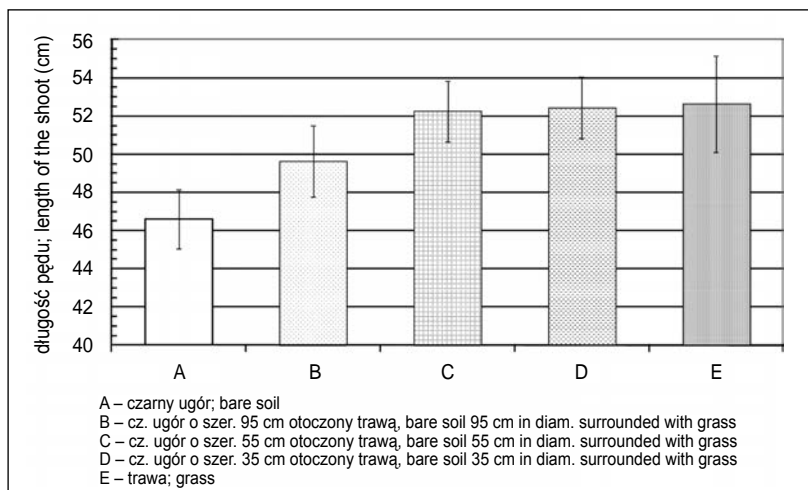
Zróznicowanie wysokości roślin obserwowano również w sezonie wiosennym. Najwyższa pszenica wyrosła w trawie, istotnie wyższa niż w pozostałych obiektach, aczkolwiek różnice nie były tak duże jak w okresie jesiennym (ryc. 50). Większe różnice zaznaczyły się pod koniec okresu wegetacyjnego (235 dni od początku wschodów); najwyższe rośliny wyrosły w obiektach D i E.



Rys. 50. Wysokość roślin pszenicy ozimej odmiany Kobra w sezonie wiosennym  
Height of the winter wheat cv. Kobra in the spring season

### 4.5.2. Długość pędu

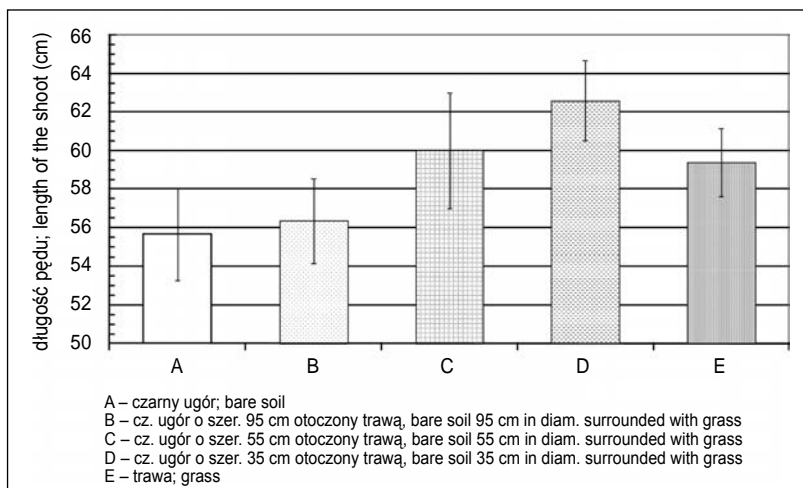
Najdłuższe pędy pszenicy o czterech międzywęźlach wykształciły rośliny rosące w obiekcie z bliższym bądź dalszym sąsiedztwem trawy (rys. 51).



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 51. Długość pędu pszenicy ozimej odmiany Kobra o 4 międzywęźlach  
 Length of the shoot of the winter wheat cv. Kobra with four internodes

Pędy pszenicy o pięciu międzywęźlach były również najdłuższe w obiektach z trawą (rys. 52). Istotna różnica wystąpiła pomiędzy obiektem D a obiektami A i B.



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

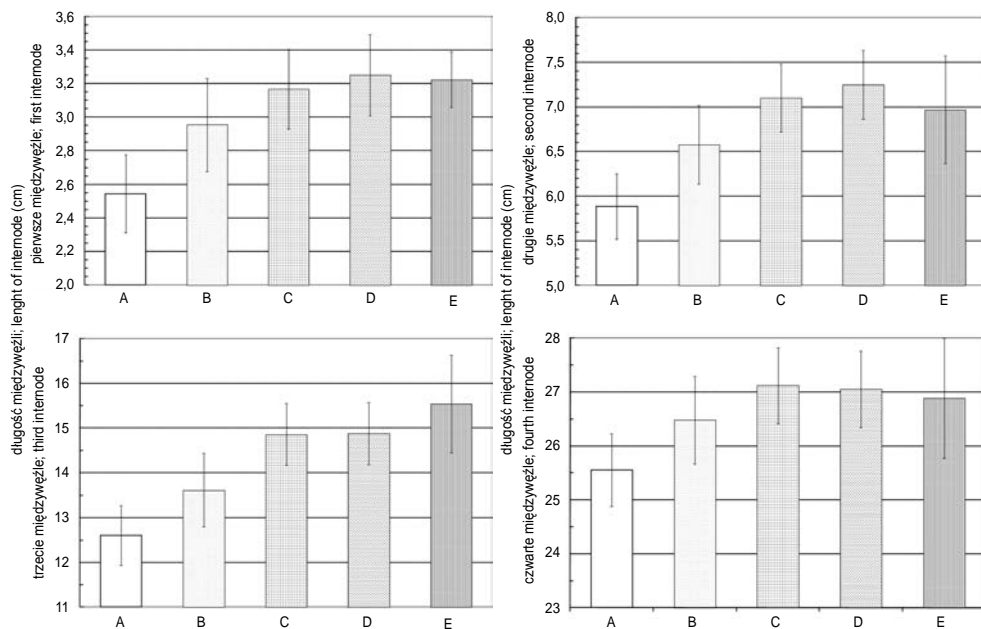
Rys. 52. Długość pędu pszenicy ozimej odmiany Kobra (do podstawy kłosa) o 5 międzywęźlach  
 Length of the shoot of the winter wheat cv. Kobra (up to the base of the spike) with five internodes

### 4.5.3. Długość międzywęźli

Pszenvica wykształciła najwięcej pędów o czterech i pięciu międzywęźlach, dlatego zostały one uwzględnione w dalszych badaniach. Ze względu na znaczne różnice w ich długości, porównywano je jako dwie niezależne grupy.

Istotnie najkrótsze wszystkie międzywęźla w pędach pszenicy o czterech międzywęźlach wytworzyły rośliny z obiektu z czarnym ugiorem (rys. 53).

Natomiast wśród pędów o pięciu międzywęźlach wystąpiło duże zróżnicowanie w długości międzywęźli roślin z poszczególnych obiektów (rys. 54). Pierwsze międzywęźle pszenicy rosnącej w trawie było zdecydowanie dłuższe od międzywęźli roślin z obiektów A i B. Długość drugiego międzywęźla nie różniła się w poszczególnych obiektach, trzeciego zaś była najmniejsza w obiekcie B; istotnie mniejsza w porównaniu z pozostałymi obiektami, których sąsiedztwo stanowiła trawa. Różnica w długości trzeciego międzywęźla wystąpiła także pomiędzy obiektami A i D. Długość czwartego i piątego międzywęźla była największa w obiekcie D.



A – czarny ugiór; bare soil

B – cz. ugiór o śr. 95 cm otoczony trawą; bare soil 95 cm in diam. surrounded with grass

C – cz. ugiór o śr. 55 cm otoczony trawą; bare soil 55 cm in diam. surrounded with grass

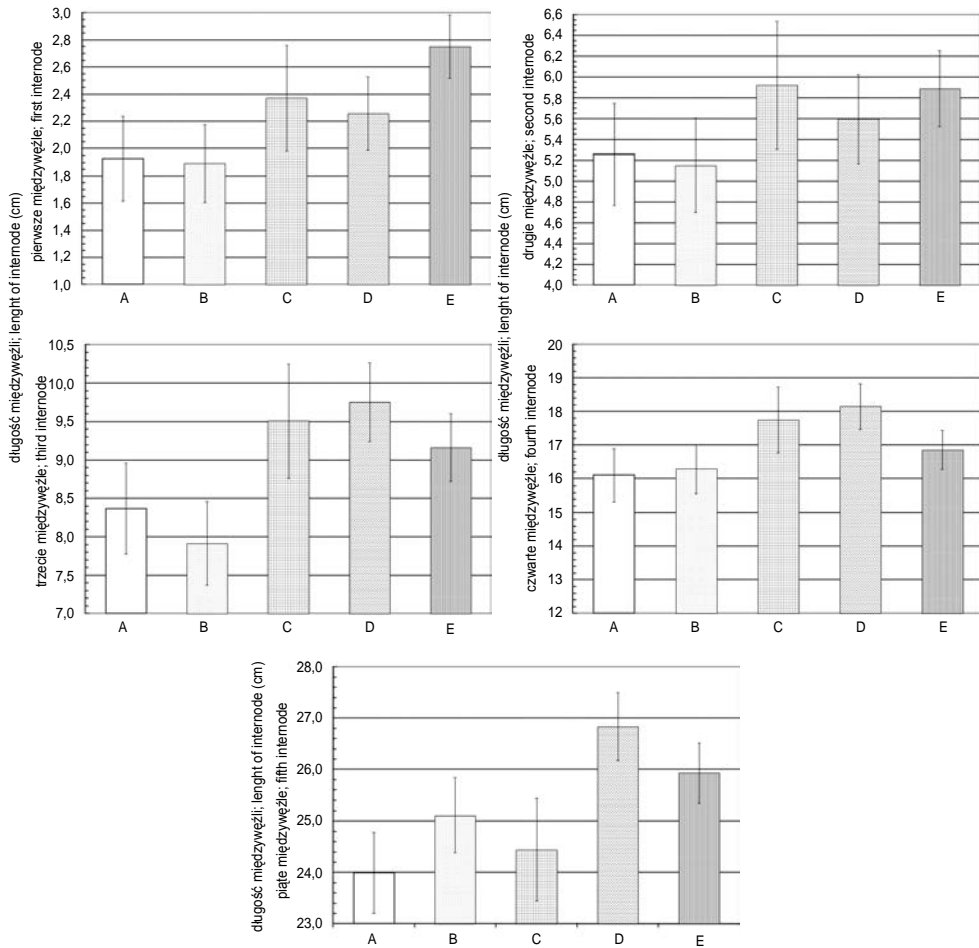
D – cz. ugiór o śr. 35 cm otoczony trawą; bare soil 35 cm in diam. surrounded with grass

E – trawa; grass

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 53. Długości poszczególnych międzywęźli pędu pszenicy ozimej odmiany Kobra o czterech międzywęźlach

Individual lengths internode of shoot of the winter wheat cv. Kobra about four internodes



A – czarny ugór; bare soil

B – cz. ugór o śr. 95 cm otoczony trawą; bare soil 95 cm in diam. surrounded with grass

C – cz. ugór o śr. 55 cm otoczony trawą; bare soil 55 cm in diam. surrounded with grass

D – cz. ugór o śr. 35 cm otoczony trawą; bare soil 35 cm in diam. surrounded with grass

E – trawa; grass

objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 54. Długość międzywęźli pędów pszenicy ozimej odmiany Kobra o pięciu międzywęźlach  
Length internode of shoots of the winter wheat cv. Kobra about five internodes

#### 4.5.4. Długość kłosa

Badania długości kłosów pszenicy prowadzono na pędach o czterech i pięciu międzywęźlach (tab. 7). Kłosa pszenicy pędów o czterech międzywęźlach pochodzące z różnych obiektów nie różniły się pod względem długości.

Pędy o pięciu międzywęzłach wykształciły nieco dłuższe kłosa, z wyjątkiem roślin rosnących w trawie. Kłosa z tego obiektu były krótsze w porównaniu do obiektów, w których występował czarny ugór.

Tabela 7

Średnia długość kłosów pszenicy w badanych obiektach  
The average length of ears of wheat in examined objects

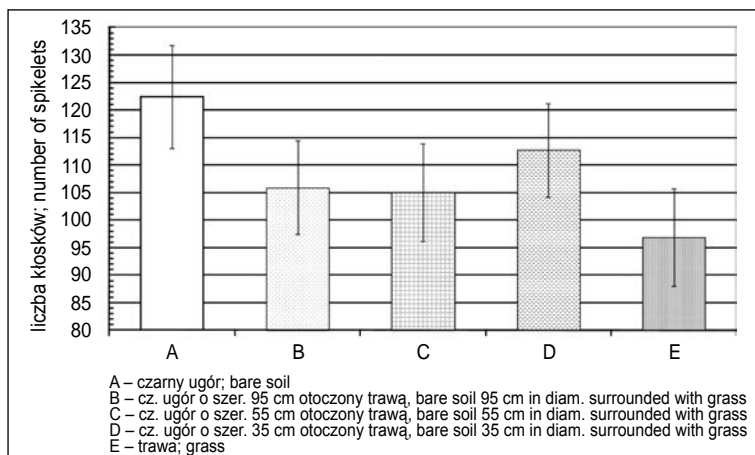
Obiekt; Object	Długość pędów pszenicy (cm); Length of the wheat shoots (cm)	
	o czterech międzywęzłach; with four internodes	o pięciu międzywęzłach; with five internodes
A – czarny ugór; bare soil	7,54 a*	8,16 a
B – czarny ugór o średnicy 95cm w otoczeniu trawy; bare soil about the diameter of 95 cm surrounded with grass	7,54 a	8,10 a
C – czarny ugór o średnicy 55cm w otoczeniu trawy; bare soil about the diameter of 55 cm surrounded with grass	7,81 a	8,25 a
D – czarny ugór o średnicy 35cm w otoczeniu trawy; bare soil about the diameter of 95 cm surrounded with grass	7,66 a	8,18 a
E – trawa; grass	7,77 a	7,59 b

\*liczby w kolumnach oznaczone tymi samymi literami nie różnią się istotnie;  
numbers of columns marked with the same letters do not differ significant

#### 4.5.5. Liczba kłosków

Pojedyncze pędy roślin pszenicy w badanych obiektach wytworzyły bardzo podobną liczbę kłosków (min. 17,5, max. 17,7). Większe różnice odnotowano w liczbie kłosków biorąc pod uwagę całą roślinę, pszenica rosnąca w obiekcie z czarnym ugiorem wytworzyła ich najwięcej (rys. 55).





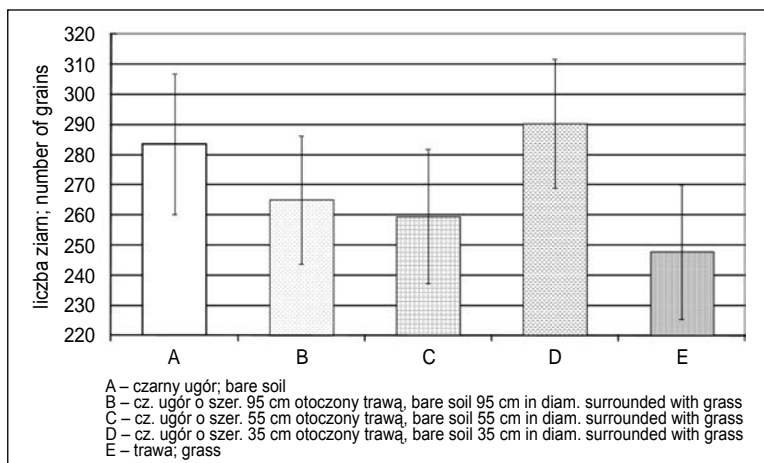
objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 55. Liczba kłosek całej rośliny pszenicy ozimej odmiany Kobra  
 Number of spikelets of the whole plant of the winter wheat cv. Kobra

#### 4.6. PLOWANIE PSZENICY W WARUNKACH NATURALNYCH

##### 4.6.1. Liczba ziaren

Liczbę ziaren określono dla pojedynczych pędów i całych roślin pszenicy. Pojedyncze pędy pszenicy rosnącej w pięciu badanych obiektach wytworzyły bardzo zbliżoną liczbę ziaren, od 44,6 w obiekcie A i B do 46,1 w obiekcie D. Podobnie nie odnotowano różnic w liczbie ziaren z całej rośliny (rys. 56).

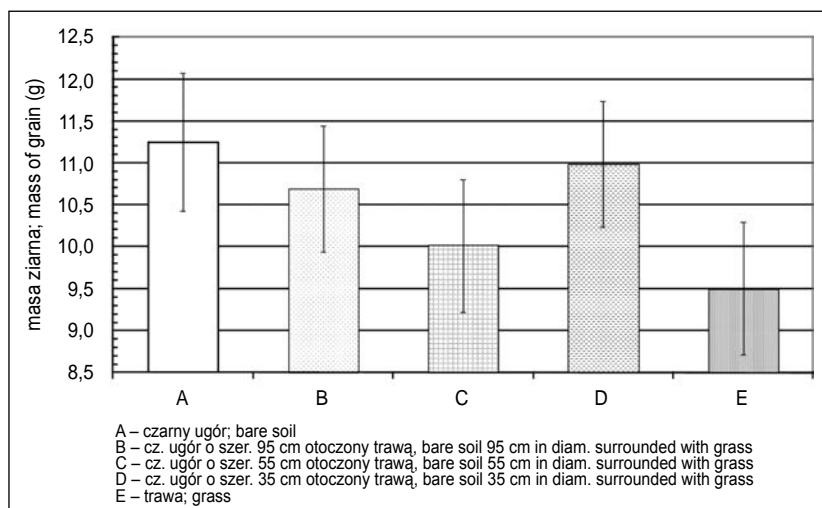


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 56. Liczba ziaren z pojedynczej rośliny pszenicy ozimej odmiany Kobra  
 Number of grains of the whole plant of winter wheat cv. Kobra

#### 4.6.2. Masa ziarna

Masa ziarna z pojedynczego pędu pszenicy uzyskana z poszczególnych obiektów różniła się istotnie i wynosiła od 1,76 g dla roślin rosnących w trawie, a 1,81 g dla roślin rosnących na czarnym ugorze. Natomiast dla całych roślin różnica w masie ziarna z tych dwu obiektów, najbardziej różniących się składem spektralnym promieniowania odbitego, była znacząca, chociaż nieistotna statystycznie (rys. 57).

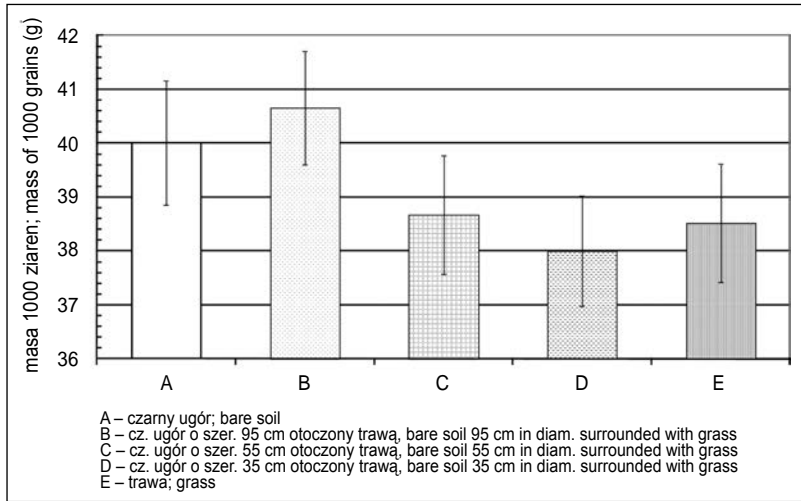


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 57. Masa ziarna z pojedynczej rośliny pszenicy ozimej odmiany Kobra  
Mass of the grain of the whole plant of winter wheat cv. Kobra

#### 4.6.3. Masa 1000 ziaren

Masa 1000 ziaren pojedynczych pędów pszenicy pochodzącej z poszczególnych obiektów nie była istotnie zróżnicowana i wynosiła od 38,1 g w obiekcie D do 40,3 g w obiekcie B. MTZ z całych roślin na ogół była podobna, największa różnica wystąpiła pomiędzy pszenicą z obiektu B i D (rys. 58).

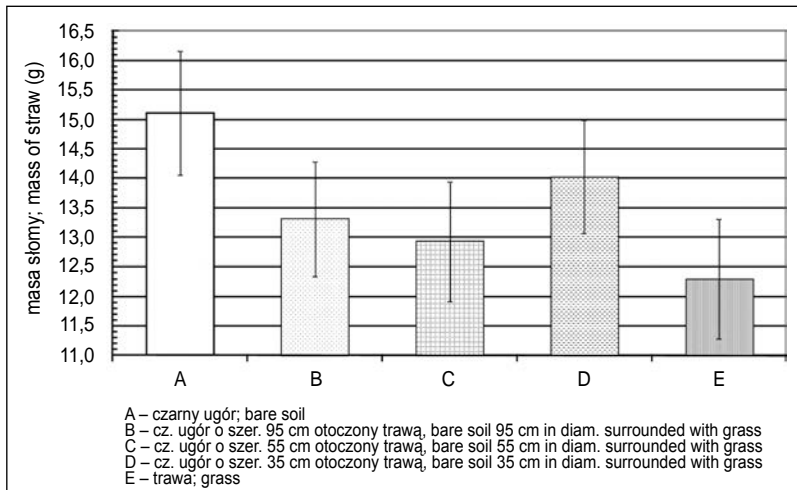


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 58. Masa 1000 ziaren pszenicy ozimej odmiany Kobra  
 Mass of 1000 grains of the winter wheat cv. Kobra

#### 4.6.4. Masa słomy

Masa słomy pojedynczych pędów pszenicy była mało zróżnicowana i wahała się od 2,16 g w obiekcie D do 2,27 g w obiekcie E. Istotne różnice wystąpiły natomiast w masie słomy całej rośliny, pomiędzy pszenicą z czarnego ugoru, a obiektami C i E (rys. 59).

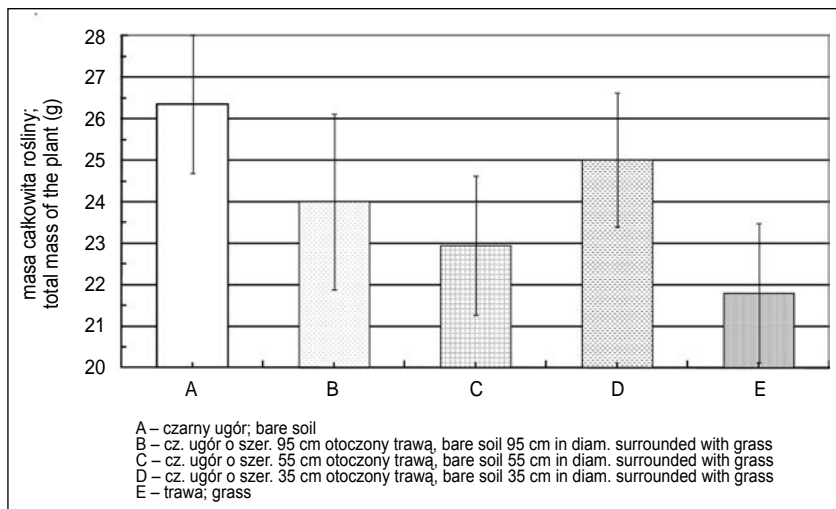


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 59. Masa słomy jednej rośliny pszenicy ozimej odmiany Kobra  
 Mass of the straw of whole plant of the winter wheat cv. Kobra

#### 4.6.5. Masa całkowita

Największą całkowitą masę pojedynczych pędów wytworzyły rośliny pszenicy rosnące na czarnym ugorze (4,06 g), najmniejszą zaś rośliny w obiekcie D (3,96 g). Różnica ta podobnie jak i inne dotyczące masy z pozostałych obiektów nie były istotne. Uwzględniając natomiast masę całej rośliny stwierdzono różnice pomiędzy pszenicą z czarnego ugoru, a pszenicą rosnącą w trawie (rys. 60).

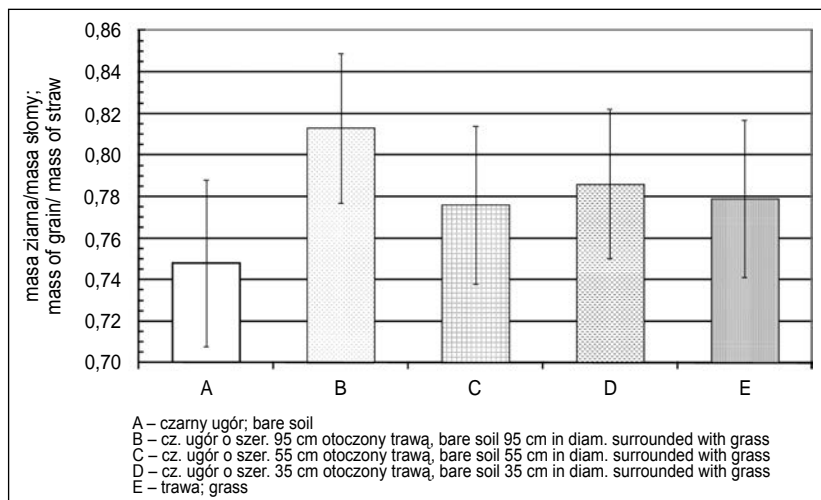


objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 60. Masa całkowita jednej rośliny pszenicy ozimej odmiany Kobra  
Total mass of the plant of winter wheat of cv. Kobra

#### 4.6.6. Stosunek masy ziarna do masy słomy

Wartości stosunku masy ziarna do masy słomy pojedynczego pędu oraz masy ziarna do masy całej rośliny pszenicy ozimej były do siebie bardzo zbliżone (rys. 61). Różnice w wartości tych wskaźników pomiędzy badanymi obiektami nie były istotne.



objaśnienia jak dla rys. 6; explanations as in fig. 6

Rys. 61. Stosunek masy ziarna do masy słomy pszenicy ozimej odmiany Kobra  
Ratio of mass of the grain to mass of the straw of winter wheat cv. Kobra

#### 4.7. SKŁAD SPEKTRALNY PROMIENIOWANIA SŁONECZNEGO W ŁANIE PSZENICY

Gęstość strumienia fotonów promieniowania całkowitego w dzień bezchmurny (2 kwietnia 2003 roku) przy wysokości Słońca  $h = 60,0^\circ$ , w zakresie od 350 do 1100 nm osiągnęła wartość  $3946 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , a w zakresie promieniowania fotosyntetycznie czynnego  $1751 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (rys. 62). Spektrum promieniowania całkowitego wykazało stosunek DC/C (720-740/650-670) wynoszący 0,92.

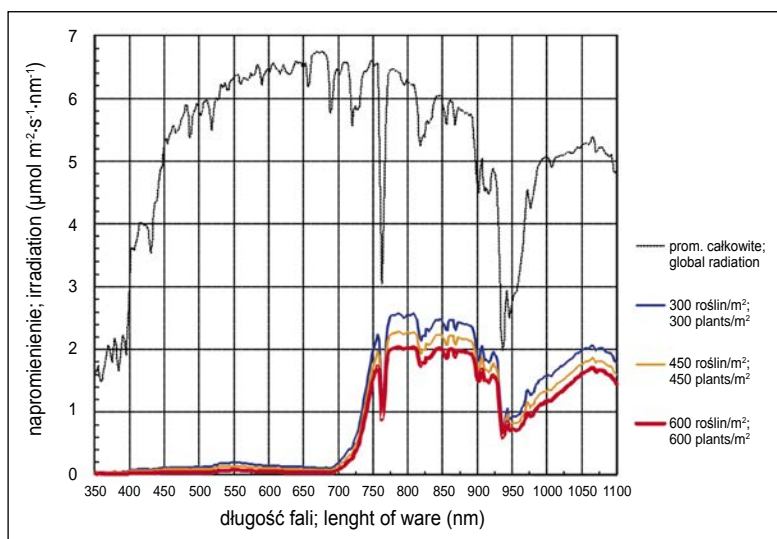
Promieniowanie całkowite docierające do pszenicy zostało częściowo zaabsorbowane przez zielone tkanki roślin, a częściowo ulegało odbiciu. Liście, źdźbła, kłosa pełniąc rolę naturalnego filtru promieniowania, przepuszczały promieniowanie o zupełnie zmienionym składzie spektralnym. Charakterystyczną cechą promieniowania transmitowanego przez zielone tkanki jest szczególnie mała gęstość strumienia fotonów w zakresie promieniowania fotosyntetycznie czynnego (pochłanianego przez chlorofil i inne barwniki) oraz wysoka gęstość strumienia fotonów w promieniowaniu długofalowym (powyżej 700 nm).

Najniższa transmisja promieniowania występowała w zakresie fioletowym (350–430 nm) (rys. 63). Powolny wzrost transmisji promieniowania następował w zakresie niebieskim (430–470 nm), niebiesko-zielonym (470–500 nm) oraz zielonym (500–530 nm), a nieco większy w zielono-żółtym, osiągając maksimum przy 550 nm. Następnie obserwowano ponowny powolny spadek, aż do transmisji minimum w czerwieni. W bliskiej podczerwieni, od 700 do 750 nm zaznaczał się gwałtowny wzrost promieniowania transmitowanego przez pszenicę, ale już przy

760 nm występował gwałtowny jego spadek. Przy wartości 770 nm transmisja ponownie wzrasta. W bliskiej podczerwieni występowało jeszcze kilka znacznych spadków transmisji promieniowania, będących konsekwencją pochłaniania promieniowania głównie przez parę wodną (rys. 63).

Pszenica odmiany Izyda o gęstości siewu 300 roślin/m<sup>2</sup> i o wysokości roślin 80 cm transmitowała promieniowanie całkowite w większym stopniu niż o gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> i wysokości 90 cm, a ta z kolei w większym stopniu od pszenicy o gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> i o wysokości 95 cm (rys. 62), (tab. 8).

Transmisja promieniowania fotostyntetycznie czynnego przez pszenicę o gęstości siewu 300 roślin/m<sup>2</sup> wynosiła 39,5  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , o gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> – 28,0  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  i o gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> – 13,6  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Natomiast w promieniowaniu transmitowanym długofalowym, w zakresie od 700 do 1000 nm, gęstość strumienia fotonów była od 13 do ponad 30 razy większa niż w zakresie fotosyntetycznie czynnym. Przy zagęszczeniu 300, 450 i 600 roślin/m<sup>2</sup> wynosiła odpowiednio: 529,3, 469,6 oraz 416,5  $\mu\text{molm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .



Pomiar na wysokości 25 cm od powierzchni gruntu;  
Measurement at 25 cm level above ground surface

Rys. 62. Promieniowanie całkowite nad łanem i transmitowane przez pszenicę ozimą odmiany Izyda  
Global radiation above the canopy and transmitted by the winter wheat cv. Izyda

Tabela 8

Transmisja promieniowania w zakresie 350–1100 nm (%) pszenicy ozimej  
na trzech wysokościach od powierzchni gruntu  
Transmission of radiation in the range 350–1100 nm (%) in winter wheat canopy on three  
levels above ground surface

Odmiana; Varieties	Wysokość wykonywanych pomiarów od powierzchni gruntu; Height of measurements above ground surface								
	0 cm			25 cm			50 cm		
	Liczba roślin na 1 m <sup>2</sup> ; number of plants on 1 m <sup>2</sup>								
	300	450	600	300	450	600	300	450	600
Izyda	2,1	0,9	0,7	2,3	1,7	1,3	4,3	3,0	2,7
Finezja	1,6	0,8	0,7	2,1	2,0	1,3	5,1	2,9	2,5
Fregata	1,0	0,7	0,5	1,9	1,5	0,9	2,0	1,8	1,7

Tabela 9

Transmisja promieniowania fotosyntetycznie czynnego (%) pszenicy ozimej,  
na trzech wysokościach od powierzchni gruntu  
Transmission of the photosynthetically active radiation (%) in winter wheat canopy,  
on three levels above ground surface

Odmiana; Varieties	Odległość wykonywanych pomiarów od powierzchni gruntu; Distance of measurements above ground surface								
	0 cm			25 cm			50 cm		
	Liczba roślin na 1 m <sup>2</sup> ; number of plants on 1 m <sup>2</sup>								
	300	450	600	300	450	600	300	450	600
Izyda	14,7	10,2	9,0	19,5	16,9	15,4	22,8	22,7	22,2
Finezja	10,4	10,0	8,6	18,5	16,1	16,1	22,6	22,3	21,9
Fregata	9,9	8,8	8,3	18,1	15,9	14,8	21,6	21,4	21,3

Różnice w promieniowaniu krótkofalowym transmitowanym przez pszenicę odmian Finezja i Fregata o trzech gęstościach siewu nie były duże, znacznie większe wystąpiły w części długofalowej (rys. 63). W transmitowanym promieniowaniu fotosyntetycznie czynnym, różnice pomiędzy odmianami i gęstościami siewu na wysokości 25 cm wynosiły od 0,05 do 0,10  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{nm}^{-1}$  (rys. 65b), nieco większe wystąpiły na wysokości 0 cm (rys. 65a), a największe na wysokości 50 cm (0,20–0,26  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{nm}^{-1}$ ) (rys. 65c). Natomiast w promieniowaniu długofalowym, największe różnice w promieniowaniu transmitowanym przez oba genotypy pszenicy odnotowano na wysokości 25 cm, a najmniejsze na wysokości 50 cm (rys. 65).

Bezpośrednio przy gruncie (0 cm) największe wartości strumienia gęstości fotonów w promieniowaniu krótkofalowym wystąpiły dla obu odmian o gęstości sie-

wu 300 roślin/m<sup>2</sup>, nieco niższe dla gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup>, a najmniejsze dla roślin o gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> (ryc. 65a). Na wysokości 25 cm największe wartości strumienia fotonów odnotowano dla gęstości 300 i 450 roślin/m<sup>2</sup> u odmiany Finezja, nieco niższe dla pszenicy odmiany Fregata o tych samych gęstościach siewu, a najniższe na poletkach o gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> (rys. 65b). Na wysokości 50 cm najwyższe wartości strumienia fotonów zmierzono u pszenicy odmiany Finezja, a najniższe u odmiany Fregata, u obu pszenic największa liczba fotonów wystąpiła na poletkach o gęstości 300, nieco mniejsza na poletkach o gęstości 450 i najmniejsza na poletkach o gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> (rys. 65c). Bardzo podobną kolejność stwierdzono w odniesieniu do wartości strumienia fotonów w promieniowaniu długofalowym (rys. 63).

Wszystkie rośliny o gęstościach siewu 300, 450 i 600 roślin/m<sup>2</sup> absorbowwały promieniowanie fotosyntetycznie czynne w bardzo dużym stopniu. Na wysokości 0 cm, przy gęstości siewu 300 roślin/m<sup>2</sup> transmisja promieniowania wyniosła zaledwie 1,0% (Fregata), 1,6% (Finezja) (rys. 64a, 64a, tab. 9) oraz 2,1% (Izyda) (tab. 9). Jeszcze niższa transmisja promieniowania wystąpiła przy gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> (rys. 64b, 64b, tab. 9). Przy gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> odm. Fregata transmitowała promieniowanie fotosyntetycznie czynne tylko w 0,5%, a Finezja (rys. 64c, 66c) oraz Izyda w 0,7% (tab. 9).

Na wysokości 25 cm transmisja promieniowanie fotosyntetycznie czynnego również była niewielka, wyniosła maksymalnie 2,3% (Izyda), 2,1% odmiana Finezja przy gęstości siewu 300 roślin/m<sup>2</sup> (rys. 64a, 64a, tab. 9), a najniższa wystąpiła u pszenicy odmiany Fregata przy obsadzie 600 roślin/m<sup>2</sup> – 0,9% (rys. 64c, 66c, tab. 9).

Na wysokości 0,5 m nad powierzchnią gruntu transmisja promieniowania fotosyntetycznie czynnego również była mała, wahała się od 1,7% u odmiany Fregata przy gęstości siewu 600 roślin/m<sup>2</sup> (rys. 64c, 66c) do 5,1% u odmiany Finezja przy gęstości 300 roślin/m<sup>2</sup> (rys. 64a, 72a, tab. 9).

Transmisja promieniowania całkowitego przez pszenicę, w części długofalowej, była zdecydowanie większa i bardziej zróżnicowana niż w części krótkofalowej. Na wysokości 0 cm pszenica (Fregata) przy gęstości 300 roślin/m<sup>2</sup> transmitowała promieniowanie w tym zakresie w 20%, przy gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> o 4,6% mniej, a przy gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> mniej o 5,7% (rys. 64). Podobnie u odm. Finezja i Izyda obserwowano coraz niższą transmisję promieniowania wraz ze wzrostem gęstości siewu. Na wysokości 50 cm różnice wynikające z gęstości siewu u odm. Finezja były niewielkie, transmisja promieniowania we wszystkich gęstościach siewu u tej odmiany wynosiła ok. 40%. U pszenicy Fregata transmisja promieniowania długofalowego była zróżnicowana, od 33,9% przy gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> do 39,0% przy gęstości siewu 300 roślin/m<sup>2</sup> (rys. 64). Transmisja promieniowania długofalowego u pszenicy odmiany Izyda wynosiła od 38,0% przy gęstościach siewu 450 i 600/m<sup>2</sup> do 44,5% przy gęstości 300 roślin/m<sup>2</sup>.

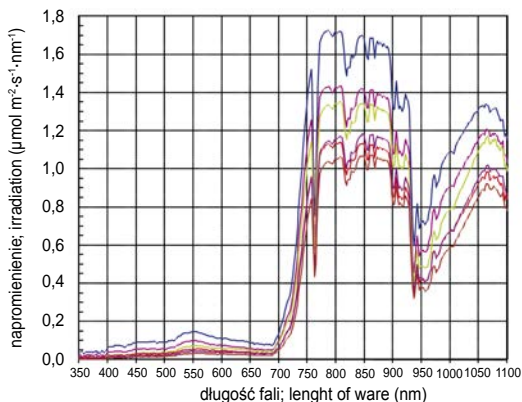


Największe różnice w transmisji promieniowania długofalowego na wysokości 0 cm pomiędzy odmianami Finezja a Izydą i Fregatą wynosiły: 6,9 % dla gęstości 300 roślin/m<sup>2</sup> (pomiędzy odm. Finezją a Izydą), 3,2% dla gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> (pomiędzy Izydą i Fregatą) i 5,7% dla gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> (pomiędzy Izydą i Finezją) (rys. 63a). Na wysokości 50 cm różnice te były nieco większe, dla gęstości 300 roślin/m<sup>2</sup> wynosiły 5,5% (pomiędzy Izydą a Fregatą), dla gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> wynosiły 4,3% (pomiędzy Izydą a Finezją) oraz 6,1% dla gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> (pomiędzy Izydą i Finezją) (rys. 63c).

Oprócz zróżnicowanej obsady roślin na 1m<sup>2</sup>, dodatkowym czynnikiem wpływającym na wartość transmisji była różna wysokość roślin. Największą wysokość osiągnęły rośliny rosnące w warunkach największej gęstości, a najmniejszą wysokość – przy najmniejszej gęstości łąnu. Pszenica w warunkach gęstości 300 roślin/m<sup>2</sup> osiągnęła wysokość 82 cm (odm. Finezja) i 72 cm (odm. Fregata), o gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> odpowiednio 85 i 77 cm, a najwyższą wysokość osiągnęły rośliny w obsadzie 600 roślin/m<sup>2</sup> – 92 cm (odm. Finezja) i 95 cm odm. Fregata. A zatem zagęszczenie roślin w łąnie i ich wysokość były czynnikami różnicującymi dopływ promieniowania do poszczególnych poziomów łąnu pszenicy (rys. 63, tab. 8).

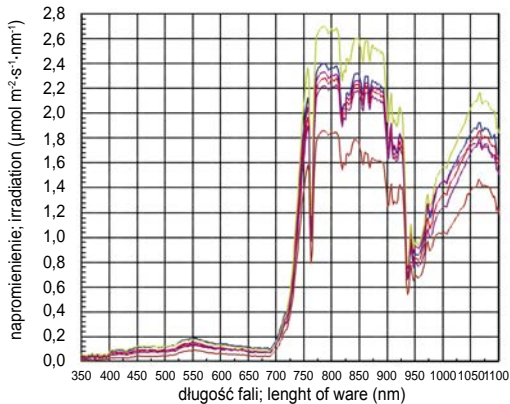
Przeprowadzone badania wykazały, że odm. Izyda charakteryzująca się słabym krzewieniem oraz najszybszym tempem rozwoju w największym stopniu transmitowała promieniowanie całkowite (krótkofalowe jak i długofalowe). W mniejszym stopniu promieniowanie słoneczne transmitowała średnio krzewiąca się oraz charakteryzująca się nieco późniejszym rozwojem odmiana Finezja. W najmniejszym stopniu transmitowała promieniowanie odmiana Fregata, którą charakteryzuje wysoka krzewistość oraz późny rozwój (rys. 63, 64, 65, 66). Przy czym różnica w wielkości transmisji między odmianami pszenicy dotyczyła w większym stopniu promieniowania długofalowego, a w mniejszym krótkofalowego.

a) 0 cm



— 300 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Finezja;  
300 plants/m<sup>2</sup> cv. Finezja

b) 25 cm



— 300 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Fregata;  
300 plants/m<sup>2</sup> cv. Fregata

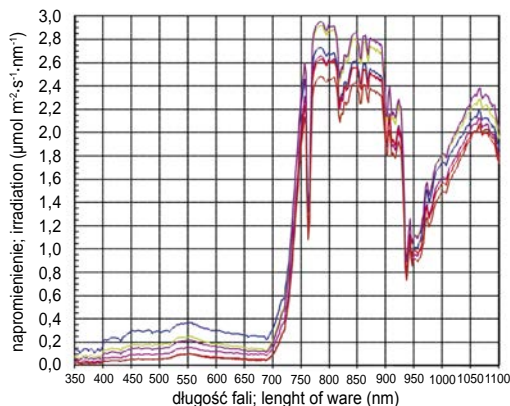
— 450 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Finezja;  
450 plants/m<sup>2</sup> cv. Finezja

— 450 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Fregata;  
450 plants/m<sup>2</sup> cv. Fregata

— 600 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Finezja;  
600 plants/m<sup>2</sup> cv. Finezja

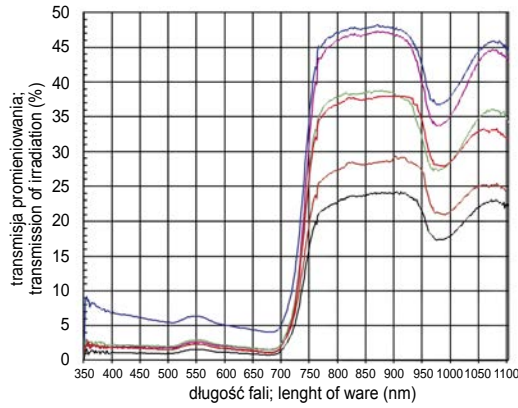
— 600 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Fregata;  
600 plants/m<sup>2</sup> cv. Fregata

c) 50 cm



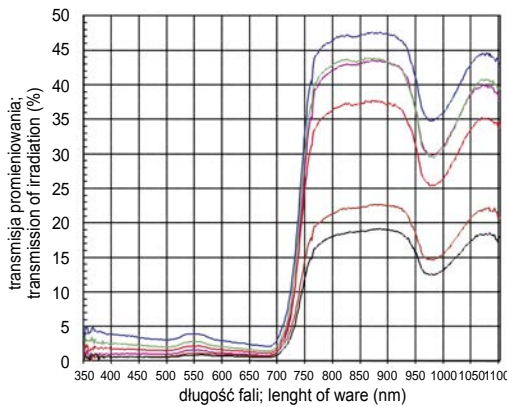
Rys. 63. Napromienienie słoneczne w łanach pszenicy ozimej odmian Finezja i Fregata, na różnych wysokościach od powierzchni gruntu i trzech gęstościach siewu  
Solar irradiation in the canopies of winter wheat cv. Finezja and the cv. Fregata, on different levels above ground surface and at three densities of sowing

a) 300 roślin/m<sup>2</sup>;  
300 plants/m<sup>2</sup>



— 50 cm odm. Finezja;  
cv. Finezja

b) 450 roślin/m<sup>2</sup>;  
450 plants/m<sup>2</sup>



— 50 cm odm. Fregata;  
cv. Fregata

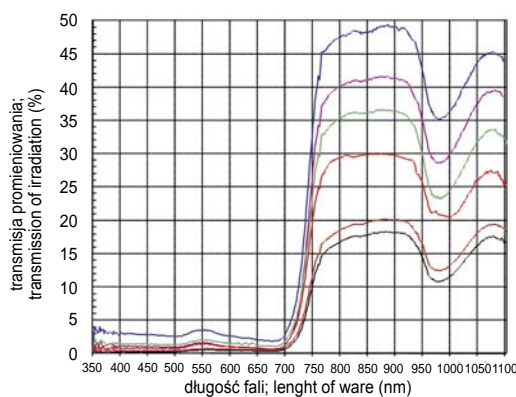
— 25 cm odm. Finezja;  
cv. Finezja

— 25 cm odm. Fregata;  
cv. Fregata

— 0 cm odm. Finezja;  
cv. Finezja

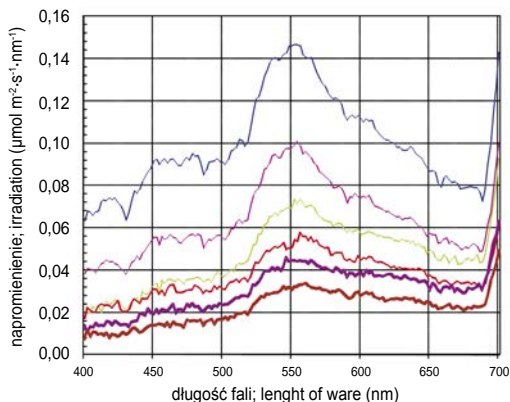
— 0 cm odm. Fregata;  
cv. Fregata

c) 600 roślin/m<sup>2</sup>;  
600 plants/m<sup>2</sup>



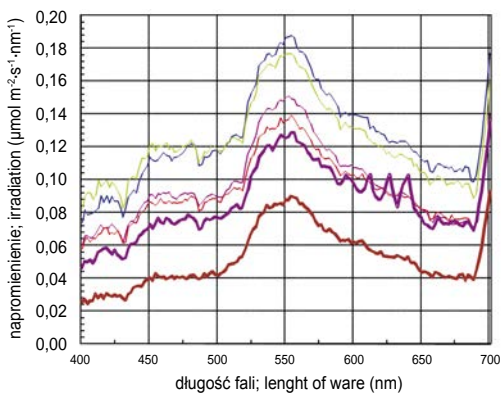
Rys. 64. Transmisja promieniowania całkowitego (%) w zakresie 350–1100 nm przez pszenicę ozimą odmiany Finezja, na trzech wysokościach od powierzchni gruntu przy zróżnicowanej gęstości siewu  
Transmission of global radiation (%) by the winter wheat cv. Finezja in range 350–1100 nm, on different levels above ground surface and at three densities of sowing

a) 0 cm



— 300 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Finezja;  
300 plants/m<sup>2</sup> cv. Finezja

b) 25 cm



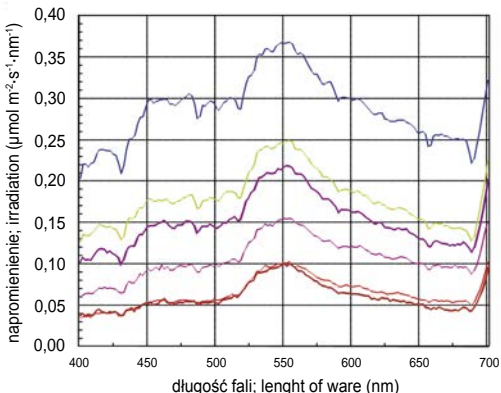
— 300 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Fregata;  
300 plants/m<sup>2</sup> cv. Fregata

— 450 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Finezja;  
450 plants/m<sup>2</sup> cv. Finezja

— 450 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Fregata;  
450 plants/m<sup>2</sup> cv. Fregata

— 600 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Finezja;  
600 plants/m<sup>2</sup> cv. Finezja

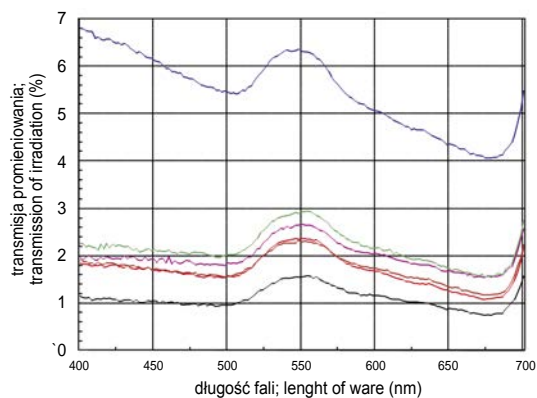
c) 50 cm



— 600 roślin/m<sup>2</sup>  
odm. Fregata;  
600 plants/m<sup>2</sup> cv. Fregata

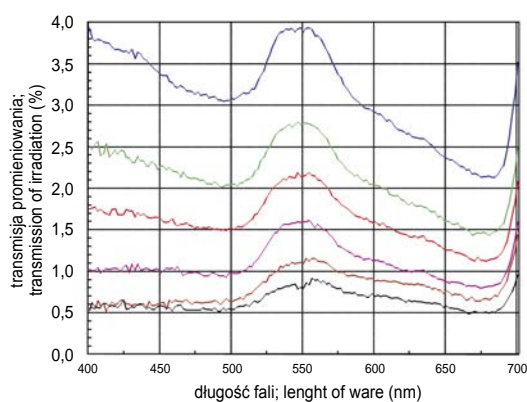
Rys. 65. Promieniowanie słoneczne fotosyntetycznie czynne w łąkach pszenicy ozimej na różnych wysokościach i trzech gęstościach siewu  
Photosynthetically active irradiation in the winter wheat canopies on different levels above ground surface and at three densities of sowing

a) 300 roślin/m<sup>2</sup>;  
300 plants/m<sup>2</sup>



— 50 cm odm. Finezja;  
cv. Finezja

b) 450 roślin/m<sup>2</sup>;  
450 plants/m<sup>2</sup>



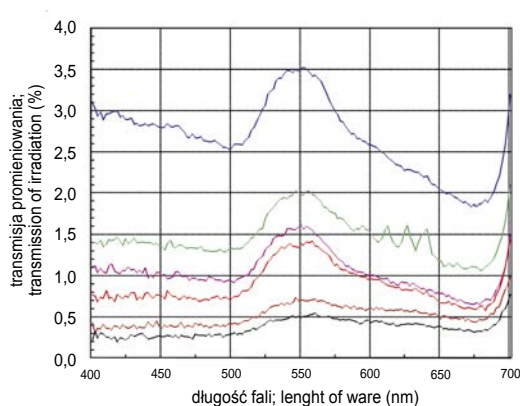
— 50 cm odm. Fregata;  
cv. Fregata

— 25 cm odm. Finezja;  
cv. Finezja

— 25 cm odm. Fregata;  
cv. Fregata

— 0 cm odm. Finezja;  
cv. Finezja

c) 600 roślin/m<sup>2</sup>;  
600 plants/m<sup>2</sup>



— 0 cm odm. Fregata;  
cv. Fregata

Rys. 66. Transmisja promieniowania fotosyntetycznie czynnego (%) dwóch odmian pszenicy ozimej, na trzech wysokościach pomiaru przy zróżnicowanej gęstości siewu  
Transmission of photosynthetically active radiation (%) by two varieties of winter wheat on three different levels ground surface and three densities of sowing

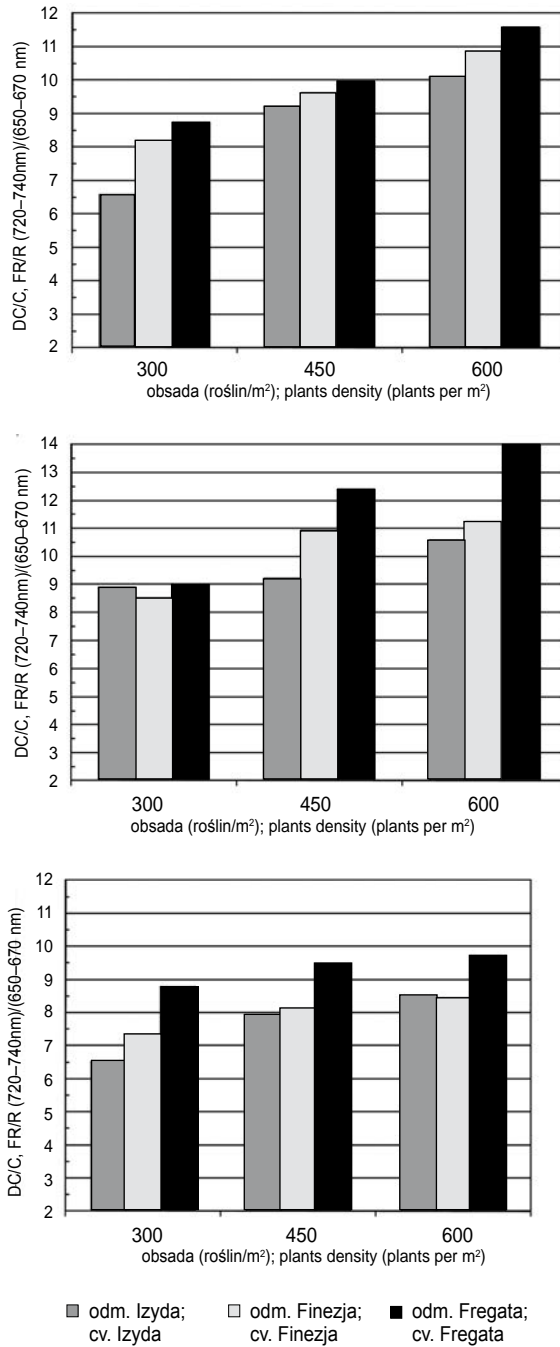
Stosunek DC/C w promieniowaniu transmitowanym przez pszenicę był bardzo zróżnicowany (ryc. 67). Różnice te wynikały z gęstości siewu i wysokości roślin, wysokości pomiaru, cech genetycznych. Dwukrotny wzrost obsady z 300 do 600 roślin/m<sup>2</sup> pszenicy odmiany Fregata powodował wzrost stosunku DC/C na wysokości 0 cm o 2,8, a na wysokości 25 cm nawet o 5,0 (ryc. 67a, 67b). Rośliny tej odmiany przy gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> były o 20 cm wyższe niż przy gęstości 300 roślin/m<sup>2</sup>.

Dwukrotne zwiększenie gęstości siewu pszenicy Finezja z 300 do 600 roślin/m<sup>2</sup>, powodowało wzrost DC/C od 2,7 (na wysokości 0 cm) do 3,7 (na wysokości 25 cm). Wysokość roślin tej odmiany przy obsadzie 600 roślin/m<sup>2</sup> była większa o 10 cm niż przy obsadzie 300 roślin/m<sup>2</sup>.

Zwiększenie gęstości siewu pszenicy odmiany Izyda z 300 do 600 roślin/m<sup>2</sup> powodowało wzrost stosunku DC/C o 3,5 na wysokości 0 cm, i o 1,7 na wysokości 25 cm. Pszenica ta, rosnąca w zagęszczeniu 600 roślin/m<sup>2</sup> była wyższa o 15 cm od rosnącej w zagęszczeniu 300 roślin/m<sup>2</sup>. Na wysokości 50 cm od powierzchni gruntu, wzrost obsady roślin, powodował mniejszy wzrost stosunku DC/C. Najwyższy stosunek DC/C, w promieniowaniu transmitowanym przez pszenicę, stwierdzono na wysokości 25 cm od powierzchni gruntu (oprócz gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> u pszenicy odmiany Izyda, gdzie maksymalny stosunek DC/C wystąpił na wysokości 0 cm) (rys. 67b). Nieco niższy stosunek DC/C wystąpił na wysokości 0 cm (rys. 67a), a najniższy na wysokości 50 cm od powierzchni gruntu (rys. 67c).

Spośród wszystkich badanych obiektów najniższa wartość stosunku DC/C wynosząca 6,5 wystąpiła u pszenicy odmiany Izyda uprawianej w zagęszczeniu 300 roślin/m<sup>2</sup> na wysokości 50 cm. Natomiast najwyższy stosunek DC/C stwierdzono u pszenicy odmiany Fregata rosnącej w zagęszczeniu 600 roślin/m<sup>2</sup> na wysokości 25 cm, był on ponad dwukrotnie wyższy i wynosił 14,0 (rys. 67).

Najwyższy stosunek DC/C w promieniowaniu transmitowanym przez łan charakteryzował odm. Fregata którą charakteryzuje wysoka krzewistość. Niższy stosunek wystąpił w łanie z odmianą Finezja, która charakteryzuje się średnią krzewistością, a najniższy włanie z odmianą Izyda, charakteryzującą się niskim krzewieniem (rys. 67).



Rys. 67. Stosunek dalekiej czerwieni do czerwieni (DC/C) w łanie pszenicy ozimej  
 Ratio of far red to red irradiation in the canopy of winter wheat

## 5. DYSKUSJA

Wzrost i rozwój roślin determinowane są czynnikami genetycznymi, jednakże wpływ na ekspresję genów mają informacje środowiskowe, szczególnie przenoszone przez sygnały świetlne, które w znacznym stopniu modyfikują procesy fizjologiczne. Jednym z najważniejszych bodźców środowiskowych wpływających na rozwój roślin w środowisku naturalnym jest promieniowanie słoneczne.

### 5.1. WPŁYW SKŁADU SPEKTRALNEGO NA ROZWÓJ I MORFOLOGIĘ ROŚLIN

Rośliny odbierają informacje o zróżnicowanych warunkach promieniowania za pomocą fotoreceptorów, przekształcają je w sygnały biochemiczne, które z kolei ulegają transdukcji i w wyniku molekularnych i fizjologicznych zmian modelują odpowiedni wzrost i rozwój roślin.

Zastosowane w badaniach odmienne warunki promieniowania wywołały u pszenicy widoczne efekty fotomorfogenetyczne, m.in. odmienne tempo rozwoju. Rośliny otrzymujące największe wartości promieniowania z zakresu DC w warunkach sztucznych i naturalnych rozwijały się szybciej niż te, które odbierały mniejsze promieniowanie w tym zakresie spektralnym. Świadczył o tym wcześniejszy początek, przebieg i zakończenie poszczególnych faz rozwojowych, zwłaszcza krzewienia, kłoszenia i kwitnienia.

W naturalnych warunkach promieniowania poszczególne fazy rozwojowe występowały wcześniej w obiektach, w których sąsiedztwo stanowiła trawa, będąca potencjalną konkurencją dla roślin rosnących wokół niej. W komorach wzrostowych o zwiększonej ilości DC, rozwój roślin mierzony skalą Hauna (1973) również przebiegał szybciej, nawet o 5 dni, kłoszenie o tydzień, a kwitnienie o 10 dni. Rośliny rosnące w warunkach naturalnych w otoczeniu trawy oraz w komorach wzrostowych z promieniowaniem o wyższym stosunku DC/C skracaly konsekwentnie fazy rozwojowe względem roślin rosnących na ugorze i przy niższym stosunku DC/C. Zakończenie kwitnienia i kłoszenia miało miejsce kilka dni wcześniej w obiekcie z trawą.

Porównując długość fazy kwitnienia – najkrótsza była w obiekcie z trawą, a najdłuższa w obiekcie z ugorzem, różnica długości tej fazy wynosiła ponad dwa tygodnie. Fazy rozwojowe roślin w obiektach w kształcie kół z czarnym ugorzem, poza którymi rosła trawa, przebiegały tym szybciej im bliższa była trawa rosnąca poza kołami. Powodem tych reakcji było najprawdopodobniej „dążenie” do jak najszybszego osiągnięcia fazy rozwoju generatywnego – wydania owoców, szybciej niż mogłyby to uczynić rośliny konkurencyjne. Takie zachowanie jest charakterystyczne dla roślin w warunkach unikania zacienienia. Podobne wyniki dotyczące szybszego tempa rozwoju roślin w otoczeniu trawy względem rozwoju roślin w otoczeniu ugoru obserwowano również w doświadczeniach z żytem, pszenicą ozimą i gryką (Doroszewski 1995, 1997, 1999, 2001 i 2003).



Można zakładać, że czynnikiem różnicującym rozwój roślin, w warunkach promieniowania naturalnego był skład spektralny promieniowania odbitego od podłoża bądź promieniowania sztucznego, skomponowanego z udziałem żarówek i świetlówek emitujących zróżnicowane promieniowanie.

Na przyspieszenie faz rozwojowych np. kwitnienia u rzodkiewnika, jako reakcję na unikanie zacienienia wskazywano już wcześniej (Halliday i in. 1994). Rośliny rzodkiewnika czy pomidora, otrzymujące promieniowanie o wysokim stosunku DC/C, znacznie wcześniej zakwitwały w warunkach białego światła z dodatkową DC niż w warunkach samego światła białego (Whitelam i Smith 1991). Podobnie rośliny szarłatki szorstkiej szybciej wchodziły w fazę kwitnienia w warunkach promieniowania o zwiększonym stosunku DC/C (Rajcan i in. 2002).

Jak stwierdzają Franklin i Whitelam (2005), warunki niekorzystne dla rozwoju roślin (duże zacienienie lub odbicie promieniowania od sąsiednich roślin) są czynnikami powodującym przyspieszenie kwitnienia. Takie zdarzenia określają oni mianem „ostatniej szansy”, zapewniające przetrwanie gatunku, poprzez jak najszybsze wydanie nasion. Można zatem wnosić, że przyspieszenie rozwoju występuje prawdopodobnie u wszystkich roślin unikających zacienienia.

Przyspieszenie kwitnienia w warunkach zacięzionych powoduje szybszą produkcję nasion, zwiększając prawdopodobieństwo reprodukcji, a w konsekwencji przyczynia się do uzyskania kolejnych pokoleń i zachowania gatunku. Genem regulującym kwitnienie roślin jest m.in. *phyB*. Jednakże osiągnięcie fazy kwitnienia kontrolowane jest przez wiele innych regulatorów rozwoju roślin; u rzodkiewnika stwierdza się istnienie merystematycznych regulatorów kwitnienia jak gen *LFY* (Simpson i Dean 2002), *FT* (72), białko *ZTL* (Devlin i in. 2007), ale główną rolę w tym procesie przypisuje się *ptf1*, który działa w interakcji z *phyB*, *phyD* i *phyE* (Cerdán i Chory 2003).

Przyspieszenie kłoszenia, kwitnienia czy zawiązywania nasion w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C jest jednocześnie związane z redukcją liczby wyprodukowanych nasion, charakteryzujących się dużą masą pojedynczego ziarna, co obserwowano zwłaszcza u roślin rosnących w komorach wzrostowych. Taka strategia rozwoju, ukierunkowana jest na zachowanie gatunku; mała liczba, ale dobrze wykształconych nasion, z dużym materiałem zapasowym, daje szansę na ich wykiełkowanie i wydanie roślin o większych możliwościach konkurencyjnych.

Z badań przeprowadzonych przez innych autorów wynika, że siewki rzodkiewnika, ogórka czy pomidora reagują szybszym rozwojem roślin na wczesne ostrzeżenia dostarczane przez promieniowanie odbite od sąsiednich roślin o wysokim stosunku DC/C (Ballaré i in. 1991, Smith i in. 1992, Whitelam i Smith 1991). Brak reakcji mutantu *phyB* na odbitą daleką czerwień przedstawiano wielokrotnie (Ballaré i in. 1991, Smith i in. 1992, Whitelam i Smith 1991). Inną cechą świadczącą o szybszym rozwoju roślin w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C jest np. przyspieszona ekspansja liści rzodkiewnika pospolitego (McNellis i Deng 1995) czy też bulwienie cebuli (Mondal i in. 1986). Fitochromowi przypisuje się kontrolę pro-

cesu rozpoczęcia i trwania kwitnienia. Kontrolę kwitnienia przez fitochrom stwierdzono u sorgo (Childs i in. 1997), ryżu (Izawa i in. 2000) i jęczmienia (Hanumappa i in. 1999).

Oprócz konsekwencji związanych z przebiegiem rozwoju, odmienne warunki spektralne promieniowania odbitego od ugoru i trawy oraz zróżnicowanego promieniowania w komorach wzrostowych powodowały zmiany pokroju roślin w poszczególnych obiektach. Pszenica rosnąca w otoczeniu trawy, odbijającej więcej promieniowania DC niż czarny ugor oraz w komorach wzrostowych o promieniowaniu z większym udziałem DC, wytworzyła zdecydowanie najdłuższe pędy i międzywęzła, osiągając największą wysokość. Podobną reakcję wykazała gryka, wykształcając jednocześnie bardzo cienkie pędy (Doroszewski 1997 i 2003). W doświadczeniu przeprowadzonym przez Rajcana i in. (2002) w komorach wzrostowych o bardzo zbliżonych parametrach promieniowania i stosunkach DC/C do zastosowanych w badaniach własnych, osiągnięto taki sam efekt – zdecydowanie najwyższe rośliny szarłata szorstkiego wyrosły w komorze o wysokim stosunku (1,25) DC/C i były prawie dwukrotnie wyższe niż w komorze, w której stosunek DC/C wynosił 0,71 (Rajcan i in. 2002). Podobnie w badaniach Davisa i Simmonsa (1994a) dłuższe pędy jęczmienia, otrzymano w warunkach promieniowania o zwiększonym stosunku DC/C. Uważa się, że za wydłużanie pędów roślin rosnących w łanie odpowiada fitochrom, odbierający sygnał w postaci promieniowania o zróżnicowanym stosunku DC/C (Ballaré i in. 1987 i 1990).

W warunkach promieniowania o podwyższonym stosunku DC/C (1,17), w międzywęzłach i liściach słonecznika, stwierdzono wzrost zawartości gibereliny ( $GA_1$ ,  $GA_8$ ,  $GA_{19}$ ,  $GA_{20}$ ) oraz IAA, a więc fitohormonów będących silnymi promotorami wzrostu elongacyjnego roślin (Kurepin i in. 2007). Wzrost endogenicznej gibereliny  $GA_1$ ,  $GA_{19}$ ,  $GA_{20}$  pod wpływem wysokiego stosunku DC/C oraz wydłużenie międzywęzła stwierdzono również u fasoli (Beall i in. 1996). Podobne relacje wydłużania pędów jako reakcję na zwiększony stosunek DC/C stwierdzono też u innych roślin, m.in. u pomidorów (Smith i in. 1993), niecierpka pomarańczowego (Schmitt i Wulff 1993), starca zwyczajnego, komosy białej, gorczyca jasnej, pokrzywy zwyczajnej (Morgan i Smith 1979), koniczyny białej (Robin i in. 1994), kukurydzy (Kasperbauer i Karlen 1994) i słonecznika (Libenson i in. 2002). Jak podają Smith i in. (1993) w ich badaniach najwyższe rośliny wyrosły w gęstym łanie (w warunkach konkurencyjnych, DC/C wynoszącym 5,0), niższe w neutralnym zacienieniu (DC/C równym 0,9), a najniższe w promieniowaniu słonecznym bez warunków konkurencyjnych. Wskazuje to, że waga efektów zacienienia, może być większa dla roślin zacienianych przez łan, niż przez neutralne zacienianie (Schmitt i Wulff 1993). Również wydłużanie elongacyjne międzywęzła związane jest z obecnością roślin sąsiadujących; reakcje takie wystąpiły w wyniku zacienienia przez liście koniczyny białej (Marcuvitz i Turkington 2000) i słonecznika (Smith i Whitelam 1997). Zjawisko elongacji w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C stwierdzono też u ogórka, pomidorów, rzodkiewnika (Whitelam i Smith 1991) oraz

soi rosnącej w łanach o zwiększonej gęstości siewu (Board 2000, Seiter i in. 2004). W warunkach laboratoryjnych siewki rzodkiewnika również zareagowały wydłużeniem hypokotyła na promieniowanie o wysokim stosunku DC/C (McNellis i Deng 1995). W ten sam sposób siewki rzodkiewnika zareagowały w warunkach szklarniowych, gdzie promieniowanie o wysokim stosunku DC/C pochodziło z odbicia od liści pszenicy. Natomiast najkrótsze hypokotyle stwierdzono u siewek rosnących w promieniowaniu słonecznym, bez udziału promieniowania odbitego od roślin sąsiadujących (Yanovsky i in. 1995).

Wyższe pędy główne soi rosnącej w łanach o zwiększonej gęstości, interpretowane jest również jako wpływ wyższych wartości stosunku DC/C w promieniowaniu występującym w gęstych łanach (Board 2000). W badaniach własnych takie same rezultaty osiągnięto z roślinami w warunkach naturalnych w otoczeniu trawy, które otrzymywały promieniowanie odbite o zwiększonym stosunku DC/C jak i z roślinami z komór wzrostowych z promieniowaniem o wyższym stosunku DC/C. Rośliny te wytworzyły znacznie dłuższe międzywęzła i pędy.

Na rolę sygnału w postaci promieniowania o zwiększonym stosunku DC/C w łanie, który wyraźnie promuje wzrost pędu, zwracali uwagę już Ballaré i in. (1987 i 1990). Wydłużanie międzywęzła oraz przyrost wysokości pędów roślin rosnących w środowisku o zwiększonym promieniowaniu z zakresu DC jest rezultatem zachowawczego unikania zacienienia, zwiększającego szansę na otrzymanie przez liście dostatecznej ilości promieniowania fotosyntetycznie czynnego. Rośliny „dążą” poprzez zwiększanie długości międzywęzła i wysokości pędów do wzniesienia i przebicia się ponad baldachim, w kierunku niefiltrowanego pełnego białego światła, dostarczającego energii niezbędnej do przetrwania. Dążenie roślin do otrzymania dostatecznej ilości promieniowania fotosyntetycznie czynnego (zbyt wybujałe pędy) w warunkach odpowiedniej ilości tego promieniowania, wydaje się być nieuzasadnione z punktu widzenia samego procesu fotosyntezy. Reakcje unikania zacienienia są typowymi dla roślin rosnących w gęstych, zamkniętych łanach – otrzymujących ograniczoną wielkość promieniowania fotosyntetycznie czynnego. Niska trawa, o wysokości 5–10 cm, nie stanowiła żadnej konkurencji dla znacznie wyższych roślin zbożowych w zdobyciu energii potrzebnej do fotosyntezy. Taką reakcją zbóż, można wytłumaczyć przy pomocy reakcji fitochromowych; bowiem wysoki stosunek DC/C oznacza bliskie sąsiedztwo roślin i wpływa na elongację pędu. Rośliny otrzymują sygnał w postaci DC, pochodzący z odbicia od zielonych tkanek roślin sąsiednich, lub też w wyniku zmodyfikowanego spektrum w komorach wzrostowych. Fitochrom rejestruje te zmiany promieniowania i umożliwia reakcje pozwalające na wydłużenie pędu, zapewniając roślinom egzystencję w zacienionym przez baldachim środowisku. W konsekwencji pozwala to na przerośnięcie okapu i na wzrost intercepcji niezbędnego promieniowania fotosyntetycznie czynnego w warunkach dużego zagęszczenia roślin. Po otrzymaniu potrzebnej ilości promieniowania fotosyntetycznie czynnego, rośliny mogą zawiązać nasiona konieczne do wydania potomstwa, a tym samym mogą spełnić rolę zachowania gatunku.

W doświadczeniach z promieniowaniem odbitym od roślin sąsiednich, pędy roślin zachowywały się podobnie jak zacieniane przez okap łąnu, a więc tak jak ekspozowane na działanie promieniowania o wysokim stosunku DC/C. Zwiększoną elongację pędów, wskutek zwiększonego udziału DC, stwierdzono m.in. u dzikich gatunków gorczycy, datury (Ballaré i in. 1991), tytoniu (Casal i Sánchez 1994) i ziemniaka (Yanovsky i in. 1995). Należy stwierdzić, że selektywna redukcja promieniowania w zakresie C i wzrost odbicia w DC, to czynniki promujące znaczny wzrost pędu w naturalnych warunkach promieniowania. Jak wykazują badania Yanovskyego i in. (1995) wzrost hypkotyli w siewkach dzikich gatunków promowany był selektywnie nie tylko w warunkach niskiego natężenia promieniowania C z dodatkową DC czy wysokiego stosunku DC/C, ale również przez niskie natężenie niebieskiego zakresu promieniowania. Należy zaznaczyć, że bardzo niskie natężenie promieniowania z zakresu niebieskiego, występowało w przeprowadzonych przez autora pomiarach promieniowania transmitowanego w łąkach pszenicy.

Inną cechą różnicującą rośliny pochodzące z obiektów o różnym składzie spektralnym była długość kłosów. Pszenica rosnąca w naturalnych warunkach promieniowania wytworzyła krótsze kłosa w obiektach z bliżej lub dalej rosnącą trawą, podobne rezultaty otrzymano również w warunkach kontrolowanych w komorach z promieniowaniem o wyższych stosunkach DC/C.

Wpływ zwiększonego udziału DC w promieniowaniu odbitym od powierzchni trawy przejawiał się także zmniejszonym krzewieniem żyta i pszenicy oraz zmniejszonym rozgałęzieniem gryki (Doroszewski 1995, 1997, 1999, 2001 i 2003), rosnących w naturalnych warunkach promieniowania w sąsiedztwie trawy. Rośliny pszenicy otrzymujące zwiększoną ilość DC wytworzyły średnio po dwa pędy mniej niż rośliny rosnące w czarnym ugorze. W komorach wzrostowych różnice były znacznie większe. O 13 pędów więcej wytworzyły rośliny rosnące w warunkach promieniowania o niskim stosunku DC/C.

Możliwość wystąpienia niesprzyjających warunków ograniczyła u roślin krzewienie do czterech – pięciu pędów; rośliny rosnące w otoczeniu trawy upodobały się tym samym do roślin rosnących w gęstym łąnie. Natomiast rośliny rosnące na ugorze czy w komorach wzrostowych, w których zastosowano promieniowanie o niskim stosunku DC/C, odbierały sygnał o braku zagrożenia przez konkurencję, mogły więc wytwarzać znacznie więcej pędów. W doświadczeniu z kostrzewą trzcinowatą również stwierdzono mniejszą liczbę pędów, jako reakcję na zwiększony udział DC w promieniowaniu transmitowanym przez drzewa klonu i jesionu w porównaniu do pędów roślin rosnących w otwartej przestrzeni (Whereley i in. 2005). Rośliny koniczyzny rosnące w cieniu trzech gatunków traw również zareagowały na warunki promieniowania o zwiększonym stosunku DC/C zredukowaną liczbą rozgałęzień (Marcuvitz i Turkington 2000). W innym doświadczeniu przeprowadzonym z koniczyną, w którym DC/C równym 3,0 liczba rozgałęzień pierwszego i drugiego stopnia była najmniejsza (Lötscher i Nösberger 1997, Robin i in. 1994).

Na rolę sygnału w postaci zwiększonego stosunku DC/C w łanie, który wyraźnie redukuje krzewienie traw zwrócili uwagę już Casal i in. (1986 i 1987b). Za kontrolera procesu krzewienia i wzrost liści traw uważany jest również fitochrom (Bééahmani i in. 2000, Casal 1988, Deregibus i in. 1983 i 1985). Redukujący wpływ zwiększonej ilości DC na krzewienie stwierdzono m.in. u pszenicy (Casal 1988, Górski i in. 1991, Kasperbauer i Karlen 1986), jęczmienia (Skinner i Simmons 1993), sorgo (Childs i in. 1997) i życicy (Casal i in. 1985). Podobne efekty zmniejszenia krzewienia w wyniku wzrostu stosunku DC/C w promieniowaniu odbitym od roślin sąsiednich obserwowali Casal i in. (1990). Różnic w liczbie rozgałęzień nie stwierdzono natomiast u szarłat w warunkach promieniowania ze zróżnicowanymi stosunkami DC/C (Rajcan i in. 2002).

Rośliny rosnące na ugorze bez sąsiedztwa innych roślin nie miały ograniczeń w możliwości krzewienia, nie były zatem w żaden sposób zagrożone przez konkurencję, co spowodowało, że wytworzyły więcej pędów. Przykładem optymalizacji pozyskiwania promieniowania jest gatunek życicy wielokwiatowej, który w reakcji na promieniowanie o wysokim stosunku DC/C adaptował się bardziej wzniosłym pokrojem, lokalizując wyżej blaszki liściowe i lepiej wykorzystując promieniowanie w górnych warstwach ładu (Casal i in. 1990). Można zatem stwierdzić, że w warunkach zacienienia przez zieloną masę, rośliny zaciemniane redukują liczbę bocznych pędów i kosztem krzewienia przekierowują asymilaty celem wzrostu wysokości roślin, dążąc do apikalnej dominacji względem roślin sąsiednich.

Należy podkreślić, że obserwowane zmiany pokroju roślin nie były wynikiem istnienia konkurencji, a jedynie ich wcześniejszym przygotowaniem się do niej. Zjawisko to należy tłumaczyć istnieniem bodźca w postaci promieniowania o zwiększonym udziale DC, sygnalizującego możliwość wystąpienia potencjalnej konkurencji, w następstwie czego, rośliny dążyły przez cały czas rozwoju do przerośnięcia sąsiadujących roślin, „widząc” w nich potencjalne zagrożenie w walce o promieniowanie fotosyntetycznie czynne. Otrzymywane informacje o środowisku, w postaci natężenia promieniowania i składu spektralnego przekazywane są przez fitochrom, który reguluje wiele przemian metabolicznych, odpowiednio wpływając na pokrój rośliny, zapewniający sprostanie spodziewanej konkurencji.

Otrzymane przez autora rezultaty dotyczące morfologii roślin świadczą, że jest to nie tylko reakcja wywołana przez gęsty ład charakteryzujący się transmisją promieniowania o wysokim stosunku DC/C, ale jak wskazuje Ballaré i in. (1987, 1988, i 1990), jest to reakcja wywołana również przez promieniowanie odbite od sąsiadów, nawet przed bezpośrednim zaciemnieniem. Promieniowanie odbite sygnalizuje obecność i bliskość sąsiedztwa innych roślin (Ballaré i in. 1987). Zmiany w ilości DC w promieniowaniu odbitym są skorelowane z gęstością i bliskością sąsiednich roślin (Ballaré i in. 1987, Ballaré i in. 1997, Kasperbauer 1987, Kasperbauer i Karlen 1986). Natomiast elongacyjna reakcja nie występuje w przypadku, kiedy sąsiadami są rośliny wybielone (Ballaré i in. 1987) lub też, gdy rośliny rosły otoczone filtrem z  $\text{CuSO}_4$  (absorbującym DC) (Ballaré i in. 1990, Rajapakse i in. 1993). Podobne

efekty morfologiczne występują w warunkach promieniowania odbitego od folii charakteryzujących się niskim stosunkiem DC/C, pędy roślin rosnących w tych warunkach są krótsze. Rośliny odbierają informację świadczącą o braku konkurencji, wytwarzają więcej rozgałęzień, dobrze się krzewią, wysyłają dużo składników pokarmowych do korzeni wytwarzając większą ich masę, a więc zachowują się tak jak rośliny, które rosną w warunkach bez obecności innych roślin sąsiadujących (Antonious i Kasperbauer 2002, Decoteau i in. 1989 i 1993, Kasperbauer 1994, 1998, 1999, 2000a, 2000b i 2001, Kasperbauer i Karlen 1994, Libenson i in. 2002, Loughrin i Kasperbauer 2001, Matheny i in. 1992).

Poza zmianami morfologicznymi, skład spektralny ma duży wpływ na plonowanie roślin. We wcześniejszych badaniach autora z pszenicą ozimą i jaram, żytem, jęczmieniem jarym, gryką (Doroszewski 1995, 1997, 1999, 2001 i 2003) oraz w obecnie przedstawianych badaniach z pszenicą w warunkach niekonkurencyjnych, ale o zwiększonej ilości promieniowania w zakresie DC względem obiektów z czarnym ugorzem (w warunkach naturalnych) lub w warunkach promieniowania o niskim stosunku DC/C (w warunkach sztucznych), osiągnięto podobne efekty jak u roślin rosnących w gęstych łąkach. W wyniku zwiększenia gęstości siewu zbóż, oprócz zmian w rozwoju i pokroju roślin, następuje również zmniejszenie liczby nasion i plonu (Kasperbauer i Karlen 1994, Noworolnik 2003, Ruszkowski 1986). Odmienny skład spektralny promieniowania powodował, że rośliny rosnące w obiektach o zróżnicowanych warunkach tego promieniowania wykazywały też zróżnicowane plonowanie. Efektem zwiększonej ilości DC była mniejsza liczba i masa ziarna oraz mniejsza masa słomy i masa całkowita rośliny, w porównaniu do roślin rosnących na ugorze czy w warunkach sztucznych z promieniowaniem o niskim stosunku DC/C. Zmniejszeniem plonu na zastosowane promieniowanie o zwiększonym stosunku DC/C reagował m.in. słonecznik (Libenson i in. 2002). W środowisku z promieniowaniem o wysokim stosunku DC/C uzyskiwano również ziarniaki o wyższej MTZ.

Stwierdzone efekty fotomorfo-genetyczne są porównywalne z efektami, jakie rośliny wykazują w zacienionych stanowiskach, gdzie wzrost gęstości siewu powoduje spadek plonu (Noworolnik 2003, Smith i Whitelam 1997). Jest to efektem skierowania asymilatów przeznaczonych na wzrost elongacyjny rośliny a nie na ich plon. Zwiększony udział DC pochodzącej z odbicia od zielonych tkanek roślinnych powodował, że rośliny wykazywały reakcję określaną jako „shade-avoidance syndrom (SAS)” (Ballaré 1999, Smith 1982, Smith i Whitelam 1997). Chociaż reakcje unikania zacienienia u roślin uprawnych zostały poważnie ograniczone w wyniku prowadzonej selekcji hodowlanej, jednakże rośliny nadal reagują spadkiem plonu na zbyt duże zagęszczenie, mimo iż można zapewnić im odpowiednie nawożenie, ilość światła i wody.

Pojedyncze pędy pszenicy rosnącej w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C (w warunkach laboratoryjnych) wytworzyły największą masę ziaren. Podobny rezultat osiągnięto w badaniach z soją, która w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C wytworzyła największą masę ziarna z pojedynczego pędu

(Board 2000). Plon z pędów głównych, roślin rosnących w łąkach o zwiększonej gęstości, był znacznie wyższy niż roślin rosnących w łąkach o małej gęstości. SAS może prowadzić do zmniejszenia plonu roślin. Według badań autora promieniowanie o wysokim stosunku DC/C w warunkach naturalnych i sztucznych spowodowało obniżenie plonu ziarna z całych roślin. Uważa się, że podczas udomowienia roślin reakcje unikania zacielenia zostały w dużej mierze osłabione (Smith 1992). Wiele upraw zbożowych wykazuje jednak silną reakcję na DC i SAS, co w ograniczonych warunkach światła może optymalizować plon (Casal i in. 1996, Maddonni i in. 2002, Morgan i in. 2002).

Redukcję plonu obserwowano też u koniczyny przy częściowym zacieleniu pod koniec dnia (Lötscher i Nösberger 1997, Marcuvitz i Turkington 200). Taka reakcja po zastosowaniu promieniowania o wysokim stosunkiem DC/C o zmierzchu, wskazuje na zdolność detekcji sąsiedztwa przy końcu dnia (EOD – end of day), mimo że jak donoszą Yanovsky i in. (1995), wpływ ten jest znacznie mniejszy niż promieniowanie o wysokim stosunku DC/C w ciągu całego dnia. Efekty zmniejszenia plonu w doświadczeniach ze zbożami czy koniczyną były widoczne zarówno w obiektach z brakiem konkurencji o promieniowanie, jak też w kompletnie zacielenionych stanowiskach (Solangaarachchi i Harper 1987, Thompson 1993, Thompson i Harper 1988).

Innym przykładem wpływu zacielenia przez liściowy baldachim na cechy morfologiczne roślin jest niższa masa liści niecierpka przyłdkowego w porównaniu do roślin rosnących w otwartej przestrzeni czy w neutralnym zacieleniu (Schmitt i Wulff 1993) oraz niższa masa koniczyny rosnącej w podobnych warunkach (Lötscher i Nösberger 1997). W badaniach własnych w komorach wzrostowych z promieniowaniem o najwyższym stosunku DC/C uzyskano również niską masę słomy pszenicy.

Należy stwierdzić, że wszelkie zacielenie, niezależnie od jego źródła, redukuje promieniowanie fotosyntetycznie czynne a także zmienia jego skład spektralny, wpływając na fotosyntezę i fotomorfogenezę. Wpływ tych warunków na rozwój i wzrost roślin jest zróżnicowany w zależności od konfiguracji natężenia promieniowania i jego składu spektralnego. Należy też podkreślić, że występuje subtelna różnica w reakcji unikania zacielenia, która polega na ucieczce od zacielenia a nie na kierowaniu się w stronę światła (Devlin i in. 2007).

Otrzymane wyniki prezentowanych badań przy zróżnicowanym promieniowaniu w warunkach sztucznych, jak też naturalnych w pełni potwierdzają silną reakcję roślin na skład spektralny promieniowania, podobnie jak wykazano to we wcześniejszych badaniach dotyczących gryki, żyta czy pszenicy jarej i ozimej (Doroszewski 1995, 1997, 1999, 2001 i 2003, Doroszewski i in. 1991, Górski i in. 1991). Wyniki uzyskane z roślinami rosnącymi w zróżnicowanych odległościach od trawy jako emitera dalekiej czerwieni świadczą, że ich reakcje na sąsiedztwo innych roślin są bardzo silne. Trawa rosnąca nawet w stosunkowo dużej odległości (ok. 50 cm) powodowała u zbóż istotne zmiany fotomorfogenetyczne. Spośród badanych gatun-

ków roślin zbożowych najsilniejszą reakcją na zwiększony udział promieniowania w zakresie DC wykazywały żyto i gryka (Doroszewski 1995, 1997, 1999 i 2003, Doroszewski i in. 1991, Górski i in. 1991). Niewątpliwie obserwowane reakcje zbóż w pełni zasługują na miano reakcji SAS, występujących u roślin rosnących w gęstych łąkach, mimo iż w tym przypadku brak było warunków konkurencyjnych.

## 5.2. WPŁYW SKŁADU SPEKTRALNEGO NA PROCESY FIZJOLOGICZNE ROŚLIN

Omawiane aspekty rozwoju i elementów morfologii roślin są wynikiem określonych procesów fizjologicznych, które w dużej mierze determinowane są przez fotosyntetyczny efekt wymiany gazowej i przyswajanie  $\text{CO}_2$ . Wielkości wymiany gazowej, na które składa się: fotosynteza, przewodnictwo szparkowe, wskaźnik WUE, uzależnione są m.in. od składu spektralnego i natężenia napromienienia. Reakcje roślinne takie jak wydłużanie międzywęzła i pędów, zwiększona wysokość, są bardziej związane ze składem spektralnym niż z natężeniem napromienienia (Smith 1995). Natomiast intensywność wymiany gazowej  $\text{CO}_2$  uzależniona jest przede wszystkim od natężenia promieniowania (Sleeman i in. 2002). W badaniach własnych prowadzonych w komorach wzrostowych wykorzystywano promieniowanie o bardzo zbliżonej ilości, a zatem należy wnosić, że głównym elementem różnicującym zachowanie się roślin był skład spektralny promieniowania. Reakcją roślin na odmienne warunki promieniowania były odpowiednie procesy związane z wymianą gazową oraz z gospodarką wodną.

Intensywność fotosyntezy, wyrażona jako asymilacja  $\text{CO}_2$  liścia flagowego pszenicy, rosnącej w komorach wzrostowych, wykazywała istotnie wyższe wartości w obiektach o niskim stosunku DC/C. Wskazuje to, że rośliny rosnące w warunkach promieniowania o stosunkowo wysokim stosunku DC/C prowadziły bardziej oszczędne zużycie  $\text{CO}_2$ . Podobnie u tytoniu naświetlanego promieniowaniem o wysokim stosunku DC/C, asymilacja netto  $\text{CO}_2$  również była niższa (Kasperbauer i Peaslee 1973). O większej wydajności fotosyntezy po zastosowaniu promieniowania z niskim stosunkiem (DC/C równym 0,1) donosili też Sleeman i in. (2002) na podstawie badań przeprowadzonych u szczyra rocznego. Zastosowane przez nich promieniowanie o stosunku DC/C równym 0,1, odpowiada dokładnie stosunkowi DC/C w promieniowaniu zastosowanym w badaniach własnych w komorze ze świetlówkami (komora A), w której również uzyskano najwyższą intensywność fotosyntezy mierzoną wymianą gazową  $\text{CO}_2$ . W warunkach promieniowania o większym stosunku DC/C (0,7–0,9) intensywność fotosyntezy u szczyra rocznego była niższa, podobnie jak w doświadczeniach z pszenicą (komora C).

Oprócz energii wyrażonej ilością pochłoniętych fotonów, drugim niezwykle ważnym czynnikiem umożliwiającym przebieg fotosyntezy jest dostępność  $\text{CO}_2$ , czyli wewnątrzkomórkowe stężenie dwutlenku węgla. Dla intensywności fotosyntezy ważne jest stężenie  $\text{CO}_2$  w stromie chloroplastu, gdzie zachodzi proces karboksyla-



cji. Wewnątrzkomórkowe stężenie CO<sub>2</sub> pszenicy było najniższe w warunkach promieniowania o najwyższym stosunku DC/C. Otrzymany rezultat oznacza, że rośliny rosnące w komorach wzrostowych z promieniowaniem o niskim stosunku DC/C lepiej wykorzystywały CO<sub>2</sub>, co umożliwiło im większą produkcję biomasy.

Jak podają Czarnowski i Starzecki (1989a i 1989b) rośliny pomidora rosnące w warunkach podwyższonej koncentracji CO<sub>2</sub> wykazywały wzrost produkcji skrobi, natomiast Brzóstowicz i in. (2006) przy dwukrotnie zwiększonej zawartości CO<sub>2</sub> stwierdzili najbardziej intensywny wzrost siewek pszenżyta.

Innym aspektem fizjologicznym jest gospodarka wodna. Pszenica rosnąca w komorach wzrostowych z zastosowanym promieniowaniem o wyższym stosunku DC/C wykazywała znacznie mniejsze zużycie wody niż rośliny rosnące w warunkach promieniowania o niskim stosunku DC/C.

Można wnosić, iż reakcje te są niewątpliwym przejawem przystosowania się roślin rosnących w warunkach promieniowania o wyższym stosunku DC/C do ograniczenia zużycia wody ze względu na spodziewaną konkurencję, czy suszę, gdyż wyższy stosunek DC/C występuje w atmosferze suchej a niższy w atmosferze o dużej wilgotności (Doroszewski i in. 2007). Podobne rezultaty otrzymano w badaniach transpiracji roślin bawełny i zaślazu Teofrasta (Hubac i in. 1986, Salisbury i Chandler 1993), które również wykazywały mniejsze zużycie wody przy promieniowaniu o wyższym stosunku DC/C.

Wskaźnikiem syntetycznym, opisującym transpirację wody z rośliny oraz intensywność fotosyntetyczną jest wskaźnik wykorzystania wody w fotosyntezie (WUE). Wskaźnik ten charakteryzuje wymianę gazową w organach asymilacyjnych oraz zużycie wody. Wyższe wartości wskaźnika u pszenicy otrzymano przy niskim stosunku DC/C. W przeprowadzonych badaniach z roślinami zaślazu uzyskano również niewielki wzrost wartości WUE, traktowanych promieniowaniem o niskim stosunku DC/C, różnice te były zbyt małe i nieistotne statystycznie (Sleeman i in. 2002).

Pszenica w komorach wzrostowych przewodziła wodę w znacznie większym stopniu w warunkach promieniowania o niskim stosunku DC/C niż przy wysokim. Otrzymane wyniki przewodnictwa szparkowego wskazują, że rośliny rosnące w warunkach promieniowania o niskim udziale DC, świadczącym o braku konkurencji, przewodziły znacznie więcej wody, niż rośliny w warunkach o wyższym udziale promieniowania z tego zakresu, czyli w warunkach konkurencyjnych. Bardzo podobne rezultaty dotyczące przewodnictwa szparkowego otrzymali Sleeman i in. (2002) w doświadczeniach przeprowadzonych w komorach wzrostowych o zbliżonych warunkach promieniowania z roślinami szczyra rocznego.

Aparaty szparkowe stanowią główną drogę dyfuzji pary wodnej w liściach. Rośliny adaptując się do warunków środowiska, regulują zamykanie i otwieranie aparatów szparkowych oraz migrację chloroplastów. W reakcje te zaangażowane są fototropiny – phot1 i phot2, odpowiedzialne za migrację chloroplastów (Franklin i in. 2005, Kagawa i in. 2001, Kagawa i Wada 2000). Komórki szparkowe reagują na zmiany czynników środowiska takie jak natężenie oświetlenia, temperatura, wilgot-

ność względna powietrza, a także na wewnątrzkomórkowe stężenie CO<sub>2</sub> oraz zmiany stężenia kwasu abscysynowego. Rośliny reagują na docierające bodźce środowiska odpowiednim ustawieniem aparatów szparkowych; ponadto docierający do roślin skład spektralny promieniowania reguluje ich liczebność. Odmienny skład spektralny powodował, że liczba aparatów szparkowych, wytworzona przez pszenicę w komorach wzrostowych była uzależniona od wielkości stosunku DC/C. Rośliny otrzymujące promieniowanie o niskim stosunku DC/C wykształciły znacznie więcej aparatów szparkowych na górnej jak i dolnej powierzchni liści, niż rośliny rosnące w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C. O podobnych efektach donosi Kasperbauer i Peaslee (1973). W przeprowadzonym przez nich doświadczeniu z tytoniem, liczba aparatów szparkowych na obydwu stronach liści była niższa u roślin doświetlanych promieniowaniem o wysokim stosunku DC/C.

Otrzymane wyniki dotyczące liczebności aparatów szparkowych pszenicy w warunkach laboratoryjnych, świadczą o przystosowaniu roślin do warunków konkurencyjnych. Zmniejszenie liczby aparatów szparkowych zapobiega nadmiernej transpiracji. Rośliny konkurencyjne przyczyniają się do niedostatecznego zaopatrzenia w wodę, a zatem reakcją przystosowawczą do niekorzystnych warunków jest nie tylko zamykanie aparatów szparkowych, ale także ograniczanie ich liczebności. Reakcje roślin na skład spektralny promieniowania wyraźnie to wykazały. Rośliny otrzymujące promieniowanie o wysokim stosunku DC/C, zarówno w komorach wzrostowych jak i na poletkach, w warunkach niekonkurencyjnych, zareagowały wytworzeniem mniejszej liczby aparatów szparkowych, zachowując się, jakby rosły w warunkach typowo konkurencyjnych.

Innym elementem wykazującym zróżnicowaną reakcję na skład spektralny promieniowania była zawartość chlorofilu. Pszenica traktowana promieniowaniem o niskim stosunku DC/C charakteryzowała się wyższą zawartością chlorofilu. Szczególnie niską zawartość chlorofilu stwierdzono u roślin będących pod wpływem promieniowania o najwyższym stosunku DC/C (1,08:1). Jak podają Sakai i in. (2001) przy niskim natężeniu promieniowania, chloroplasty wykazują większe „reakcje akumulacyjne”, co sprzyja optymalizacji pochłaniania promieniowania. Przy wysokim natężeniu napromienienia, rośliny minimalizują nadmiar promieniowania (fotooksydacja) poprzez ustawienie komórek chloroplastu zapewniające wzajemne zacienianie (Sakai i in. 2001).

### **5.3. WPŁYW SKŁADU SPEKTRALNEGO NA KSZTAŁTOWANIE ŁANU ZBÓŻ**

Rośliny rosnące w łanie, w sąsiedztwie innych roślin, mają ograniczony dostęp do promieniowania fotostyntetycznego, co wymusza podolewanie konkurencji. Można wyróżnić dwie główne strategie we wzroście i przeżywalności roślin: tolerancję na zacienienie poprzez adaptację oraz unikanie zacienienia.

Jak wykazały badania autora, w wyniku transmisji i odbicia promieniowania przez rośliny, zmienia się skład spektralny promieniowania w łanie; inny jest w części wierzchołkowej, inny w strefie środkowej, a jeszcze inny na dnie łanu. W wierzchołkowych partiach okapu skład spektralny promieniowania słonecznego jest bardzo podobny, poniżej baldachimu jest znacznie modyfikowany przez żywe tkanki roślinne, przy czym dużą rolę w procesie infiltracji odgrywa zawartość chlorofilu i karetonoidów w tkankach roślinnych.

Żywe rośliny mają zdolność transmisji promieniowania (Czarnowski 1994a, Doroszewski 1994, Kocurek i Pilarski 2007, Pilarski i Kocurek 2005) oraz odbicia (Czarnowski 1994a, Doroszewski i Kozyra 2001, Kocurek i Pilarski 2007, Pilarski i Kocurek 2005), charakteryzującego się znaczną przewagą DC (ok. 730 nm) nad C (ok. 660 nm), która pochłaniana jest przez chlorofil (Kasperbauer 1987). Promieniowanie transmitowane przez łan liści o zredukowanym zakresie czerwieni, powoduje znaczny wzrost stosunku DC/C (Smith 1982), co wykrywane jest przez fitochromy i wywołuje odpowiednie reakcje morfologiczne (Smith 1982). W warunkach polowych, jakość promieniowania determinowana jest przez gęstość i skład gatunkowy roślin tworzących łan (Smith 1982, Thompson i Harper 1988). W zależności od łanu, występują duże różnice w transmisji i absorpcji promieniowania, które uwidaczniają się zróżnicowanymi relacjami pomiędzy poszczególnymi zakresami promieniowania. Dla procesu fotomorfogenezy roślin, bardzo ważne jest promieniowanie w zakresie DC i C. Na te zakresy promieniowania, szczególnie reaguje fitochrom, który reguluje wiele funkcji fizjologicznych określanych mianem fotomorfoz. Fitochrom odbiera bardzo subtelne różnice w stosunku DC/C reagując na środowiskowy bodziec, który reguluje wzrost i rozwój roślin. Skład spektralny promieniowania docierającego do łanu zmienia się w ciągu dnia jak i w poszczególnych porach roku i w znacznej mierze, uzależniony jest od warunków pogodowych (Doroszewski i in. 2007).

Odmienne skład spektralny promieniowania, uzyskany w warunkach naturalnych (z kołami o zróżnicowanej średnicy z czarnym ugiem i trawą rosnącą poza tymi kołami) oraz w komorach wzrostowych powodował, że pszenica zareagowała widocznymi efektami fotomorfogenetycznymi. Obiektami o zdecydowanie zróżnicowanym składzie spektralnym promieniowania odbitego były powierzchnie z czarnym ugiem i trawą. Skład ten różnił się najbardziej ilością docierającego promieniowania w zakresie dalekiej czerwieni. Więcej promieniowania z tego zakresu otrzymywały rośliny rosnące w otoczeniu trawy oraz w komorach wzrostowych w wyniku specyficznej emisji promieniowania pochodzącego z żarówek typu Paulmann PAR 30 rosé.

Przeprowadzone pomiary spektralne w łanach pszenicy wykazały, że promieniowanie słoneczne transmitowane w części krótkofalowej (350–700 nm) jest bardzo niskie, natomiast w zakresie fal dłuższych niż 700 nm transmisja promieniowania jest znacznie większa. Podobne rezultaty dotyczące składu spektralnego promieniowania transmitowanego przez liście otrzymano m.in. u pomidorów (Czarnowski

1994a), papryki rocznej (Pilarski i Kocurek 2005), dębu, wiązu, klonu jesionolistnego, topoli, grabu, lipy, buku (Czarnowski 1994a, Kocurek i Pilarski 2007), brzozy (Kocurek i Pilarski 2007, Ovhed i Holmgren 1995), winorośli, klonu, bzu, kukurydzy, lipy, winobluszczu (Doroszewski 1994), rdestowca ostrokończastego czy topinamburu bulwiastego (Kocurek i Pilarski 2007).

Otrzymane przez autora wyniki wykazały, że w łąkach zbóż szczególnie niska transmisja promieniowania występowała w zakresie fotosyntetycznie czynnym. Najmniej promieniowania z tego zakresu docierało na dno łąnu, zaledwie od 1 do 2%. Im wyższa była wysokość wykonywanego pomiaru, tym stwierdzano większą transmisję promieniowania, niemniej na wysokości 20–25 cm od górnych partii łąnu transmisja nadal była mała i wynosiła 3–8%. Mimo bardzo niskiego promieniowania docierającego w tym zakresie spektralnym na dno łąnu, widoczne były różnice wynikające z gęstości łąnu oraz cech odmianowych. Uwagę zwraca transmisja promieniowania zwłaszcza w zakresie czerwieni (600–700 nm), która szczególnie pochłaniana jest przez chlorofil. Otrzymane wyniki pomiarów transmisji tego zakresu promieniowania, wykazały bardzo niskie wartości; na wysokości 0 cm transmisja promieniowania wynosiła zaledwie 1–3%. Na wysokości 20–25 cm od wierzchołków roślin transmisja promieniowania również była bardzo niska 1,5–7%. Tak niskie wartości transmisji promieniowania świadczą o bardzo dużej absorpcji promieniowania przez zielone tkanki roślin. Różnice w transmisji promieniowania pomiędzy poszczególnymi odmianami pszenicy w części krótkofalowej były małe, znacznie większe wystąpiły w części długofalowej. Zóżnicowanie transmisji promieniowania uzależnione było przede wszystkim od krzewistości roślin. Odmiana pszenicy *Fregata* charakteryzująca się silnym krzewieniem w największym stopniu pochłaniała promieniowanie słoneczne, w mniejszym stopniu odmiana pszenicy *Finezja* o słabszym krzewieniu a w najmniejszym odmiana pszenicy *Izyda*, którą charakteryzuje niska krzewistość.

Tak niska transmisja promieniowania w zakresie czerwieni powodowała, że stosunek DC (720–740 nm) do C (670–670 nm) w promieniowaniu transmitowanym przez zboża był wysoki. Z przeprowadzonych pomiarów spektrometrycznych w odkrytych stanowiskach wynika, że stosunek DC/C w promieniowaniu słonecznym zbliżony jest do jedności (Doroszewski i in. 2007). Wielkość stosunku DC/C ma istotny wpływ na reakcje fitochromowe. Podstawową funkcją fitochromu jest percepcja promieniowania DC/C, który po otrzymaniu sygnału w postaci tych długości fal, uruchamia odpowiednie drogi metaboliczne, pozwalające na wywołanie mechanizmów zapewniających optymalny wzrost i rozwój roślin. Smith (Smith 1982) wysunął hipotezę o percepcji stosunku DC/C jako fundamentalnej funkcji fitochromu. Hipoteza ta spotkała się z dużą aprobatą i została przyjęta przez środowisko naukowe zajmujące się fotoekologią, jako podstawowy kanon tej dziedziny nauki (Ballaré 1999, Smith i Whitelam 1997).

Transmisja promieniowania w badanych łąkach zbóż była niska ze względu na dużą zawartość chlorofilu w roślinach, powodującą znaczną absorpcję pro-

mieniowania w zakresie czerwieni. Przebicie się promieni słonecznych z zakresu 350–700 nm na dno łąnu z powodu dużej miąższości warstwy bogatej w chlorofil było prawie niemożliwe. Chlorofil sprawiał, że ten zakres promieniowania był pochłaniany przez fotosyntetyczny receptor prawie w całości. Natomiast promieniowanie powyżej 700 nm docierało w większym stopniu do dolnych powierzchni łąnu. Z tego względu na dnie łąnu oraz w warstwie do ok. 25 cm nad powierzchnią gruntu, gdzie było duże skupisko liści, wartości stosunku DC/C były najwyższe. U zbóż szczególnie dużo liści występuje na wysokości ok. 30 cm nad powierzchnią gruntu, dlatego kilka centymetrów niżej wystąpiły maksymalne wartości stosunku DC/C. Duże znaczenie na wielkość tego stosunku miała obsada roślin, im była większa, tym stosunek DC/C był wyższy. Największe wartości stosunku DC/C wystąpiły na wysokości 25 cm nad powierzchnią gruntu, przy gęstości 600 roślin/m<sup>2</sup> wartość ta była bardzo wysoka i wynosiła 14:1 (odm. Fregata); stosunek ten również był wysoki przy gęstości 450 roślin/m<sup>2</sup> i wynosił 12,3:1. Bardzo zbliżone wielkości stosunku DC/C w promieniowaniu transmitowanym przez łąny zbóż odnotowali Ballaré i in. (1990). W badanych łąnach pszenicy zwiększenie wysokości pomiaru wykazywało stosunkowo mały spadek stosunku DC/C w promieniowaniu transmitowanym przez łąn. Natomiast zmniejszenie obsady roślin w łąnie powodowało duży spadek stosunku DC/C. Zaobserwowano także różnice wynikające z cech odmianowych. Promieniowanie w łąnie z odmiany pszenicy Fregata charakteryzującą się wysoką krzewistością, stosunek DC/C był najwyższy, a w łąnie z odmiany pszenicy Izyda charakteryzującą się słabym krzewieniem stosunek ten był najniższy

Stwierdzone przez autora wartości stosunku DC/C w promieniowaniu transmitowanym przez pszenicę w uprawie polowej, należy uznać za bardzo wysokie w porównaniu do traw rosnących w warunkach naturalnych. Badając zmienność stosunku DC/C dla trzech gatunków traw przy powierzchni ziemi, Skálová i in. (1999) stwierdzili, że stosunek ten wynosił 2:1 w zbiorowisku bogatym w kostrzewę czerwoną, 1,6:1 w zbiorowisku zdominowanym przez rdest wężownika, a najniższy 1,1:1 w zbiorowisku zdominowanym przez bliźniaczkę wyprostowaną. Na wysokości 30 cm różnice pomiędzy poszczególnymi zbiorowiskami były niewielkie.

Jak wynika z przeprowadzonych badań własnych, wysoki stosunek DC/C charakteryzował również promieniowanie odbite od trawy. W doświadczeniach przeprowadzonych przez autora w warunkach naturalnych z wazonami, w których rośliny zbożowe rosły na czarnym ugorze oraz w kołach z czarnym ugorzem, poza którymi rosła trawa, otrzymano duże zróżnicowanie stosunków DC/C w promieniowaniu odbitym. Naturalnym źródłem dalekiej czerwieni była trawa. W obiekcie, w którym powierzchnią odbijającą napromienienie była trawa uzyskano najwyższe stosunki DC/C (4–4,5:1) (Doroszewski i Kozyra 2001). W wyniku przeprowadzonych pomiarów promieniowania odbitego nad trawnikiem (bez wazonów) stosunek DC/C wynosił nawet 7:1 (Doroszewski i Kozyra 2001). Nieco niższe wartości w obiektach z „trawą” wynikały z wpływu gleby znajdującej się w wazonie, która wyraźnie obniżała wartości DC/C, zwłaszcza na niskich wysokościach pomiarowych. Stosu-

nek DC/C w promieniowaniu odbitym od samej gleby był tylko nieco większy od jedności. Pozostałe obiekty z sąsiedztwem trawy również wykazywały zwiększony stosunek DC/C; im odległość od naturalnego emitora dalekiej czerwieni była większa tym stosunek DC/C był mniejszy. Jednakże warto zauważyć, że w obiekcie o największej średnicy z czarnym ugiem (95 cm), stosunek DC/C w promieniowaniu odbitym wynosił ponad 2:1 (Doroszewski i Kozyra 2001). Największe wartości tego stosunku występowały w napromienieniu odbitym na wysokości 30–60 cm, a więc na wysokości, którą osiąga bardzo wiele roślin. Natomiast małe różnice wystąpiły w wartościach stosunków DC/C w napromienieniu odbitym od powierzchni różniących się uwilgotnieniem gruntu. Stosunek DC/C w promieniowaniu odbitym od mokrego podłoża był większy o ok. 0,5 w porównaniu do suchej gleby. Obiektami o najbardziej różniącym się składzie spektralnym promieniowania odbitego były powierzchnie z czarnym ugiem i trawą, różnice wystąpiły przede wszystkim w ilości docierającego promieniowania w zakresie DC (Doroszewski i Kozyra 2001).

Przedstawione wyniki badań wskazują na możliwości dostosowania się roślin do warunków konkurencyjnych. Służą temu odpowiednie mechanizmy przystosowawcze, zapewniające warunki do ich egzystencji. Fitochrom jest fotoreceptorem, który odpowiedzialny jest za rejestrację zmian w promieniowaniu słonecznym i sztucznym. Fitochrom należy do rodziny fotoreceptorów, które regulują rozwój roślin w reakcji na promieniowanie środowiskowe. Fitochromowe reakcje są bardzo ważne w ciągu całej ontogenezy, począwszy od kiełkowania nasion, deetiolacji, poprzez wzrost siewki, detekcję sąsiada, reakcję unikania zacienienia zielonych siewek i indukcję reprodukcyjnych zachowań. Jak wykazano w badaniach własnych oraz innych autorów (Casal i Smith 1989, Kasperbauer 1971, Kasperbauer i Karlen 1986) wzrost stosunku DC/C w łanie, świadczy o istnieniu roślin sąsiednich. Wykrycie blisko rosnącej rośliny lub siewek jest zapoczątkowaniem stosownych reakcji unikania zacienienia, co jest ważne z punktu widzenia ekologicznego i rolniczego (Casal i Smith 1989, Smith 1982). Promieniowanie odbite i transmitowane przez rośliny wzbogacone jest w DC w dużo większym stopniu niż w czerwieni. Rośliny wykorzystują zatem promieniowanie, jako sygnał świadczący o istnieniu konkurencyjnych roślin. Detekcję zmian w jakości promieniowania umożliwia fotochromatyczny absorbujący fitochrom (Whitelam i Smith 1991). Konkurencja pomiędzy roślinami występuje nie tylko w gęstym łanie, jako rezultat wysokiego stosunku DC/C w promieniowaniu transmitowanym przez rośliny, ale też w wyniku promieniowania odbitego od roślin sąsiednich, nawet jeszcze przed bezpośrednim zacienieniem (Ballaré i in. 1987, 1988 i 1990). Rośliny rozróżniają, czy sygnał pochodzi od żywych roślin, czy od zwiedłych roślin leżących na powierzchni gleby, a nawet rozróżniają kolor gleby. Za pomocą ilości odbitej DC, roślina może określić obecność innych roślin rosnących w jej pobliżu. Promieniowanie odbite od zielonych roślin sygnalizuje obecność sąsiedztwa, ale też określa odległość, jaka ją dzieli od konkurencji (Ballaré i in. 1987, Smith i in. 1990).

Ballaré i in. (1987) podają, że sygnał o potencjalnej konkurencji (w postaci zwiększonej ilości DC) odbierany jest przez rośliny już w bardzo wczesnej fazie rozwoju i pozwala na przygotowanie odpowiedniej strategii rozwoju do warunków konkurencyjnych. Uzyskane wyniki badań przeprowadzonych w warunkach laboratoryjnych świadczą również o tym, że w czasie całego rozwoju roślin, procesy fizjologiczne ukierunkowane były na końcowy efekt, jakim jest maksymalizacja procesów dostosowawczych do istniejących warunków promieniowania, czyli przetrwania i wydania potomstwa. Przejawem takiego przystosowania roślin rosnących w warunkach promieniowania o wyższym stosunku DC/C (w komorach wzrostowych) było znaczne ograniczenie intensywności fotosyntezy, wewnątrzkomórkowego stężenia CO<sub>2</sub> i przewodnictwa wody przez aparaty szparkowe oraz niski indeks zieloności liści i mała liczba aparatów szparkowych.

Fitochrom przetwarza w roślinie otrzymany sygnał w postaci zwiększonego udziału promieniowania z zakresu DC, w efekcie czego więcej energii przeznaczanej jest do górnych części rośliny, ograniczając rozwój korzeni, odpowiadając w ten sposób na konkurencję. W doświadczeniu przeprowadzonym z koniczyną, w którym zastosowano zróżnicowane napromieniowanie pod względem udziału DC/C, przy wysokiej wartości stosunku (3,0), udział korzeni względem całej masy rośliny rzeczywiście był najniższy (Lötscher i Nösberger 1997). Inne kryterium świadczące o zróżnicowanym przekierowaniu fotoasymilatów, zastosowano w przypadku roślin niecierpka, u którego zbadano stosunek powierzchni liści do wysokości rośliny. Najwyższy stosunek wystąpił u roślin rosnących w stanowisku otwartym, mniejszy w zacieleniu neutralnym, a najmniejszy pod liśćmi (Schmitt i Wulff 1993). Niski stosunek powierzchni liści do wysokości roślin świadczy, że w roślinach rosnących w dużym zacieleniu, fotoasymilaty były skierowane na apikalną dominację rośliny a nie na wzrost powierzchni fotosyntetycznej. Dążenie do przerośnięcia konkurencji i zdobycie dominacji wzrostowej jest dla roślin rosnących w zacieleniu celem nadrzędnym, a zwiększanie powierzchni liści jest celem drugorzędnym.

Ważnym aspektem dostosowawczym roślin do konkurencji są fotomorfogeniczne reakcje unikania zacielenia i adaptacji. Promieniowanie odbite od sąsiednich roślin jest zubożone w zakresie promieniowania niebieskiego i czerwonego, natomiast występuje w dużych ilościach w zakresie bliskiej podczerwieni. W rezultacie czego fitochrom przekształcany jest do formy nieaktywnej P<sub>R</sub>. Zmniejszenie puli formy P<sub>FR</sub> powoduje zmniejszenie inhibicji elongacyjnego wzrostu oraz wywołuje wzrost reakcji unikania zacielenia (Devlin i in. 2007). Stopień zacielenia jest dokładnie określony poprzez promieniowanie odbite od roślin sąsiednich odpowiednim stosunkiem DC/C, co z kolei określa równowagę pomiędzy P<sub>R</sub>/P<sub>FR</sub> oraz stopień elongacji (Franklin i Whitelam 2005). Rośliny otrzymują promieniowanie odbite od sąsiadów (zwiększony stosunek DC/C) jako precyzyjny wskaźnik bliskości sąsiedztwa (Ballaré i in. 1987 i 1990). Sukces związany z unikaniem zacielenia, związany jest przede wszystkim z możliwością detekcji konkurencji i uruchomienie morfologicznych reakcji unikowych jeszcze przed wystąpieniem ich zacielenia (Ballaré

i in. 1990). Rośliny otrzymują informację o wegetujących sąsiadach jako wzrost stosunku DC/C w promieniowaniu odbitym czy transmitowanym przez zielone tkanki. Wzrost gęstości roślin w łanie oraz duża wzajemna bliskość roślin powoduje wzrost stosunku DC/C. W promieniowaniu słonecznym stosunek DC/C wynosi ok. 0,9, natomiast z przeprowadzonych badań w gęstych łanach pszenicy wynika, że stosunek ten wynosi nawet 14:1. Promieniowanie przechodzące przez okap liści redukuje przede wszystkim czerwień, w mniejszym stopniu DC, stąd w składzie spektralnym promieniowania w łanie, znacznie wzrasta stosunek DC/C (Doroszewski 1994, Smith 1982).

Reakcją na wzrost stosunku DC/C jest wzrost elongacji roślin, która pozwala liściom na umiejscowienie ich ponad liśćmi sąsiadów. Typowe unikanie zacienienia to wzrost elongacji pędów, wydłużenie wąsów, redukcja krzewienia u roślin jednoliściennych i rozgałęzień u roślin dwuliściennych, redystrybucja asymilatów w górnych liściach i partiach roślin (Ballaré i in. 1991, Geber 1989, Schmitt i Wulff 1993, Smith 1982), a także redukcja grubości pędu i liści oraz pionowe ich ustawienie. Zwiększony stosunek DC/C prowadzi u roślin do redukcji suchej masy, alokacji asymilatów w pędach kosztem rozwoju korzeni.

Inne obserwowane reakcje u wszystkich roślin unikających zacienienia to przyspieszenie dojrzewania nasion, często kosztem zmniejszenia liczby i powierzchni liści oraz spadek syntezy chlorofilu. U wielu gatunków roślin następuje też przyspieszenie kwitnienia (Halliday i in. 1994) oraz szybsze wyprodukowanie nasion, powodując tym samym wzrost prawdopodobieństwa przeżywalności roślin i całego gatunku. Zwiększony udział DC pochodzącej z odbicia od zielonych tkanek roślinnych powoduje, że te wszystkie reakcje charakterystyczne są dla syndromu unikania zacienienia (Ballaré 1999, Sleeman i in. 2002, Smith i Whitelam 1997).

Określenie wzajemnego sąsiedztwa roślin pozwala na dostosowanie się do poziomu warunków konkurencyjnych o promieniowanie fotosyntetycznie czynne poprzez odpowiedni ich rozwój i morfologię (Casal i Smith 1989, Schmitt i in. 1999, Schmitt i Wulff 1993). Hipoteza plastycznej adaptacji głosi, że fitochrom pośredniczy we wrażliwości na DC/C i że jest to reakcja powstała w wyniku naturalnej selekcji, jako ewolucyjna adaptacja, która umożliwia roślinom udział w unikaniu konkurencji celem bardziej efektywnego wykorzystania promieniowania słonecznego w gęstych roślinnych stanowiskach (Ballaré i in. 1987 i 1990, Casal i Smith 1989, Schmitt i Wulff 1993). Taka strategia pozwala roślinom na potencjalne utrzymanie się przy życiu. Aczkolwiek należy zaznaczyć, że duży wpływ na reakcje roślin mają uwarunkowania genetyczne.

Opisane różnice w osiągniętym plonie generatywnym pszenicy świadczą o tym, że rośliny rosnące w trawie oraz w komorach wzrostowych z promieniowaniem o wysokim stosunku DC/C, maksymalizowały swój plon, stosownie do spodziewanych warunków ograniczających ich pełny rozwój. Były mniej rozkrzewione w porównaniu do roślin rosnących w warunkach promieniowania, w których udział DC był niski. Są to reakcje przystosowawcze zbóż do warunków zacienienia. W do-



świadczeniach tych DC była czynnikiem ograniczającym plon, kształtującym pokrój i powodującym przyśpieszenie rozwoju roślin. Taką rolę DC odgrywa u większości roślin zielnych, bowiem zawierają one fitochrom i reagują na zmiany promieniowania, informującego m.in. o obecności innych roślin znajdujących się w pobliżu, co umożliwia dopasowanie ich egzystencji do rzeczywistej lub spodziewanej konkurencji. Informację taką rośliny otrzymują w warunkach naturalnych poprzez odbiór DC pochodzącej z transmisji i odbicia od zielonych tkanek roślin sąsiadujących.

Rozpatrując zjawisko adaptacji należy zwrócić uwagę na dostosowanie się roślin do maksymalnej absorpcji promieniowania fotosyntetycznie czynnego. Naturalne promieniowanie słoneczne, nie filtrowane przez liście powoduje tłumienie elongacji pędów, wąsów, a promuje ekspansję i rozwój liści. Taka adaptacja roślin służy wzrostowi powierzchni możliwej do maksymalnego pochłonięcia, „schwywania” promieniowania fotosyntetycznie czynnego. Jednakże ekspozycja roślin na duże natężenie napromienienia może też niszczyć chloroplasty. Rośliny adaptując się do warunków środowiska regulują zamykanie i otwieranie aparatów szparkowych oraz migrację chloroplastów, sprzyjającą optymalizacji promieniowania (Sakai i in. 2001). W przeprowadzonych w komorach wzrostowych badaniach dotyczących liczebności aparatów szparkowych pszenicy, stwierdzono większą ich liczbę w warunkach promieniowania o stosunkowo niskim stosunku DC/C. W warunkach niesprzyjających, imitujących konkurencję, liczba aparatów szparkowych była zdecydowanie mniejsza.

Wysoki stosunek DC/C w promieniowaniu odbieranym przez roślinę jest wskaźnikiem istnienia konkurencji. Rozmiary wzrostu DC/C są ściśle skorelowane z bliskością sąsiadujących roślin (Smith i in. 1990). Wykrycie sąsiednich roślin następuje poprzez percepcję wysokiego stosunku DC/C w promieniowaniu odbitym od sąsiednich roślin przez fitochrom (Smith 1995). Stosunek ten wpływa na regulację fizjologicznych procesów, poprzez alokację fotoasymilatów do odpowiednich organów, celem przeżycia i wydania owoców. Przejawem adaptacyjnej reakcji roślin rosnących w zacienieniu jest alokacja większej ilości fotoasymilatów do łodyg niż w korzenie. Adaptacyjna reakcja alokacji polegająca na większym ulokowaniu asymilatów w wydłużających się łodygach, powoduje mniejsze przemieszczenie się ich do korzeni. Alokacja fotoasymilatów z liści do pędów i następnie do korzeni obserwowana m.in. w doświadczeniu z kukurydzą (Kasperbauer i Karlen 1994), jest wzorcową reakcją roślin na stosunek DC/C. Strategia ta pozwala na wytworzenie np. dłuższych pędów oraz dłuższych i węższych liści; takie rośliny mają szansę na przebicie się ponad konkurencję. Jest oczywiste, że siewki pszenicy podobnie jak kukurydzy (Kasperbauer i Karlen 1994), soi (Kasperbauer 1987), bawełny (Kasperbauer i Hunt 1992) wykrywają stosunek DC/C jako wskaźnik oznaczający konkurencję w postaci sąsiadujących roślin. Stosunek ten wpływa na regulacje fizjologiczne, powodując hierarchię alokacji fotoasymilatów, która faworyzuje reakcje decydujące o przeżywalności roślin. Dążenie do wierzchołkowej dominacji względem roślin sąsiednich prowadzi też do redukcji krzewienia u roślin jednoliściennych

a u dwuliściennych do ograniczenia rozgałęzień. Ta adaptacja roślin do warunków zagęszczonego ładu prowadzi do wywyższenia liści ponad łąn w kierunku niefiltrowanego promieniowania, w ten sposób wzrasta prawdopodobieństwo otrzymania promieniowania fotosyntetycznie czynnego. Taka adaptacja prowadzi do podniesienia kondycji roślin rosnących w gęstych łąnach (Schmitt 1997). Należy zaznaczyć, że te wszystkie strategie polegające na zmianach morfologicznych celem adaptacji do warunków zacienienia wynikają z reakcji na skład spektralny promieniowania.

W badaniach z pszenicą ozimą i jarą, rosnących w warunkach niekonkurencyjnych, ale o zwiększonej ilości DC względem obiektów z czarnym ugiem (w warunkach naturalnych) lub o niskim stosunku DC/C (w warunkach sztucznych), osiągnięto przyspieszenie kwitnienia, zmniejszenie liczby rozgałęzień, zmniejszenie plonu i liczby ziaren. A więc osiągnięto takie rezultaty, jakie występują w gęstym łąnie zbóż (Noworolnik 2003, Ruszkowski 1986), gdzie ma miejsce ustawiczna adaptacja roślin do warunków konkurencyjnych.

W doświadczeniach przeprowadzonych w warunkach naturalnych z trawą rosnącą poza kołami z czarnym ugiem i w komorach wzrostowych, czynnikiem ograniczającym plon, kształtującym pokrój i powodującym przyspieszenie rozwoju roślin była DC. Odgrywa ona istotną rolę u większości roślin zielnych, gdyż wszystkie rośliny zawierają fitochrom i reagują na zmiany promieniowania naturalnego, informującego w warunkach naturalnych m.in. o obecności innych roślin znajdujących się w pobliżu, co umożliwi dopasowanie ich egzystencji do rzeczywistej lub spodziewanej konkurencji.

Większość roślin jest bardzo wrażliwa na zmiany jakości promieniowania, wykrywają one sąsiednie, konkurencyjne rośliny poprzez sygnał w postaci odbitej DC od innych roślin. Sygnał ten odbierany jest ze stosunkowo dużej odległości, o czym świadczą różnice w tempie rozwoju i w długościach międzywęzła pomiędzy roślinami z obiektów czarnego ugoru, a roślinami rosnącymi w kołach o średnicy 95 cm (poza którymi rosła trawa). Na podstawie przeprowadzonych doświadczeń w warunkach naturalnych z żytem, pszenicą ozimą i gryką (Doroszewski 1995, 1997, 1999 i 2003, Doroszewski i in. 1991) można stwierdzić, że granica oddziaływania DC na rośliny, pochodzącej z odbicia od powierzchni gruntu (trawy) sięgała do ok. 50 cm. Odległość ta była na tyle wystarczająca, że u roślin rosnących w trawie, nastąpiły reakcje przystosowawcze do warunków konkurencyjnych (przyspieszenie rozwoju, dłuższe międzywęzła). Dotychczas przeprowadzone doświadczenia z gorczycą i tytoniem wykazywały, że wzajemne oddziaływania roślin miały miejsce przy mniejszych odległościach (30 cm) (Ballaré i in. 1987 i 1990, Casal i Smith 1989, Smith i in. 1990). Należy podkreślić, że wystąpiły istotne różnice w rozwoju, pokroju i plonie pomiędzy roślinami z obiektu z czarnym ugiem, a roślinami z obiektów z trawą. Najmniejsze różnice stwierdzono między roślinami, rosnącym w otoczeniu trawy i w jej pobliżu.

Uzyskane wyniki pomiarów przeprowadzonych w warunkach sztucznych świadczą również o tym, że w czasie całego rozwoju roślin, procesy fizjologiczne m.in.,

zmniejszenie przewodnictwa szparkowego, transpiracji oraz wytworzenie mniejszej liczby aparatów szparkowych, ukierunkowane były na końcowy efekt – maksymalizację procesów dostosowawczych do istniejących warunków promieniowania, przetrwania i wydania potomstwa.

Doświadczenia w naturalnych warunkach promieniowania pokazują, że występują przede wszystkim interakcje między fotoreceptorami, które kreują fototransdukcijną sieć przekazu sygnału, regulując nowo powstałymi proporcjami fotoasymilatów. Obecność wielu fotoreceptorów dostarcza roślinom wiele systemów percepcji promieniowania (Casal 2000). Należy też stwierdzić, że nie u wszystkich gatunków roślin występuje reakcja unikania zacienienia, ale wszystkie gatunki adaptują się do wzrostu i rozwoju, uwzględniając sąsiedztwo innych osobników.

Fotomorfoogeneza odgrywa szczególnie ważną rolę w rolnictwie, gdyż optymalizacja plonów jest najważniejszym zadaniem działalności tej dziedziny produkcji. Należy też stwierdzić, że reakcje roślin uprawnych na promieniowanie nie zawsze przynoszą rolnikom oczekiwane korzyści. Syndrom SAS jest zaletą roślin w konkurencji na przetrwanie, ale też powoduje, że roślina przeznaczająca asymilaty do maksymalnego wydłużenia roślin, kosztem obniżki plonów.

Możliwość wykorzystania wiedzy o reakcjach roślin na skład spektralny są stosunkowo duże, przede wszystkim największa szansa występuje w hodowli nowych gatunków roślin uprawnych, polegająca na wytlumieniu reakcji na obecność roślin sąsiednich. Przeprowadzone badania z roślinami transgenicznymi, zawierającymi geny transkrypcyjne *ATHB-2* wykazały, że przy zwiększonym poziomie ekspresji rośliny transformowane zachowywały się jak rośliny dzikie unikające zacienienia w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C. Rośliny ze zmniejszonymi poziomami *ATHB-2* wykazywały odwrotne zachowania (Carabelli i in. 1996, Steindler i in. 1999). Obecnie prowadzone prace hodowlane wśród zbóż, wykorzystują wiedzę bazującą na molekularnym poznaniu mechanizmów leżących u podstaw unikania zacienienia, celem osiągnięcia optymalnych plonów ziarna.

Korzyści ze wzrostu plonu są w dużej mierze efektami hodowli roślin, które skierowane są na osiągnięcie wysokiego plonu w warunkach stresowych. Współczesne odmiany wykazują wzrost tolerancji na wysoką temperaturę, suszę, czy niską żyzność gleby, charakteryzują się też podwyższoną odpornością na choroby i szkodniki, szczególnie przy gęstych siewach (Troyer 2001). Ze względu na coraz większy wzrost zapotrzebowania na żywność może być prawdopodobna uprawa w większym zagęszczeniu, a unikanie zacienienia będzie w przyszłości celem prac hodowlanych. Wzrost wydajności plonów w warunkach gęstych siewów poprzez wyeliminowanie reakcji unikania zacienienia można osiągnąć m.in. poprzez ekspresję fitochromowych fotoreceptorów (Sawers i in. 2005). U ziemniaka, pomidora, ryżu i tytoniu, nadekspresja *PHYA* lub *PHYB* generalnie powoduje niższe, bardziej rozgałęzione rośliny (Boccalandro i in. 2003, Boylan i Quail 1989, Garg i in. 2006, Halliday i in. 1997, Keller i in. 1989, Nagatani i in. 1991, Robson i in. 1996, Thiele i in. 1999, Yanovsky i in. 1998). Jednakże, morfologiczna reakcja ekspresji genów *PHY* może

różnić się w zależności od gatunku. Na przykład, nadekspresja genu rzodkiewnika *PHYA* u odmiany ryżu Japonica może spowodować mniejsze krzewienie i mieć ujemny wpływ na plonowanie, podczas gdy nadekspresja u odmiany Indica skorelowana jest ze wzrostem krzewienia i wyższym plonem (Garg i in. 2006, Kong i in. 2004). Podobnie, ekspresja genu *PHYA* ryżu u odmiany tytoniu Xanthi, redukuje długość łodygi i wzrost zieloności liści, w odmianie ryżu SR1 nie spowodowała żadnych fenotypowych efektów (Kay i in. 1989, Keller i in. 1989, Nagatani i in. 1991). Wyniki te świadczą, że plastyczność danej odmiany uprawnej może znacznie się różnić.

Manipulacja fotoreceptorami może oznaczać konstruowanie całych reakcji roślinnych, a konsekwencje w plonowaniu roślin, mogą być trudne do przewidzenia (Kebrom i Brutnell 2007). Redukcja jednego lub dwóch genów P450 i włączenie biosyntezy brassinosteroidów powoduje u ryżu większy przyrost liści i wyższe plony przy dużej gęstości roślin, podczas gdy tłumienie obu genów powodowało wyraźne zmniejszenie liści i plonu (Sakamoto i in. 2006).

Z nadejściem opłacalnej i szybkiej techniki sekwencjonowania, rozszerzana jest wiedza o genach i ich ekspresji, przydatna dla zwiększenia żywności dla ludzi i zwierząt a także do wykorzystania roślin, jako źródła odnawialnej energii. Ostatnio zadawane jest pytanie jak można rozwijać podstawy biologicznych paliw z wykorzystaniem produktów lignino-celulozowych. Jednym z obiecujących źródeł paliw biologicznych jest wykorzystanie traw, m.in. prosa różgowatego. Rośliny te pobierają i magazynują w korzeniach dużo azotu, zostawiając węgiel w postaci celulozy pod koniec okresu wegetacji (Tilman i in. 2006). Zrozumienie reakcji światła u zbóż umożliwia ich dostosowanie do zróżnicowanych warunków uprawy i pozwala na pozyskanie informacji cennej dla prac hodowlanych w kierunku wzrostu ziarna czy biomasy (Kebrom i Brutnell 2007).

Liczne badania wykazały, że procesy regulowane przez fitochrom, kryptochrom, czy fototropinę są uzależnione od proporcji pomiędzy promieniowaniem niebieskim, czerwonym i dalekiej czerwieni. W naturze bowiem występuje szczególnie dużo zróżnicowanych konfiguracji pomiędzy poszczególnymi zakresami promieniowania. Badania prowadzone w warunkach laboratoryjnych są podstawą poznania reakcji roślin na promieniowanie. Jednakże wpływ promieniowania na wzrost i rozwój roślin modyfikowany jest przez wiele interakcji pomiędzy różnymi elementami środowiska, a zatem kompleksowe badania wymagają uwzględnienia wiele czynników występujących w warunkach naturalnych.

## 6. PODSUMOWANIA I WNIOSKI

1. Obserwowano duże zróżnicowanie reakcji pszenicy na zmienne warunki promieniowania. Wielkość stosunku DC/C miała wpływ na wzrost i pokrój, elementy plonowania i procesy fizjologiczne roślin.
2. Rozwój pszenicy jarej w warunkach laboratoryjnych z promieniowaniem o wysokim stosunku DC/C oraz ozimej w warunkach naturalnego promieniowania w otoczeniu trawy był zdecydowanie szybszy w porównaniu do roślin rosnących w warunkach niskiego stosunku DC/C. Fazy rozwojowe roślin, przebiegały tym szybciej im bliższa była odległość od trawy. Dotyczyło to tempa wzrostu, procesu krzewienia, kłoszenia i kwitnienia.
3. Pokrój pszenicy w komorach wzrostowych i w warunkach naturalnego napromienienia był uzależniony od składu spektralnego promieniowania. Rośliny w kontrolowanych warunkach promieniowania o zwiększonym udziale DC wytworzyły zdecydowanie dłuższe międzywęzła. Pszenica ozima w warunkach naturalnych w otoczeniu trawy również wytworzyła najdłuższe międzywęzła, zaś rośliny w obiekcie z czarnym ugiem oraz w komorach o niższym stosunku DC/C miały najkrótsze międzywęzła.
4. Wysokość roślin pszenicy w komorach wzrostowych oraz w warunkach naturalnego promieniowania o wysokim stosunku DC/C była większa w porównaniu do roślin rosnących w warunkach promieniowania o niskim stosunku DC/C.
5. Pszenica w warunkach naturalnych, otrzymująca promieniowanie odbite o niskim stosunku DC/C wytworzyła więcej pędów niż w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C.
6. Wzrost stosunku DC/C w promieniowaniu wykorzystanym w komorach wzrostowych oraz w promieniowaniu odbitym od gruntu powodował u roślin spadek liczby i masy ziaren, stosunku masy ziarna do masy słomy, całkowitej masy słomy i rośliny oraz wzrost masy 1000 ziaren (tylko roślin rosnących w komorach wzrostowych). Nie stwierdzono różnic w liczbie ziaren i masie 1000 ziaren pszenicy ozimej rosnącej w obiektach różniących się odmiennym składem promieniowania odbitego od podłoża. Nie stwierdzono w/w różnic u pojedynczych pędów roślin w naturalnych warunkach promieniowania oraz pędów o czterech międzywęzłach roślin z komór wzrostowych. Natomiast stwierdzono wzrost masy ziarna, masy 1000 ziaren, masy słomy i pędu oraz stosunku masy ziarna do masy słomy u pędów o pięciu międzywęzłach roślin z komór wzrostowych.
7. Architektura rośliny i ładu kształtowana była przez sygnały świetlne pochodzące ze środowiska. Skład spektralny promieniowania słonecznego różniący się m.in. w zakresie DC i C kształtował morfologię i plon roślin. Odległość oddziaływania DC pochodzącej z odbicia od trawy w warunkach naturalnego promieniowania wynosiła ok. 30–50 cm.

8. Zróżnicowane warunki promieniowania miały wpływ na procesy fizjologiczne badanych roślin zbożowych. Pszenica w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C charakteryzowała się niższą intensywnością fotosyntezy netto, niższą liczebnością aparatów szparkowych i przewodnictwem wody, mniejszą zawartością chlorofilu w liściach, mniejszym wewnątrzkomórkowym stężeniem CO<sub>2</sub> oraz niższym wskaźnikiem efektywności wody w porównaniu do roślin rosnących w warunkach o niskim stosunku tych zakresów promieniowania.
9. Spowolnienie procesów fizjologicznych oraz redukcja niektórych części roślin były nakierowane na spodziewaną konkurencję, a cały wysiłek związany z funkcjonowaniem rośliny skierowany był na przeżycie niekorzystnych warunków promieniowania z minimalnym zużyciem energii i wody.
10. Badania transmisji promieniowania w łanach pszenicy wykazały większe różnice w części długofalowej niż krótkofalowej. Obserwowano zróżnicowanie transmisji promieniowania słonecznego w łanach w zależności od odmiany i gęstości siewu. Najmniejszą transmisję promieniowania we wszystkich odmianach zbóż stwierdzono przy największej gęstości siewu. Najwyższy stosunek DC/C w promieniowaniu transmitowanym przez łany stwierdzono w dolnych partiach, jego wartość obniżała się wraz z wysokością.
11. Czynnikiem różnicującym rozwój, pokrój i plonowanie roślin, w warunkach naturalnych i sztucznych był skład spektralny promieniowania. Rośliny zdobywają niezbędną informację o środowisku za pomocą fotoreceptorów. Wysoki stosunek DC/C w promieniowaniu odbieranym przez roślinę jest wskaźnikiem istnienia konkurencji. Stwierdzono korelację wzrostu DC/C z bliskością roślin sąsiednich. Badania wykazały, że czynnikiem ograniczającym plon, kształtującym pokrój i powodującym przyspieszenie rozwoju roślin była DC, pochodząca z transmisji i odbicia od zielonych tkanek roślin sąsiadujących, pełniąca rolę informacyjną, umożliwiając dopasowanie ich egzystencji do rzeczywistej lub spodziewanej konkurencji.
12. Pszenica wyraźnie reagowała na DC pochodzącą z odbicia od odległej trawy przyspieszonym tempem rozwoju. Mniejszy wpływ DC widoczny był w kształtowaniu pokroju i plonu roślin.
13. Obserwowane różnice rozwoju, pokroju i plonowania pszenicy wykazały, że w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C rośliny przystosowywały się do spodziewanych warunków konkurencyjnych, wykazując reakcje adaptacyjne do warunków zacienienia.

## 7. LITERATURA

1. A d a m E.L., K o z m a - B o g n a r E., S c h a f f e r E., N a g y F.: Tobacco phytochromes: genes, structure and expression. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 678-684.
2. A d a m s M.L., P h i l p o t W.D., N o r v e l l W.A.: Yellowness index: an application of spectral second derivatives to estimate chlorosis of leaves in stressed vegetation. *Int. J. Remote Sens.*, 1999, **20**: 3663-3675.
3. A d a m s e n F.G., P i n t e r P.J.Jr., B a r n e s E.M., L a M o r t e R.L., W a l l G.W., L e a v i t t S. W., K i m b a l l B.A.: Measuring wheat senescence with a digital camera. *Crop. Sci.*, 1999, **39**: 719-724.
4. A h m a d M.: Seeing the world in red and blue: insight into plant vision and photoreceptors. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 1999, **2**: 230-235.
5. A h m a d M., C a s h m o r e A.R.: The *HY4* gene involved in blue light sensing of *Arabidopsis thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue light photoreceptor. *Nature*, 1993, **366**: 162-166.
6. A h m a d M., C a s h m o r e A.R.: The *pef* mutants of *Arabidopsis thaliana* define lesions early in the phytochrome signaling pathway. *Plant J.*, 1996, **10**: 1103-1110.
7. A h m a d M., C a s h m o r e A.R.: The blue-light receptor cryptochrome 1 shows functional dependence on phytochrome A or phytochrome B in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, 1997, **11**: 421-427.
8. A h m a d M., G r a n c h e r N., H e i l M., B l a c k R.C., G i o v a n n i B., G a l l a n t P., L a r d e m a r D.: Action spectrum for cryptochrome-dependent hypocotyl growth inhibition in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2002, **129**: 744-785.
9. A h m a d M., L i n C h., C a s h m o r e A.R.: Mutations throughout an *Arabidopsis* blue-light photoreceptor impair blue-light-responsive anthocyanin accumulation and inhibition of hypocotyls elongation. *Plant J.*, 1995, **8**: 653-658.
10. A p h a l o P.J., B a l l a r é C. L., S c o p e l A.L.: Pant-plant signalling, the shade avoidance response and competition. *J. Exp. Bot.*, 1999, **50**: 1629-1634.
11. A n t o n i o u s G.F., K a s p e r b a u e r M.J.: Color of light reflected to leaves modifies nutrient content of carrot roots. *Crop Sci.*, 2002, **42**: 1211-1216.
12. A u k e r m a n M.J., H i r s c h f e l d M., W e s t e r L., W e a v e r M., C l a c k T., A m a s i n o R.M., S h a r r o c k R.A.: A deletion in the *PHYD* gene of the *Arabidopsis* Was-silewskija ecotype defines a role for phytochrome D in red/far-red light sensing. *Plant Cell*, 1997, **9**: 1317-1326.
13. B é é a h m a n i I., H a z a r d L., V a r l e t - G r a n c h e r C., B e t i n M., L e m a i r e G., M a t t h e w C., T h o m E.R.: Differences in tillering of long- and short-leaved perennial ryegrass genetic lines under full light and shade treatments. *Crop. Sci.*, 2000, **40**: 1095-1102.
14. B a i n b r i d g e K., S o r e f a n K., W a r d S., L e y s e r O.: Hormonally controlled expression of the *Arabidopsis* MAX4 shoot branching regulatory gene. *The Plant J.*, 2005, **44**: 569-580.
15. B a g n a l l D.J., K i n g R.W., H n a g a r t e r R.P.: Blue-light promotion of flowering is absent in *hy4* mutant of *Arabidopsis*. *Planta*, 1996, **200**: 278-280.
16. B a l l a r é C.L.: Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends Plant Sci.*, 1999, **4**: 97-102.
17. B a l l a r é C.L., C a s a l J.J., K e n d r i c k R.E.: Responses of light-grown wild-type and long-hypocotyl mutant cucumber seedlings to natural and simulated shade light. *Photochem. Photobiol.*, 1991, **54**: 819-826.

18. Ballaré C.L., Sánchez R.A., Scopel A.L., Casal J.J., Ghera C.M.: Early detection of neighbor plants by phytochrome perception of spectral changes in reflected sunlight. *Plant Cell Environ.*, 1987, **10**: 551-557.
19. Ballaré C.L., Scopel A.L., Roush M.L., Radosevich S.R.: How plants find light in patchy canopies: a comparison between wild-type and phytochrome-B-deficient mutant plants of cucumber. *Functional Ecology*, 1995, **9**: 859-868.
20. Ballaré C.L., Sánchez R.A., Scopel A.L., Ghera C.M.: Morphological responses of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbours. Their relationship with canopy microclimate. *Oecologia*, 1988, **76**: 288-293.
21. Ballaré C.L., Scopel A.L., Sánchez R.A.: Far-red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science*, 1990, **247**: 329-332.
22. Ballaré C.L., Scopel A.L., Sánchez R.A.: Photocontrol of stem elongation in plant neighbourhoods: effects of photon fluence rate under natural conditions of radiation. *Plant Cell Environ.*, 1991, **20**: 801-806.
23. Ballaré C.L., Scopel A.L., Sánchez R.A.: Foraging for light: photosensory ecology and agricultural implications. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 820-825.
24. Banerjee R., Batschauer A.: Plant blue-light receptors. *Planta*, 2005, **220**: 498-502.
25. Bausch W.C., Duke H.R.: Remote sensing of plant nitrogen status in corn *Trans. ASAE*, 1996, **32**: 1869-1975.
26. Beall F.D., Yeung E.C., Pharis R.P.: Far-red light simulated internode elongation, cell division, cell elongation, and gibberellin levels in bean. *Can. J. Bot.*, 1996, **74**: 743-752.
27. Bell G.E., Dannerberger T.K., McMahon M.J.: Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade. *Crop. Sci.*, 2000, **40**: 189-195.
28. Benedetti R., Rossini P.: On the use of NDVI profiles as a tool for agricultural statistics. The case study of wheat yield estimate and forest in Emilia Romagna. *Remote Sens. Environ.*, 1993, **45(3)**: 311-326.
29. Blackburn G.A.: Quantifying chlorophylls and carotenoids at leaf and canopy scales: An evaluation of some hyperspectral approaches. *Remote Sens. Environ.*, 1998, **66**: 273-285
30. Blackmer T.M., Schepers J.S., Varvel G.E.: Light reflectance compared with other nitrogen stress measurements in corn leaves. *Agron. J.*, 1994, **86**: 934-938.
31. Blackmer T.M., Schepers J.S., Varvel G.E., Walter-Shea E.A.: Nitrogen deficiency detection using reflectance shortwave radiation from irrigated corn canopies. *Agron. J.*, 1996, **88**: 1-5.
32. Board J.: Light interception efficiency and light quality affect yield compensation of soybean at low plant populations. *Crop. Sci.*, 2000, **40(5)**: 1285-1294.
33. Boccalandro H.E., Mazza C.A., Mazzella M.A., Casal J.J., Ballaré C.L.: Ultraviolet B radiation enhances a phytochrome-B-mediated photomorphogenic response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2001, **126**: 780-788.
34. Boccalandro H.E., Ploschuk E.L., Yanovsky M.J., Sánchez R.A., Gatz C., Casal J.J.: Increased phytochrome B alleviates density effects on tuber yield of field potato crops. *Plant Physiol.*, 2003, **133**: 1539-1546.
35. Borthwick H.A., Hendricks S.B., Parker M.W.: A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1952, **38**: 662-666.
36. Borthwick H.A., Hendricks S.B., Toole E.H., Toole V.K.: Action of light lettuce seed germination. *Bot. Gaz.*, 1954, **115**: 205-225.
37. Botto J.F., Sánchez R.A., Casal J.J.: Role of phytochrome B in the induction of seed germination by light in *Arabidopsis thaliana*. *J. Plant Physiol.*, 1995, **146**: 307-312.



38. Botto J.F., Sánchez R.A., Whitelam G.C., Casal J.J.: Phytochrome A mediates the promotion of seed germination by low fluences of light and canopy shade light in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 1996, **110**: 439-444.
39. Boylan M.T., Quail P.H.: Oat phytochrome is biologically active in transgenic tomatoes. *Plant Cell*, 1989, **1**: 765-773.
40. Briggs W.R.: Discovery of phytochrome. *Discoveries Plant Biol.*, 1999, **2**: 115-135.
41. Briggs W.R., Beck C.F., Cashmore A.R., Christie J.M., Hughes J., Jarillo J.A., Kagawa T., Kanegae H., Liscum E., Nagatani A., Okada K., Salomon M., Rudiger W., Sakai T., Takano M., Wada M., Watson J.C.: The phototropin family of photoreceptors. *Plant Cell*, 2001a, **13**: 993-997.
42. Briggs W.R., Christie J.M.: Phototropins 1 and 2: Two versatile plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci.*, 2002, **7**: 204-210.
43. Briggs W.R., Huala E.: Blue-light photoreceptors in higher plants. *Ann. Rev. Cell Dev. Biol.*, 1999, **15**: 33-62.
44. Briggs W.R., Olney M.A.: Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date: Five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin, and one superchrome. *Plant. Physiol.*, 2001b, **125**: 85-88.
45. Brown C.S., Schuerger A.C., Sager J.C.: Growth and photomorphogenesis of pepper plants under red light-emitting diodes with supplemental blue or far-red lighting. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1995, **120** (5): 808-813.
46. Brzóstowicz A., Gregorczyk A., Popecka J.: Wpływ zróżnicowanego natężenia oświetlenia i podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> na wzrost siewek pszenżyta ozimego odmiany 'Prado'. *Folia Univ. Agric. Stetin.* 2006, **247** (100), 15-20.
47. Butler W.L., Norris K.H., Seigelman H.W., Hendricks S.B.: Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1959, **45**: 1703-1708.
48. Caldwell M.M.: Effects on increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. *J. Photochem. Photobiol.*, 1998, **46**: 40-52.
49. Campbell P.K.E., Middleton E.M., McMurtrey J.E., Corp L.A., Chappelle E.W.: Assessment of vegetation stress using reflectance or fluorescence measurements. *J. Environ. Quality*, 2007, **36**: 832-845.
50. Carabelli M., Morelli G., Whitelam G.C., Ruberti I.: Twilight-zone and canopy shade induction of the *ATHB-2* homeobox gene in green plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1996, **93**: 3530-3535.
51. Carlson T.N., Gillies R.R., Perry E.M.: A method to make use of thermal infrared temperature and NDVI measurements to infer surface soil water content and fractional vegetation cover. *Remote Sens. Rev.*, 1994, **9**: 161-173.
52. Casal J.J.: Light quality effects on the appearance of tillers of different order in wheat (*Triticum aestivum*). *Ann. Appl. Biol.*, 1988, **112**: 167-173.
53. Casal J.J.: Phytochrome A enhances the promotion of hypocotyl growth caused by reductions of phytochrome B Pfr levels in light-grown *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.*, 1996, **112**: 965-973.
54. Casal J.J.: Photochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interactions in plants. *Photochem. Photobiol.*, 2000, **71**(1): 1-11.
55. Casal J.J., Clough R.C., Vierstra R.D.: High-irradiance responses induced by far-red light in grass seedling of the wild type or overexpressing phytochrome A. *Planta*, 1996, **200**: 132-137.

56. Casal J.J., Davis S., Kirchenbauer D., Viczian A., Yanovsky M.J., Clought R.C., Kircher S., Jordan-Beebe E.T., Schäfer E., Nagy F., Vierstra R.D.: The serine-rich N-terminal Domain of oat phytochrome A helps regulate light responses and subnuclear localization of the photoreceptor. *Plant Physiol.*, 2002, **129** (3): 1127-1137.
57. Casal J.J., Deregiibus V.A., Sánchez R.A.: Variations in tiller dynamics and morphology in *Lolium multiflorum* Lam. Vegetative and reproductive plants as affected by differences in red/far red irradiation. *Ann Bot.*, 1985, **56**: 553-559.
58. Casal J. J., Kendrick R. E.: Impaired phytochrome-mediated shade-avoidance responses in the *aurea* mutant of tomato. *Plant Cell Environ.*, 1993, **16**:703-710.
59. Casal J.J., Sánchez R.A.: Impaired stem-growth response to blue light irradiance in light grown transgenic tobacco seedlings overexpressing *Avena* phytochrome A. *Physiol. Plant.*, 1994, **91**: 268-272.
60. Casal J.J., Sánchez R.A.: Overexpression of oat phytochrome A gene differentially affects stem growth responses to red/far-red ratio signals characteristic of sparse or dense canopies. *Plant Cell Environ.*, 1994, **17**: 409-417.
61. Casal J.J., Sánchez R.A., Botto J.F.: Modes of action of phytochromes. *J. Exp. Bot.*, 1998, **49**(319): 127-138.
62. Casal J.J., Sánchez R.A., Deregiibus V.A.: The effect of plant density on tillering: the involvement of red-far red ratio and the proportion of radiation intercepted per plant. *Environ. Exp. Bot.*, 1986, **26**(4): 365-371.
63. Casal J.J., Sánchez R.A., Deregiibus V.A.: The effect of light quality on shoot extension growth in three species of grasses. *Ann. Bot.*, 1987a, **59**: 1-7.
64. Casal J.J., Sánchez R.A., Deregiibus V.A.: Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of red/far-red ratio typical of sparse canopies. *J. Exp. Bot.*, 1987b, **38**: 1432-1439.
65. Casal J.J., Sánchez R.A., Gibson D.: The significance of changes in the red/far red ratio associated either to neighbour plants or to twilight for tillering in *Lolium multiflorum* Lam. *New Phytol.*, 1990, **116**: 565-572.
66. Casal J.J., Sánchez R.A., Yanovsky M.J.: The function of phytochrome A. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 813-819.
67. Casal J.J., Smith H.: Persistent effects of changes in phytochrome status on internode growth in light-grown mustard: occurrence, kinetics and locus of perception. *Planta*, 1988a, **175**, 214-220.
68. Casal J.J., Smith H.: The loci of perception for phytochrome control of internode growth in light-grown mustard: Promotion by low phytochrome photoequilibria in the internode is enhanced by blue light perceived by the leaves. *Planta*, 1988b, **176**: 277-282.
69. Casal J.J., Smith H.: The function, action and adaptive significance of phytochrome in light-grown plants. *Plant Cell Environ.*, 1989, **12**: 855-862.
70. Cashmore A.R.: The cryptochrome family of photoreceptors. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 764-767.
71. Cashmore A.R., Jarillo J.A., Wu Y.J., Liu D.: Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals. *Science*, 1999, **284**: 760-765.
72. Cerdán P.D., Chory J.: Regulation of flowering time by light quality. *Nature*, 2003, **423**: 881-885.
73. Chalker-Scott L.: Environmental significance of anthocyanins in plant stress-responses. *Photochem. Photobiol.*, 1999, **70**: 1-9.

74. Chappelle E.W., Kim M.S., McMercurz J.E.: Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): An algorithm for the remote estimation of the concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b, and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sens. Environ.*, 1992, **39**: 239-247.
75. Child R., Smith H.: Phytochrome action in light-grown mustard kinetics, fluence-rate compensation and ecological significance. *Planta*, 1987, **172**: 219-229.
76. Childs K.L., Miller F.R., Cordonnier-Pratt M.M., Pratt L.H., Morgan P.W., Mullet J.E.: The sorghum photoperiod sensitivity gene, Ma3, encodes a phytochrome B. *Plant Physiol.*, 1997, **113**: 611-619.
77. Christie J.M., Briggs W.R.: Blue light sensing in higher plants. *J. Biol. Chem.*, 2001, **276**: 11457-11460.
78. Cibula W.G., Carter G.A.: Identification of a far red reflectance response to ectomycorrhizae in slash pine. *Int. Remote Sens.*, 1992, **13** (5): 925-932.
79. Clack T., Mathews S., Sharrack R.A.: The phytochrome apoprotein family in *Arabidopsis* is encoded by five genes: the sequences and expression of *PHYD* and *PHYE*. *Plant Molecular Biol.*, 1994, **25**: 413-427.
80. Clevers J.G.P.W.: A simplified approach for yield prediction of sugar beet on optical remote sensing data. *Remote Sens. Environ.*, 1997, **61**: 221-228.
81. Curran P.J., Dungan J.L., Holz H.L.: Exploring the relationship between reflectance red edge and chlorophyll content in slash pine. *Tree Physiol.*, 1990, **7**: 33-48.
82. Czarnowski M.: Solar spectral irradiance in greenhouse tomato crop plants. *Zesz. Prob. Post. Nauk Rol.*, 1994a, **405**: 33-42.
83. Czarnowski M.: Spectral properties of tree leaves. *Zesz. Prob. Post. Nauk Rol.*, 1994b, **405**: 43-54.
84. Czarnowski M., Starzecki W.: Inhibition of photosynthesis in tomato leaves by strong irradiation at increased CO<sub>2</sub> concentrations. *Acta Physiol. Plant.*, 1989a, **11** (3): 223-231.
85. Czarnowski M., Starzecki W.: The relationship between photosynthesis inhibition and starch accumulation in tomato leaves. *Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci.*, 1989b, **37** (7-9): 217-222.
86. Datt B.: Remote sensing of chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll a+b, and total carotenoid content in eucalyptus leaves. *Remote Sens. Environ.* 1998, **66**: 111-121.
87. Daughtary C.S.R., Wathall C.L., Kim M.S., Brown de Costoum E., McMurtry J.E.: Estimating corn leaf chlorophyll concentration from leaf and canopy reflectance. *Remote Sens. Environ.*, 2000, **74**: 229-239.
88. Davis M.H., Simmons S.R.: Far red light from neighboring vegetation promotes shoot elongation and accelerates flowering in spring barley plants. *Plant Cell Environ.*, 1994a, **17**: 829-836.
89. Davis M.H., Simmons S.R.: Tillering response of barley to shifts in light quality caused by neighboring plants. *Crop Sci.*, 1994b, **34**: 1604-1610.
90. Decoteau D.R., Kasperbauer M.J., Hunt P.G.: Mulch surface color affects yield of fresh-market tomatoes. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*, 1989, **114**: 216-219.
91. Decoteau D.R., Young R.E., Pollock R.K.: Applications of photomorphogenesis research to horticultural systems. *Hort. Sci.*, 1993, **28** (10): 974-1063.
92. Deregibus V.A., Sánchez R.A., Casal J.J.: Effects of light quality on tiller production in *Lolium* spp. *Plant Physiol.*, 1983, **72**: 900-902.
93. Deregibus V.A., Sánchez R.A., Casal J.J., Trlica M.J.: Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *J. Appl. Ecol.*, 1985, **22**: 199-206.

94. DeTar W.R., Penner J.V., Funk H.A.: Airborne remote sensing to detect plant water stress in full canopy cotton. *Trans. ASAE*, 2006, **49**: 655-665.
95. Devlin P.F., Christie J.M., Terry M.J.: Many hands make light work. *J. Exp. Bot.*, 2007, **58(12)**: 3071-3077.
96. Devlin P.F., Patel S.R., Whitlam G.C.: Phytochrome E influences internode elongation and flowering time in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 1998, **10**: 1479-1487.
97. Devlin P.F., Robson P.R.H., Patel S.R., Goosey L., Sharrock R.A., Whitlam G.C.: Phytochrome D acts in the shade-avoidance syndrome in *Arabidopsis* by controlling elongation growth and flowering time. *Plant Physiol.*, 1999, **119**: 909-915.
98. Dhingra A., Bies D.H., Lehner K.R., Folta K.M.: Green light adjusts the plastid transcriptome during early photomorphogenic development. *Plant Physiol.*, 2006, **142**: 1256-1266.
99. Doroszewski A.: Napromienienie słoneczne jako czynnik regulujący kiełkowanie nasion. Praca doktorska, IUNG, Puławy, 1993.
100. Doroszewski A.: Spectral transmission of radiation through the leaves of selected plant species. *Zesz. Prob. Post. Nauk Rol.*, 1994, **405**: 63-69.
101. Doroszewski A.: Effects of different ground surface on rye habit and yield. *Zesz. Prob. Post. Nauk Rol.*, 1995, **419**: 15-22.
102. Doroszewski A.: Kształtowanie pokroju i plonu gryki przez promieniowanie odbite od roślin sąsiadujących. *Zesz. Nauk. AR Wrocław*, 1997, **313**, Konf. XV, 1997, 59-68.
103. Doroszewski A.: Kształtowanie pokroju i produktywności pszenicy ozimej przez promieniowanie odbite. *Pam. Puł.*, 1999, **118**: 121-130.
104. Doroszewski A.: Skład spektralny promieniowania odbitego od powierzchni gruntu jako czynnik kształtujący pokrój i plon żyta. *Pam. Puł.*, 2001, **128**: 47-65.
105. Doroszewski A.: Wpływ składu spektralnego promieniowania odbitego od powierzchni gruntu na rozwój, pokrój i plonowanie gryki. *Pam. Puł.* 2003, **133**: 43-57.
106. Doroszewski A., Górską K., Krakowiak A.: The influence of irradiation reflected from artificial surfaces on buckwheat plant growth habit. *Zesz. Prob. Post. Nauk Rol.*, 1991, **396**: 37-42.
107. Doroszewski A., Górski T., Kozyra J.: Absorpcja atmosferyczna promieniowania w paśmie alfa pary wodnej: znaczenie w reakcjach fitochromowych. *Pam. Puł.*, 2007, **144**: 71-79.
108. Doroszewski A., Kozyra J.: Skład spektralny napromienienia odbitego od powierzchni gruntu. *Prz. Nauk. SGGW*, 2001, **21**: 123-132.
109. Doust A.N., Devos K.M., Gadberry M.D., Gale M.D., Kellogg E.A.: Genetic control of branching in foxtail millet. *Proc. Nat. Acad. of Sci.*, 2004, **101**: 9045-9050.
110. Elaloui A.C., Simmons S.R., Crookston R.K.: Effects of tiller removal on spring barley. *Crop Sci.*, 1988, **28**: 305-307.
111. Elliot R.C., Platten J.D., Watson J.C., Reid J.B.: Phytochrome regulation of pea phototropin. *Plant Physiol.*, 2004, **161 (3)**: 265-270.
112. Elwadi M.E., Pierce F.J., Qi J.: Remote sensing of canopy dynamics and biophysical variables estimation of corn in Michigan. *Agron. J.*, 2005, **97**: 99-105.
113. Fankhauser C.: The phytochromes, a family of red/far red absorbing photoreceptors. *J. Biol. Chem.*, 2001, **276**: 11453-11456.
114. Fellner M., Horton L.A., Cocke A.E., Stephens N.R., Ford E.D., Van Volkenburgh E.: Light interacts with auxin during leaf elongation and leaf angle development in young corn seedlings. *Planta*, 2003, **216**: 366-376.

115. Filella I., Serrano I., Serra J., Peñuelas J.: Evaluating wheat nitrogen status with canopy reflectance indices and discriminant analysis. *Crop Sci.*, 1995, **35**: 1400-1405.
116. Folta K.M.: Green light stimulates early stem elongation, antagonizing light-mediated growth inhibition. *Plant Physiol.*, 2004, **135**: 1407-1416.
117. Folta K.M., Spadling E.P.: Unexpected roles for cryptochrome 2 and phototropin revealed by high-resolution analysis of blue light-mediated hypocotyl growth inhibition. *Plant J.*, 2001, **26**: 471-478.
118. Foo E., Bullier E., Goussot M., Foucher F., Rameau C., Beveridge C.A.: The branching gene *RAMOSUS1* mediates interactions among two novel signals and auxin in pea. *Plant Cell*, 2005, **17**: 464-474.
119. Franklin K.A.: Shade avoidance. *New Phytol.* 2008, **179**: 930-944.
120. Franklin K.A., Davis S.J., Stoddart W.M., Vierstra R.D., Whitelam G.C.: Mutant analyses define multiple roles for phytochrome C in *Arabidopsis thaliana* photomorphogenesis. *Plant Cell*, 2003a, **15**: 1981-1989.
121. Franklin K., Lerner V., Whitelam G.: The signal transducing photoreceptors of plants. *Int. J. Dev. Biol.*, 2005, **49**: 653-664.
122. Franklin K.A., Praekelt U., Stoddart W., Billingham O., Halliday K., Whitelam G.C.: Phytochromes B, D and E act redundantly to control multiple physiological responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2003b, **131**: 1340-1346.
123. Franklin K.A., Whitelam G.C.: Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Ann. Bot.*, 2005, **96**: 169-175.
124. French. Light pigments and photosynthesis. W: W. D. McElroy and B. Blass (ed.). A symposium on light and life. John Hopkins Press, Baltimore, MA, 1961.
125. Furuya M.: Molecular properties and biogenesis of phytochrome I and II. *Adv. Biophys.*, 1989, **25**: 133-167.
126. Gamon J.A., Surfus J.S.: Assessing leaf pigment content and activity with reflectometer. *New Phytol.*, 1999, **143**: 105-117.
127. Gardner B.R., Nielsen D.C., Srock C.C.: Infrared thermometry and the Crop Water Stress Index: I. History, theory, and baselines. *J. Prod. Agric.*, 1992a, **5**: 462-466.
128. Gardner B.R., Nielsen D.C., Srock C.C.: Infrared thermometry and the Crop Water Stress Index: II. Sampling procedures and interpretation. *J. Prod. Agric.*, 1992b, **5**: 466-475.
129. Garg A.K., Sawers R.J., Wang H., Kim J.K., Walker J.M., Brutnell T.P., Parthasarathy M.V., Vierstra R.D., Wu R.J.: Light-regulated overexpression of an *Arabidopsis* phytochrome A gene in rice alters plant architecture and increases grain yield. *Planta*, 2006, **223**: 627-636.
130. Geber M.A.: Interplay of morphology and development on size inequality: a *Polygonum* greenhouse study. *Ecological Monographs*, 1989, **59**: 267-288.
131. Gitelson A.A., Gritz U., Merzlyak M.N.: Relationships between leaf chlorophyll content and spectra reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves. *J. Plant Physiol.*, 2003, **160**: 271-282.
132. Gitelson A.A., Kaufman Y.J., Merzlyak M.N.: Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS. *Remote Sens. Environ.* 1996a, **58**: 289-298.
133. Gitelson A.A., Merzlyak M.N.: Quantitative estimation of chlorophyll-a using reflectance spectra: Experiments with autumn chestnut and maple leaves. *J. Photochem. Photobiol.*, 1994, **22**: 247-252.
134. Gitelson A.A., Merzlyak M.N.: Signature analysis of leaf reflectance spectra: Algorithm development for remote sensing of chlorophyll. *J. Plant Physiol.*, 1996, **148**: 494-500.

135. Gitelson A.A., Merzlyak M.N., Lichtenthaler H.: Detection of red edge position and chlorophyll content by reflectance measurements near 700 nm. *J. Plant Physiol.*, 1996b, **148**: 501-508.
136. Gitelson A.A., Viña A., Verma S.B., Rundquist D.C., Arkebauer T.J., Keydan G., Leavitt B., Ciganda V., Burba G.G., Suyker A.E.: Relationship between gross primary production and chlorophyll content in crops: Implications for the synoptic monitoring of vegetation productivity. *J. Geophys. Res.*, 2006, **111**: 1-13.
137. Górsk a K.: Promieniowanie całkowite i fotosyntetycznie czynne w łanach kukurydzy. *Mat. III Sem. Fitoakt.*, 1975, 21-27.
138. Górski T.: Fotomorfogenetyczne przystosowania roślin do warunków wilgotnościowych. IUNG, 1973, Puławy.
139. Górski T.: Red and far red radiation at sunset: Annual cycle and dependence on precipitable water. *Naturwiss.*, 1976, **63**: 530.
140. Górski T., Doroszewski A., Górsk a K.: Fotomorfogenetyczny wpływ sąsiadujących roślin na pokrój gryki. Hodowla, Agrotechnika i Jakość Ziarna Gryki. Wyd. IUNG Puławy. V Krajowe Sympozjum Lublin 14-15 lipca 1988, 66-77.
141. Górski T., Doroszewski A., Górsk a K.: Photomorphogenic impact of neighbouring plants on spring wheat tillering. *Zeszyty Prob. Post. Nauk Rol.*, 1991, **396**: 43-46.
142. Gressel J.: Blue light photoreception. *Photochem. Photobiol.*, 1979, **30**: 749-754.
143. Gu J., Marshall C.: The effect of tiller removal and tiller defoliation on competition between the main shoot and tillers of spring barley. *Ann. Appl. Biol.*, 1988, **112**: 597-608.
144. Guo H., Yang W., Mockler T., Lin C.: Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science*, 1998, **279**: 1360-1363.
145. Guo H., Duong H., Ma N., Lin C.: The *Arabidopsis* blue-light receptor cryptochrome 2 is a nuclear protein regulated by a blue-light dependent post-transcriptional mechanism. *Plant J.* 1999, **19**: 279-289.
146. Haboudane D., Miller J.R., Tremblay N., Zarco-Tejada P.J., Dextraze L.: Integration of hyperspectral vegetation indices for prediction of crop chlorophyll content for application to precision agriculture. *Remote Sens. Environ.*, 2002, **81**: 416-426.
147. Halliday K.J., Koornneef M., Whitelam G.C.: Phytochrome B and at least one other phytochrome mediate the accelerated flowering response of *Arabidopsis thaliana* L. to low red/far-red ratio. *Plant Physiol.*, 1994, **104**: 1311-1315.
148. Halliday K.J., Thomas B., Whitelam G.C.: Expression of heterologous phytochromes A, B or C in transgenic tobacco plants alters vegetative development and flowering time. *Plant J.*, 1997, **12**: 1079-1090.
149. Hanumappa M., Pratt L.H., Cordonnier-Pratt M.M., Deitzer G.F.: A photoperiod-insensitive barley line contains a light-labile phytochrome B. *Plant Physiol.*, 1999, **119**: 1033-1039.
150. Hatfield J.L., Gitelson A.A., Schepers J.S., Waltchall C.L.: Application of spectra remote sensing for agronomic decisions. *Agron. J.*, 2008, **100**: 117-131.
151. Hahn J.R.: Visual quantification of wheat development. *Agron. J.*, 1973, **65**: 116-119.
152. Heim B., Schäfer E.: Light-controlled inhibition of hypocotyls growth in *Sinapis alba* L. seedlings. *Planta*, 1982, **154**: 150-155.
153. Hemphill D.D.Jr.: Tomato, melon and pepper production on degradable and in infrared-transmitting mulches in Oregon. *Proc. Nat. Agr. Plastics Cong.*, 1990, **22**: 7-12.
154. Hendricks S.B., Borthwick H.A.: Control of plant growth by light. W: L. T. Evans Wed., Environmental control of plant growth. Academic Press, New York and London, 1963, 233-261.

155. Hennig L., Stoddart W.M., Dieterle M., Whitelam G.C., Schäfer E.: Phytochrome E controls light-induced germination of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 2002, **128**: 194-200.
156. Holmes M.G., Smith H.: The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. *Nature*, 1975, **254**: 512-514.
157. Holmes M.G., Smith H.: The function of phytochrome in the natural environment. I Characterisation of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. *Photochem. Photobiol.*, 1977a, **25**: 533-538.
158. Holmes M.G., Smith H.: The function of phytochrome in the natural environment. II The influence of vegetation canopies on the spectral energy distribution of natural daylight. *Photochem. Photobiol.*, 1977b, **25**: 539-545.
159. Hubac C., Guerrier D., Bousquet U.: Effect of far-red light on malate and potassium contents in cotton leaves: Relation to drought resistance. *Physiol. Plant.*, 1986, **66**, 37-40.
160. Hunt P.G., Kasperbauer M.J., Matheny T.A.: Soybean seedling growth responses to light reflected from different colored soil surfaces. *Crop Sci.*, 1989, **29**: 130-133.
161. Imazumi T., Tran H.G., Swartz T.E., Briggs W.R., Kay S.A.: FKF1 is essential for photoperiodic-specific light signalling in *Arabidopsis*. *Nature*, 2003, **426**: 302-306.
162. Inada K., Matsuno A.: Interactions among spectral components of radiation in the growth responses of rice, tomato and strawberry. *Japan. J. Crop. Sci.*, 1985, **54(4)**: 403-412.
163. Izawa T., Oikawa T., Tokutomi S., Okuno K., Shimamoto K.: Phytochromes confer the photoperiodic control of flowering in rice (a short-day plant). *Plant J.*, 2000, **22**: 391-399.
164. Jacquemoud S., Ustin S.L., Verdebout P., Schmuck G., Andreoli G., Hosgood B.: Estimating leaf biochemistry using the PROSPEKT leaf optical properties model. *Remote Sens. Environ.*, 1996, **56**: 194-202.
165. Jarillo J.A., Gabrys H., Capel J., Alonso J.M., Ecker J.R., Cashmore A.R.: Phototropin-related NPL1 controls chloroplast relocation induced by blue light. *Nature*, 2001, **410**: 952-964.
166. Johnson E., Bradley M., Harberd N.P., Whitelam G.C.: Photoresponses of light-grown *phyA* mutants of *Arabidopsis*: phytochrome A is required for the perception of day-length extensions. *Plant Physiol.*, 1994, **105**: 141-149.
167. Johnson X., Brcich T., Dun E.A., Goussot M., Haurogne K., Beveridge C.A., Rameau C.: Branching genes are conserved across species. Genes controlling a novel signal in pea are coregulated by other long-distance signals. *Plant Physiol.*, 2006, **142**: 1014-1026.
168. Jones A., Urban J., Murtagh D.P., Eriksson P., Brohede D., Haley C., Degenstein D., Bourassa A., von Savigny C., Sonkaew T., Rozanov A., Bovensmann H., Burrows J.: Evolution of stratospheric ozone and water vapour time series studied with satellite measurement. *Atmos. Chem. Phys.* 2009, **9**: 6055-6075.
169. Jordan C.F.: Derivation of leaf area index from quality of light on the forest floor. *Ecology*, 1969, **50**: 663-666.
170. Kagawa T., Sakai T., Suetsugu N., Oikawa K., Ishiguro S., Kato T., Tabata S., Okada K., Wada M.: *Arabidopsis* NPL1: a phototropin homolog controlling the chloroplast high-light avoidance response. *Science*, 2001, **291**: 2138-2141.
171. Kagawa T., Wada M.: Blue light-induced chloroplast relocation in *Arabidopsis thaliana* as analyzed by microbeam irradiation. *Plant Cell Physiol.*, 2000, **41**: 84-93.
172. Kagawa T., Wada M.: Blue light-induced chloroplast relocation. *Plant Cell Physiol.*, 2002, **43 (4)**: 367-371.

173. Kang Ch.,Y., Lian H.L., Wang F.F., Huang J.R., Yang H.Q.: Cryptochromes, phytochromes, and COP1 regulate light-controlled stomatal development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2009, **21**, 2624-2641.
174. Kasperbauer M.J.: Spectral distribution of light in a tobacco canopy and effects of end-of-day light quality on growth and development. *Plant Physiol.*, 1971, **47**: 775-778.
175. Kasperbauer M.J.: Far-red reflection from green leaves and effects on phytochrome-mediated assimilate partitioning under field conditions. *Plant Physiol.*, 1987, **85**: 350-354.
176. Kasperbauer M.J.: Cotton plant size and fiber developmental responses to FR/R ratio reflected from the soil surface. *Physiol. Plant.*, 1994, **91**: 317-321.
177. Kasperbauer M.J.: Far red light affects photosynthate allocation and yield of tomato over red mulch. *Crop. Sci.*, 1998, **38**: 970-974.
178. Kasperbauer M.J.: Cotton seedling root growth response to light reflected to the shoots from straw-covered versus bare soil. *Crop Sci.*, 1999, **39**: 164-167.
179. Kasperbauer M.J.: Cotton fiber length is affected by far-red light impinging on developing bolls. *Crop Sci.*, 2000a, **40** (6): 1673-1678.
180. Kasperbauer M.J.: Strawberry yield over red versus black plastic mulch. *Crop Sci.* 2000b, **40**: 171-174.
181. Kasperbauer M.J.: Light reflected from red mulch to ripening strawberries affects aroma, sugar and organic acid concentrations. *Photochem Photobiol.*, 2001, **74** (1): 103-107.
182. Kasperbauer M.J., Hamilton J.L.: Chloroplast structure and starch grain accumulation in leaves that received different red and far-red levels during development. *Plant Physiol.*, 1984, **74**: 967-970.
183. Kasperbauer M.J., Hunt P.G.: Soil color and surface residue effects on seedling light environment. *Plant Soil*, 1987, **97**: 295-298.
184. Kasperbauer M.J., Hunt P.G.: Cotton seedling morphogenic responses to FR/R ratio reflected from different colored soils and soil covers. *Photochem. Photobiol.*, 1992, **56**: 579-584.
185. Kasperbauer M.J., Hunt P.G., Sojka R.E.: Photosynthate partitioning and module formation in soybean plants that received red or far-red light at the end of photosynthetic period. *Physiol. Plant.*, 1984, **61**: 549-554.
186. Kasperbauer M.J., Karlén D.L.: Light-mediated bioregulation of tillering and photosynthate partitioning in wheat. *Physiol. Plant.*, 1986, **66**: 159-163.
187. Kasperbauer M.J., Karlén D.L.: Plant spacing and reflected far-red light effects on phytochrome-regulated photosynthate allocation in corn seedlings. *Crop. Sci.*, 1994, **34**: 1564-1569.
188. Kasperbauer M.J., Peaslee D.E.: Morphology and photosynthetic efficiency of tobacco leaves that received end-of-day red or far red light during development. *Plant Physiol.*, 1973, **52**: 440-442.
189. Kaul K., Kasperbauer M.J.: Row orientation effects on FR/R light ratio, growth and development of field-grown bush bean. *Physiol. Plant.*, 1988, **74**: 415-417.
190. Kay S.A., Nagatani A., Keith B., Deak M., Furuya M., Chua N.H.: Rice phytochrome is biologically active in transgenic tobacco. *Plant Cell*, 1989, **1**: 775-782.
191. Kays S., Harper J.L.: The regulation of plant and tiller density in grass sward. *J. Ecol.*, 1974, **62**: 97-105.
192. Kebrom T.H., Burson B.L., Finlayson S.A.: Phytochrome B represses *Teosine Branched 1* expression and induces sorghum axillary bud outgrowth in response to light signals. *Plant Physiol.*, 2006, **140**: 1109-1117.
193. Kebrom T.H., Brutnell T.P.: The molecular analysis of the shade avoidance syndrome in the grasses has begun. *J. Exp. Bot.*, 2007, **58**(12): 3079-3089.



194. Keller J.M., Shalpin J., Vierstra R.D., Hershey H.P.: Expression of a functional monocotyledonous phytochrome in transgenic tobacco. *EMBO J.*, 1989, **8**: 1005-1012.
195. Kim W.Y., Fujiwara S., Suh S.S., Kim J., Kim Y., Han L., David K., Putterill J., Nam H.G., Somers D.E.: ZEITLUPE is circadian photoreceptor stabilized by GIGANTEA in blue light. *Nature*, 2007, **449**: 356-360.
196. Kerckhoffs L.H.J., Kendrick R.E.: Photocontrol of anthocyanin biosynthesis in tomato. *J. Plant Res.*, 1997, **110**: 141-149.
197. Kirby E.J., Faris D.G.: The effect of plant density on tiller growth and morphology in barley. *J. Agric. Sci. Cambridge*, 1972, **78**: 281-288.
198. Kleiner O., Kircher S., Harter K., Batschauer A.: Nuclear localization of the *Arabidopsis* blue light receptor cryptochrome 2. *Plant J.*, 1999, **19**: 289-296.
199. Ko J., Mass S.J., Mauget S., Piccinni G., Wanjura D.: Modeling water-stressed cotton growth using within-season remote sensing data. *Agron. J.*, 2006, **98**: 1600-1609.
200. Kocurek M., Pilariski J.: Dystrybucja promieniowania w liściach i pędach roślin zdrewniałych i zielnych. *Pam. Puł.*, 2007, **144**: 91-104.
201. Kondrateev K.J.: Radiacjonnye kharakteristiki atmosfery i zemnoj poverkhnosti. *Gidrometeo izdat.*, 1969, Leningrad.
202. Kong S.G., Lee D.S., Kwak S.N., Kim J.K., Sohan J.K., Kim I.S.: Characterization of sunlight-grown transgenic rice plants expressing *Arabidopsis* phytochrome A. *Mol. Breeding*, 2004, **14**: 35-45.
203. Ku P.K., Mancinelli A.L.: Photocontrol of anthocyanin synthesis. I. Action of short, prolonged and intermittent irradiations on the formation of anthocyanins in cabbage, mustard and turnip seedlings. *Plant Physiol.* 1972, **49**: 212-217.
204. Kurepin L.V., Pharis R.P., Reid D.M., Chinnappa C.C.: Involvement of gibberellins in the stem elongation of sun and shade ecotypes of *Stellaria longipes* that is induced by low light irradiance. *Plant Cell and Envi.*, 2006a, **29**: 1319-1328.
205. Kurepin L.V., Walton I.J., Reid D.M., Pharis R.P., Chinnappa C.C.: Growth and ethylene evolution by shade and sun ecotypes *Stellaria longipes* in response to varied light quality and irradiance. *Plant Cell and Envi.*, 2006b, **29**: 647-652.
206. Kurepin L.V., Emery R.J.N., Pharis R.P., Reid D.M.: Uncoupling light quality from light irradiance effects in *Helianthus annuus* shoots: putative roles for plant hormones in leaf and internode growth. *J. Exp. Bot.*, 2007, **58** (8): 2145-2157.
207. Lafarge T.A., Broad I.J., Hammer G.L.: Tillering in grain sorghum over a wide range of population densities: identification of common hierarchy for tiller emergence, leaf area development and fertility. *Ann. Bot.*, 2002, **90**: 87-98.
208. Lamont W.J.Jr., Orzolek M.D., Holcomb E.J.: Production System for Horticultural Crops Grown in the Penn State High Tunnel. *Hort. Tech.*, 2003, **13**(2): 358-362
209. Lecharny A.: Phytochrome and internode elongation in *Chenopodium polyspermum* L. *Planta*, 1979, **145**: 405-409.
210. Lee D.W., Oberbauer S.F., Krishnapilay B., Mansor M., Mohamad H., Yap S.K.: Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia*, 1997, **110**: 1-9.
211. Lee Y.L., Yang C.M., Chang K.W., Shen Y.: A simple spectral index using reflectance of 735 nm to assess nitrogen status of rice canopy. *Agron. J.*, 2008, **100**: 205-212.
212. Leicht S., Silander J.A., Jr.: Differential responses of invasive *Celastrus orbiculatus* (*Celastraceae*) and native *C. scandens* to changes in light quality. *Am. J. Bot.*, 2006, **93** (7): 972-977.

213. Lee fl ang L.: Are stoloniferous plants able to avoid neighbours in response to low R:FR ratios in reflected light?. *Plant Ecol.*, 1999, **141**: 59-65.
214. Libenson S., Rodriguez V., López Pereira M., Sánchez R.A., Casal J.J.: Low red to far-red ratio reaching the stem reduce grain yield in sunflower. *Crop Sci.*, 2002, **42**: 1180-1185.
215. Liddle M.J., Budd C.S.J., Hutchings M.J.: Population dynamics and neighbourhood effects in establishing swards of *Festuca rubra*. *Oikos*, 1982, **38**: 52-59.
216. Lin C.: Photoreceptors and regulation of flowering time. *Plant Physiol.*, 2000a, **123**: 39-50.
217. Lin C.: Plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci.*, 2000b, **5** (8): 337-342.
218. Lin C.: Blue light receptors and signal transduction. *Plant Cell*, 2002, **14**: 207-225.
219. Lin C.: Photoreceptors and associated signaling II: Cryptochromes. W: *Encyclopedia of Plant and Crop Science*, R.M. Goodman Ed. New York: Marcel Dekker, Inc Marcel Dekker, 2004, 885-888.
220. Lin C., Ahmad M., Cashmore A.R.: *Arabidopsis* cryptochrome 1 is a soluble protein mediating blue light-dependent regulation of plant growth and development. *Plant J.*, 1996a, **10**: 893-902.
221. Lin C., Ahmad A., Chan J., Cashmore A.R.: CRY2, a second member of the *Arabidopsis* cryptochrome gene family. *Plant Physiol.*, 1996b, **110**: 1047.
222. Lin C., Ahmad M., Gordon D., Cashmore A.R.: Expression of an *Arabidopsis* cryptochrome gene in transgenic tobacco results in hypersensitivity to blue, UV-A, and green light. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1995, **92** (18): 8423-8427.
223. Lin C., Shalitin D.: Cryptochrome structure and signal transduction. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2003, **54**: 469-96.
224. Lin C., Yang H., Guo H., Mockler T., Chen J., Cashmore A.R.: Enhancement of blue-light sensitivity of *Arabidopsis* seedlings by a blue light receptor cryptochrome 2. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, **95**: 2686-2690.
225. Lötscher M., Nösberger J.: Branch and root formation in *Trifolium repens* is influenced by the light environment of unfolded leaves. *Oecologia*, 1997, **111**: 499-504.
226. Loughrin J.H., Kasperbauer M.J.: Light reflected from colored mulches affects aroma and phenol content of sweet basil (*Ocimum basilicum* L.) leaves. *J. Agric Food Chem.*, 2001, **49** (3): 1331-1335.
227. Loy B., Lindstrom S., Gordon S., Rudd D., Wells O.: Theory and development of wavelength selective mulches. *Proc. Nat. Agr. Plastics Cong.*, 1989, **21**: 193-197.
228. Loy B., Wells O.: Effect of IRT mulches on soil temperature, early vegetative development in muskmelon and weed growth. *Proc. Natl. Agr. Plastics Cong.*, 1990, **22**: 19-28.
229. López-Juez E., Kobayashi M., Sakurai A., Kamiya Y., Kendrick R.E.: Phytochrome, gibberellins, and hypocotyls growth. *Plant Physiol.*, 1995, **107**: 131-140.
230. Maddonni G.A., Otegui M.E., Andrieu B., Chelle M., Casal J.J.: Maize leaves turn away from neighbors. *Plant Physiol.*, 2002, **130**: 1181-1189.
231. Mancinelli A.L., Rabino I.: Photocontrol of anthocyanin synthesis. IV. Dose dependence and reciprocity relationships in anthocyanin synthesis. *Plant Physiol.*, 1975, **56**: 351-355.
232. Marcuvitz S., Turkington R.: Differential effects of light quality provided by different grass neighbours, on the growth and morphology of *Trifolium repens* L. (white clover). *Oecologia*, 2000, **125**: 293-300.
233. Markwell J., Osterman J.C., Mitchell J.L.: Calibration of the Minolta SPAD-502 leaf chlorophyll meter. *Photosynth. Res.*, 1995, **46**: 467-472.

234. Matthews S., Sharrock R.A.: The phytochrome gene family in grasses (Poaceae): a phylogeny and evidence that grasses have a subset of the loci found in dicot angiosperms. *Mol. Biol. Evolution*, 1996, **13**: 1141-1150.
235. Matthews S., Sharrock R.A.: Phytochrome gene diversity. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 666-671.
236. Matheny T.A., Hunt P.G., Kasperbauer M.J.: Potato tuber production in response to reflected light from different colored mulches. *Crop Sci.*, 1992, **32**: 1021-1024.
237. Mazzella M.A., Alconada Magliano T.M., Casal J.J.: Dual effect of phytochrome A on hypocotyl growth under continuous red light. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 261-267.
238. McNellis T.W., Deng X.W.: Light control of seedling morphogenic pattern. *Plant Cell.*, 1995, **7**: 1749-1761.
239. McMahon M.J., Kelly J.W., Decoteau D.R., Pollock R.K., Young R.E.: Growth of *Dendranthema grandiflorum* Ramat. Kitamura under various spectral filters. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 1991, **116**: 950-954.
240. McSteen P., Leyser O.: Shoot branching. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2005, **56**: 353-374.
241. Merzlyak M.N., Gitelson A.A.: Why and what for the leaves are yellow in autumn? On the interpretation of optical spectra of senescing leaves (*Acer platanoides* L.). *J. Plant Physiol.*, 1995, **145**: 315-320.
242. Mondal M.F., Brewster J.L., Morris G.E.L., Butler H.A.: Bulb development in onion (*Allium cepa* L.) II. The influence of red:far red spectral ratio and of photon flux density. *Ann. Bot.*, 1986, **58**: 197-206.
243. Moran J.A., Mitchell A.K., Goodmanson G., Stockburger K.A.: Differentiation among effects of nitrogen fertilization treatments on conifer seedlings by foliar reflectance: A comparison of methods. *Tree Physiol.*, 2000, **20**: 1113-1120.
244. Morelli G., Ruberti I.: Shade avoidance responses. Driving auxin along lateral routes. *Plant Physiol.*, 2000, **122**: 621-626.
245. Morelli G., Ruberti I.: Light and shade in the photocontrol of Arabidopsis growth. *Trends Plant Sci.*, 2002, **7**: 399-404.
246. Monte E., Alonso J.M., Ecker J.R., Zhang Y., Li X., Young J., Austin-Phillips S., Quail P.H.: Isolation and characterization of *phyC* mutants in *Arabidopsis* reveals complex crosstalk between phytochrome signaling pathways. *Plant Cell*, 2003, **15**: 1962-1980.
247. Morgan D.C., Smith H.: A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat for plants grown in simulated natural radiation. *Planta*, 1979, **145**: 253-258.
248. Morgan D.C., Smith H.: Linear relationship between phytochrome photoequilibrium and growth in plants under simulated natural radiation. *Nature*, 1976, **262**: 210-212.
249. Morgan D.C., Smith H.: The relationship between phytochrome photoequilibrium and development in light grown *Chenopodium album* L. *Planta*, 1978, **142**: 187-193.
250. Morgan P.W., Finlayson S.A., Childs K.L., Mullet J.E., Rooney W.L.: Opportunities to improve adaptability and yield in grasses. *Crop Sci.*, 2002, **42**: 1791-1799.
251. Motomu E., Mochizuki N., Suzuki T., Nagatani A.: Cryptochrome2 in vascular bundles regulates flowering in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, **19(1)**: 84-93.
252. Nagatani A., Kay S.A., Deak M., Chua N.H., Furuya M.: Rice type I phytochrome regulates hypocotyl elongation in transgenic tobacco seedlings. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1991, **88**: 5207-5211.

253. Nagatani A., Reed J.W., Chory J.: Isolation and initial characterization of *Arabidopsis* mutants that are deficient in functional phytochrome A. *Plant Physiol.*, 1993, **102**: 269-277.
254. Negash L., Björn L.O.: Stomatal closure by ultraviolet radiation. *Physiol. Plant.*, 1986, **66**: 360-364.
255. Neff M.M., Chory J.: Genetic interaction between phytochrome A, phytochrome B, cryptochrome 1 during *Arabidopsis* development. *Plant Physiol.*, 1998, **118**: 27-36.
256. Ni J.Y., Gan Y.T., Zhang J.W., Yang Q.F.: Postanthesis dry matter accumulation and redistribution in spring wheat mulched with plastic film. *Crop Sci.*, 1998, **38**: 1562-1568.
257. Noworolnik K.: Wpływ gęstości siewu na plonowanie gryki w zależności od nawożenia azotem i terminu siewu. *Pam. Puł.*, 2003, **133**: 147-155.
258. Oelze-Karow H., Mohr H.: Control of chlorophyll b biosynthesis by phytochrome. *Photochem. Photobiol.*, 1978, **27**: 189-193.
259. Orzolek M.D., Murphy J.H.: The effect of colored polyethylene mulch on the yield of squash and pepper. *Proc. Nat. Agric. Plastics. Cong.*, 1993, **24**: 157-161.
260. Osborne S.I., Schepers J.S., Schlemmer M.R.: Detecting nitrogen and phosphorus stress in corn using multi-spectral imagery. *Comm. Soil Sci. Plant Annal.*, 2004, **35**: 505-516.
261. Ovhed M., Holmgren B.: Spectral quality and absorption of solar radiation in a mountain birch forest, Abisko, Sweden. *Arctic Alpine Res.*, 1995, **27** (4): 380-388.
262. Parks B.M., Quail P.H.: *HY8* a new class of *Arabidopsis* long hypocotyl mutants deficient in functional phytochrome-A. *Plant Cell*, 1993, **3**: 39-48.
263. Pecháčková S.: Root response to above-ground light quality. *Plant Ecol.*, 1999, **141**: 67-77.
264. Pecio A., Fotyma E.: Kalibracja testów NNI i SPAD dla jarego jęczmienia browarnego. *Fragm. Agron.*, 2001, **3**: 161-172.
265. Peng S.B., Garcia F.V., Laza R.C., Cassman K.G.: Adjustment for specific leaf weight improves chlorophyll meter's estimate of rice leaf nitrogen concentration. *Agron. J.* 1993, **85**: 987-990.
266. Peñuelas J., Baret F., Filella I.: Semi-empirical indices to assess carotenoids/chlorophyll a ratio from leaf spectral reflectance. *Photosynthetica*, 1995, **31**: 221-230.
267. Pierik R., Whitlam G.C., Voesenek L.A.C.J., de Kroon H., Visser E.J.W.: Canopy studies on ethylene-insensitive tobacco identify ethylene as a novel element in blue light and plant-plant signaling. *Plant J.*, 2004, **38**: 310-319.
268. Pierik R., Djakovic-Petrovic T., Keuskamp D.H., de Wit M., Voesenek L.A.C.J.: Auxin and ethylene regulate elongation responses to neighbor proximity signals independent of gibberellin and DELLA proteins in *Arabidopsis*. *Plant J.*, 2009, **149**: 1701-1712.
269. Pilarski J.: Content of chlorophyll pigments in shoot bark and leaves in *Syringa vulgaris* L. *Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci.*, 1984, **32**: 415-423.
270. Pilarski J., Kocurek M.: The content of photosynthetic pigments and the light conditions in the fruits and leaves of sweet pepper. *Acta Physiol. Plant.*, 2005, **27**(2): 173-182.
271. Podolska G., Zych J.: Charakterystyka i technologia uprawy odmian pszenicy ozimej. 2006, IHAR.
272. Puckridge D.N. Competition for light and its effect on leaf and spikelet development of wheat plants. *Aus. J. Agric. Res.* 1968, **19**: 191-201.
273. Qi J., Kerr Y.H., Moran M.S., Weltz M., Huete A.R., Sorooshian S., Bryant R.: Leaf area index estimates using remotely sensed data and BRDF models in a semi-arid region. *Remote Sens. Environ.*, 2000a, **73**: 18-30.

274. Qi J., Marsett R.C., Moran M.S., Goodrich D.C., Heilman P., Kerr Y.H., Dedieu G., Chehbouni A., Zhang X.X.: Spatial and temporal dynamics of vegetation in the San Pedro River basin area. *Agric. For. Meteorol.* 2000b, **105**: 55-68.
275. Quail P.H., Boylan M.T., Parks B.M., Short T.W., Xu Y., Wagner D.: Phytochromes - photosensory perception and signal-transduction. *Science*, 1995, **268**: 675-680.
276. Rajcan I., AghaAlikhani M., Swanton C.J., Tollenaar M.: Development of redroot pigweed is influenced by light spectral quality and quantity. *Crop. Sci.*, 2002, **42**: 1930-1936.
277. Rajapakse N.C., McMahon M.J., Kelly J.W.: End of day far-red light reverses the height reduction of chrysanthemum induced by CuSO<sub>4</sub> spectral filters. *Scientia Hortic.*, 1993, **53**: 249-259.
278. Reta-Sánchez D.G., Fowler J.L.: Canopy light environment and yield at narrow-row cotton affected by canopy architecture. *Agron. J.*, 2002, **94**: 1317-1323.
279. Robin C., Hay M.J.M., Newton P.C.D., Greer D.H.: Effects of light quality (red: far-red ratio) at the apical bud of the main stolon on morphogenesis of *Trifolium repens* L. *Ann. Bot.*, 1994, **74**: 119-123.
280. Robinson N.: Solar Radiation. Elsevier Publish. Comp., 1966, Amsterdam-London-New York.
281. Robson P.R., McCormac A.C., Irvine A.S., Smith H.: Genetic engineering of harvest index in tobacco through overexpression of a phytochrome gene. *Nature Biotech.*, 1996, **14**: 995-998.
282. Roth-Bejerano N., Itai C.: Phytochrome involvement in stomatal movement in *Pisum sativum*, *Vicia faba* and *Pelargonium* sp. *Physiol. Plantarum.*, 1987, **70**: 85-89.
283. Rouse J.W., Haas R.H., Schell J.A., Deering D.W., Harlan J.C.: Monitoring the vernal advancements and retrogradation of natural vegetation. NASA/GSFC, Greenbelt, MD, 1974.
284. Röhrig M., Stützel H., Alt Ch.: A Three-dimensional approach to modeling light interception in heterogeneous canopies. *Agron. J.*, 1999, **91**: 1024-1032.
285. Ruszkowski M.: Productivity of buckwheat. W: Buckwheat Research, IUNG, 1986, 78-98.
286. Saitou T., Tachikawa Y., Kamada H., Watanabe M., Harada H.: Action spectrum for light-induced formation of adventitious shoots in hairy roots of horseradish. *Planta*, 1993, **189**: 590-592.
287. Sakai T., Kagawa T., Kasahara M., Swartz T.E., Christie J.M., Briggs W.R., Wada M., Okada K.: *Arabidopsis* nph1 and npl1: blue light photoreceptors that mediate both phototropism and chloroplast relocation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2001, **98**: 6969-6974.
288. Salisbury C.D., Chandler J.M.: Interaction of cotton (*Gossypium hirsutum*) and velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) plants for water is affected by their interaction for light. *Weed Sci.*, 1993, **41**: 69-74.
289. Sakamoto T., Morinaka Y., Ohnishi T.: Erect leaves caused by brassinosteroid deficiency increase biomass production and grain yield in rice. *Nature Biotech.*, 2006, **24**: 105-109.
290. Sowers R.J., Sheehan M.J., Brutnell T.P.: Cereal phytochromes: targets for selection, targets for manipulation? *Trends Plant Sci.*, 2005, **10**: 138-143.
291. Schmitt J.: Is photomorphogenic shade avoidance adaptive? Perspectives from population biology. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 826-830.

292. Schmitt J., Dudley S.A., Pigliucci M.: Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *American Naturalist*, 1999, **154**: 43-54.
293. Schmitt J., Wulff R.D.: Light spectral quality phytochrome and plant competition. *Trends Ecol.*, 1993, **8**: 47-50.
294. Schuerger A.C., Brown C.S.: Spectra quality may be used to alter plant disease development in cells. *Adv. Space Res.*, 1994, **14**: 395-398.
295. Seiter S., Altemose C.E., Davis M.H.: Forage soybean yield and quality responses to plant density and row distance. *Agron. J.*, 2004, **96**: 966-970.
296. Sharrock R.A., Quail P.H.: Novel phytochrome sequences in *Arabidopsis thaliana*: structure, evolution and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family. *Genes Develop.*, 1989, **3**: 1745-1757.
297. Shinichiro I., Toshihori K., Atsushi T., Michio D.: Leaf positionin of *Arabidopsis* in response to blue light. *Molec. Plant.*, 2008, **1**, 15-26.
298. Shulski M.D., Walter-Shea E.A., Hubbard K.G., Yuen G.Y., Horst G.: Penetration of photosynthetically active and ultraviolet radiation into alfalfa and tall fescue canopies. *Agron. J.*, 2004, **96**: 1562-1571.
299. Simpson G.G., Dean C.: *Arabidopsis*, the rosetta stone of flowering time?. 2002, *Science*, **296**: 286-289
300. Skálová H., Krahulec F., During H.J., Hadincová V., Pecháčková S., Herben T.: Grassland canopy composition and spatial heterogeneity in the light quality. *Plant Ecol.*, 1999, **143**: 129-139.
301. Skinner R.H., Simmons S.R.: Modulation of leaf elongation, tiller appearance and tiller senescence in spring barley by far-red light. *Plant Cell Environ.*, 1993, **16**: 555-562.
302. Sleeman J.D., Dudley S.A., Pannell J.R., Barrett S.C.H.: Responses of carbon acquisition traits to irradiance and light quality in *Mercurialis annua* (*Euphorbiaceae*): evidence for weak integration of plastic responses. *Am. J. Bot.*, 2002, **89**: 1388-1400.
303. Smith H.: Light quality, photoperception and plant strategy. *Ann. Review Plant Physiol.*, 1982, **33**: 481-518.
304. Smith H.: Ecology of photomorphogenesis: clues to a transgenic programme of crop plant improvement. *Photochem. Photobiol.*, 1992, **56**: 815-822.
305. Smith H.: Physiological and ecological function within the phytochrome family, 1995, *Ann. Rev. Plant Molec. Biol.*, **46**: 289-315.
306. Smith H.: Phytochromes and light signal perception by plants: an emerging synthesis. *Nature*, 2000, **407**: 585-591.
307. Smith H., Casal J.J., Jackson G.M.: Reflection signals and the perception by phytochrome of the proximity of neighboring vegetation. *Plant Cell Environ.*, 1990, **13**: 73-78.
308. Smith H., Holmes M.G.: The function of phytochrome in the natural environment III. Measurements and calculation of phytochrome photoequilibria. *Photochem. Photobiol.*, 1977, **25**: 547-550.
309. Smith H., Samson G., Fork D.C.: Photosynthetic acclimation to shade: probing the role of phytochromes using photomorphogenic mutants of tomato. *Plant Cell Envi.*, 1993, **16**: 929-1037.
310. Smith H., Turnbull M., Kendrick R.E.: Light-grown plants of cucumber long hypocotyl mutant exhibit both long term and rapid elongation growth responses to irradiation with supplementary far-red light. *Photochem. Photobiol.*, 1992, **569**: 607-610.

311. Smith H., Whitelam G.C.: Phytochrome, a family of photoreceptors with multiple physiological roles. *Plant Cell Environ.*, 1990, **13**: 695-707.
312. Smith H., Whitelam G.C.: The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 840-844.
313. Solanگارachchi S.M., Harper J.L.: The effect of canopy filtered light on the growth of white clover *Trifolium repens*. *Oecologia*, 1987, **72**: 372-376.
314. Sommer A.P., Pinheiro A.L., Mester A.R., Franke R.P., Whelan H.T.: Biostimulatory windows in low-intensity laser activation: lasers, scanners and NASA's light-emitting diode 770 array system. *J. Clinic. Laser Med. Surg.*, 2001, **19**: 29-33.
315. Somers D.E., Sharrock R.A., Tepperman J.M., Quail P.H.: The *hy3* long hypocotyls mutant of *Arabidopsis* is deficient in phytochrome B. *Plant Cell*, 1991, **3**: 1263-1274.
316. Somers D.E., Devlin P.F., Kay S.A.: Phytochromes and cryptochromes in the entrainment of the *Arabidopsis* circadian clock. *Science*, 1998, **282**: 1488-1490.
317. Somers D.E., Quail P. H.: Phytochrome-mediated light regulation of *PHYA*- and *PHYB-GUS* transgens in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Physiol.* 1995a, **107**: 523-534.
318. Somers D.E., Quail P.H.: Temporal and spatial expression patterns of *PHYA*- and *PHYB-GUS* gens in *Arabidopsis*. *Plant J.* 1995b, **7**: 413-427.
319. Słomka J.: Określenie dezynfekcyjnego działania promieniowania słonecznego na podstawie danych aktynometrycznych i ozonometrycznych. *Mat. III Sem. Fitoaktyometrii, IUNG, Puławy*, 1975, 27-38.
320. Steindler C., Matteucci A., Sessa G., Weimar T., Ohgishi M., Aoyama T., Morelli G., Ruberti I.: Shade avoidance responses are mediated by the ATHB-2 HD-zip protein, a negative regulator of gene expression. *Development*, 1999, **126**: 4235-4245.
321. Stewart D.W., Costa C., Dwyer L.M., Smith D.L., Hamilton R.I., Ma B.L.: Canopy structure, light interception and photosynthesis in maize. *Agron. J.*, 2003, **95**: 1465-1474.
322. Stuefer J.F., Huber H.: Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia*, 1998, **117**: 1-8.
323. Takemiyama A., Inoue S., Doi M., Kinoshita T., Shimazaki K.: Phototropins promote plant growth in response to blue light in low light environments. *Plant Cell.*, 2005, **17** (4): 1120-1127.
324. Tevini M., Teramura A.H.: UV-B effects on terrestrial plants. *Photochem. Photobiol.* 1989, **50**: 479-487.
325. Thiele A., Herold M., Lenk I., Quail P.H., Gatz C.: Heterologous expression of *Arabidopsis* phytochrome B in transgenic potato influences photosynthetic performance and tuber development. *Plant Physiol.*, 1999, **120**: 73-82.
326. Thomas B.: Light signals and flowering. *J. Exp. Bot.* 2006, **57** (13): 3387-3393.
327. Thompson L.: The influence of the radiation environment around the node on the morphogenesis and growth of white clover (*Trifolium repens*). *Grass Forage Sci.*, 1993, **48**: 271-278.
328. Thompson L., Harper J.L.: The effect of grasses on the quality of transmitted radiation and its influence on the growth of white clover *Trifolium repens*. *Oecologia*, 1988, **75**: 343-347.
329. Tilman D., Hill J., Lehman C.: Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science*, 2006, **314**: 1598-1600.
330. Tretyn A., Wiśniewska J.: Budowa, właściwości i mechanizm działania kryptochromów – eukariotycznych fotoreceptorów światła niebieskiego. *Post. Biol. Kom.*, 1999, **26** (2): 343-358.

331. T r e t y n A., K o p c e w i c z J.: Mechanizm kwitnienia roślin. I. Uwarunkowania fizjologiczno-środowiskowe. Post. Biol. Kom., 1999, **26 (2)**, 231-248.
332. T r o y e r A.F. Temperate corn-background, behaviour, and breeding. W: Hallauer A. R. ed Specialty corns. Boca Raton FL: CRC Press, 2001, 393-466.
333. T u c k e r C.J.T.: Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. Remote Sens. Environ., 1979, **8**: 127-150.
334. T u c k e r C.J.T., H o l b e n B.N., E l g i n J.H.Jr., M c M u r t r e y J.E.: Relation of spectral data to grain yield variation. Photogramm. Eng. Remote Sens., 1980, **46**: 657-666.
335. V a n d e n b u s s c h e F., P i e r i k R., M i l l e n a a r F.F., V o e s e n e k L.A.C.J., V a n d e r S t r a e t e n D.: Reaching out of the shade. Curr. Opin. Plant Biol., 2005, **8**: 462-468.
336. V a n d e n b u s s c h e F., V r i e z e n W.H., S m a l l e J., L a a r h o v e n L.J., H a r r e n F.J., V a n d e r S t r a e t e n D.: Ethylene and auxin control the *Arabidopsis* response to decreased light irradiance. Plant Physiol., 2003, **133**: 517-527.
337. V e r b e l e n J.P., P r a t t L.H., B u t l e r W.L., T o k u y a s u K.: Localization of phytochrome in oats by electron microscopy. Plant Physiol., 1982, **70(3)**: 867-871.
338. V i e r s t r a R.D., Q u a i l P.H.: Purification and initial characterization of 124-kilodalton phytochrome from avena. Biochemistry, 1983, **22**: 2498-2505.
339. W e l l e r J.L., R o s s J.J., R e i d J.B.: Gibberellins and phytochrome regulation of stem elongation in pea. Planta, 1994, **192**: 489-496.
340. W h e r l e y B.G., G a r d n e r D.S., M e t z g e r J.D.: Tall fescue photomorphogenesis as influenced by changes in the spectral composition and light intensity. Crop Sci., 2005, **45**, 562-568.
341. W h i p p o C.W., H a n g a r t e r R.P.: Second positive phototropism results from coordinated co-action of phototropins and cryptochromes. Plant Physiol., 2003, **132 (3)**: 1499-1507.
342. W h i t e l a m G.C., D e v l i n P.F.: Roles of different phytochromes in *Arabidopsis* photomorphogenesis. Plant Cell Environ., 1997, **20**: 752-758.
343. W h i t e l a m G.C., S m i t h H.: Retention of phytochrome-mediated shade avoidance responses in phytochrome-deficient mutants of *Arabidopsis*, cucumber and tomato. J. Plant Physiol., 1991, **139**: 119-125.
344. W i e g a n d C.L., R i c h a r d s o n A.J., E s c o b a r D.E., G e r b e r m a n n A.H.: Vegetation indices in crop assessments. Remote Sens. Environ., 1991, **35(1)**: 105-109.
345. W u G., W i l s o n L.T., M c C l u n g A.M.: Contribution of rice tillers to dry matter accumulation and yield. Agron. J. 1998, **90**: 317-323.
346. Y a n o v s k y M.J., A l c o n a d a - M a g l i a n o T.M., M a z z e l l a M.A., G a t z C., T h o m a s B., C a s a l J.J.: Phytochrome A affects stem growth, anthocyanin synthesis, sucrose-phosphate-synthase activity and neighbor detection in sunlight-grown potato. Planta, 1998, **205**: 235-241.
347. Y a n o v s k y M.J., C a s a l J.J., L u p p i J.P.: The VLF loci, polymorphic between ecotypes Landsberg *erecta* and Columbia dissect two branches of phytochrome A signal transduction that correspond to the very-low-fluence and high-irradiance responses. Plant J., 1997, **12**: 659-667.
348. Y a n o v s k y M.J., C a s a l J.J., W h i t e l a m G.C.: Phytochrome A, phytochrome B and HY4 are involved in hypocotyl growth responses to natural radiation in *Arabidopsis*: weak de-etiolation of *phyA* mutant under dense canopies. Plant Cell Environ., 1995, **18**: 788-794.
349. Z a r c o - T e j a d a P.J., U s t i n S.L., W h i t i n g M.L.: Temporal and spatial relationship between within-field yield variability in cotton and high-spatial hyperspectral remote sensing imagery. Agron. J., 2005, **97**: 641-653.



## SKŁAD SPEKTRALNY PROMIENIOWANIA JAKO CZYNNIK KSZTAŁTUJĄCY POKRÓJ I PLON PSZENICY

### Streszczenie

Przeprowadzono doświadczenia, których celem było określenie wpływu zróżnicowanego składu spektralnego promieniowania na rozwój, pokrój i plonowanie pszenicy. Doświadczenia przeprowadzono w warunkach laboratoryjnych ze sztucznymi źródłami promieniowania oraz w warunkach polowych z naturalnym promieniowaniem słonecznym.

W warunkach naturalnego promieniowania wyeliminowano wszystkie czynniki wpływające na konkurencję roślin. Jedynym odmiennym czynnikiem różnicującym poszczególne obiekty był skład spektralny promieniowania odbitego, docierającego do roślin, uzależniony od rodzaju podłoża, od którego następowało odbicie promieniowania słonecznego. Głównym czynnikiem różnicującym skład spektralny promieniowania odbitego była ilość dalekiej czerwieni, pochodząca z odbicia od zielonych tkanek trawy. Nisko koszona zielona trawa była użyta jako informator o obecności innych roślin sąsiednich (konkurencyjnych). W naturalnych warunkach promieniowania słonecznego badano stosunki spektralne promieniowania w łąkach zbóż w zależności od gęstości siewu, odmiany, poziomu wysokości pomiaru. W warunkach ściśle kontrolowanych (laboratoryjnych) badano reakcję pszenicy na odmienny skład spektralny promieniowania, zwłaszcza w zakresie dalekiej czerwieni i czerwieni.

W przeprowadzonych doświadczeniach obserwowano duże zróżnicowanie reakcji pszenicy na zmienne warunki promieniowania. Wielkość stosunku DC/C miała wpływ na wzrost i pokrój, elementy plonowania i procesy fizjologiczne roślin.

Rozwój pszenicy rosnącej w warunkach napromienienia o wysokim stosunku DC/C w warunkach laboratoryjnych oraz rosnącej w warunkach naturalnego promieniowania w obiektach z blisko rosnącą trawą był zdecydowanie szybszy w porównaniu do roślin rosnących w warunkach niskiego stosunku DC/C i roślin znacznie oddalonych od trawy. Fazy rozwojowe roślin rosnących w obiektach z czarnym ugiem poza którymi rosła trawa, przebiegały tym szybciej im bliższa była odległość od trawy rosnącej poza kołami. Dotyczyło to tempa wzrostu, procesu krzewienia, kłoszenia i kwitnienia.

Efekty wpływu składu spektralnego promieniowania na rozwój i przebieg poszczególnych faz rozwojowych determinowane były również cechami genetycznymi poszczególnych gatunków i odmian.

Pokrój zbóż jarych rosnących w komorach wzrostowych i zbóż rosnących w warunkach naturalnego napromienienia był uzależniony od składu spektralnego promieniowania. Rośliny rosnące w kontrolowanych warunkach promieniowania o zwiększonym udziale DC wytworzyły zdecydowanie dłuższe międzywęzła w porównaniu do roślin traktowanych promieniowaniem o małej ilości DC. Pszenica ozima rosnąca w warunkach naturalnych w otoczeniu trawy również wytworzyła najdłuższe międzywęzła, zaś rośliny rosnące w obiekcie z czarnym ugiem oraz w komorach o niższym stosunku DC/C miały najkrótsze międzywęzła. Wysokość roślin pszenicy jarej rosnącej w komorach wzrostowych oraz pszenicy rosnącej w warunkach naturalnego promieniowania o wysokim stosunku DC/C była większa w porównaniu do roślin rosnących w warunkach promieniowania o niskim stosunku DC/C.

Pszenica jara rosnąca w warunkach kontrolowanych oraz ozima, rosnąca w warunkach naturalnych, otrzymująca promieniowanie odbite o niskim stosunku DC/C wytworzyła więcej pędów niż rośliny rosnące w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C.

Wzrost stosunku dalekiej czerwieni do czerwieni w promieniowaniu wykorzystanym w komorach wzrostowych oraz w promieniowaniu odbitym od gruntu powodował u roślin spadek liczby i masy ziaren, stosunku masy ziarna do masy słomy, całkowitej masy słomy i rośliny oraz wzrost masy 1000 ziaren (tylko roślin rosnących w komorach wzrostowych). Nie stwierdzono różnic w liczbie ziaren i masie 1000 ziaren pszenicy ozimej rosnącej w obiektach różniących się odmiennym składem promieniowania odbitego od podłoża. Nie stwierdzono tych różnic u pojedynczych pędów roślin rosnących w naturalnych warunkach promieniowania oraz pędów o czterech międzywęźlach roślin rosnących w komorach wzrostowych. Natomiast stwierdzono wzrost masy ziarna, masy 1000 ziaren, masy słomy, pędu oraz stosunku masy ziarna do masy słomy u pędów o pięciu międzywęźlach roślin rosnących w komorach wzrostowych.

Pokrój rośliny i architektura łanu są kształtowana przez sygnały świetlne pochodzące od środowiska. Elementem środowiska jest promieniowanie słoneczne oraz jego skład spektralny różniący się m.in. w zakresie dalekiej czerwieni i czerwieni - kształtujący morfologię roślin: wysokość roślin, długość międzywęźli, stopień rozgałęzień (krzewienie u jednoliściennych). W zależności od składu spektralnego promieniowania występowały również znaczne zmiany w plonie, liczba ziaren, masy słomy i ziarna roślin. Odległość oddziaływania dalekiej czerwieni pochodzącej z odbicia od powierzchni gruntu (trawy) w warunkach naturalnego promieniowania wynosiła 30–50 cm. Pszenica wyraźniej reagowała na DC pochodzącą z odbicia od odległej trawy przyspieszonym tempem rozwoju, wpływ DC na kształtowanie pokroju i plon roślin był mniejszy.

Zróznicowane warunki promieniowania miały wpływ na procesy fizjologiczne badanych roślin zbożowych. Pszenica rosnąca w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C charakteryzowała się niższą intensywnością fotosyntezy netto, niższą liczebnością aparatów szparkowych i przewodnictwem wody, zawartością chlorofilu w liściach, wewnątrzkomórkowym stężeniem CO<sub>2</sub> oraz niższym wskaźnikiem efektywności wody w porównaniu do roślin rosnących w warunkach o niskim stosunku tych zakresów promieniowania.

Spowolnienie procesów fizjologicznych oraz redukcja niektórych części roślin były nakierowane na spodziewaną konkurencję, a cały wysiłek związany z funkcjonowaniem rośliny skierowany był na przeżycie niekorzystnych warunków promieniowania z minimalnym zużyciem energii i wody.

Przeprowadzono badania transmisji promieniowania w łańcach zbóż. W zakresie długofalowym różnice w transmisji były większe niż w krótkofalowym. Obserwowano zróżnicowanie transmisji promieniowania słonecznego w łańcach w zależności od odmiany i gęstości siewu. Najmniejszą transmisję promieniowania we wszystkich odmianach zbóż stwierdzono przy największej gęstości siewu. Najwyższy stosunek DC/C w promieniowaniu transmitowanym przez łańce zbóż stwierdzono w dolnych partiach, jego wartość obniżała się wraz ze wzrostem wysokości pomiaru.

Czynnikami różnicującym rozwój, pokrój i plonowanie roślin, w warunkach naturalnych i sztucznych był skład spektralny promieniowania. Rośliny zdobywają niezbędną informację o środowisku za pomocą fotoreceptorów reagujących m.in. na zmiany stosunku DC/C. Wysoki stosunek DC/C w promieniowaniu odbieranym przez roślinę jest wskaźnikiem istnienia konkurencji. Stwierdzono korelację wzrostu DC/C z bliskością roślin sąsiednich. Badania

wykazały, że czynnikiem ograniczającym plon, kształtującym pokrój i powodującym przyspieszenie rozwoju roślin była daleka czerwień, pochodząca z transmisji i odbicia od zielonych tkanek roślin sąsiadujących, pełniąca rolę informacyjną, umożliwiając dopasowanie ich egzystencji do rzeczywistej lub spodziewanej konkurencji.

Obserwowane różnice rozwoju, pokroju i plonowania zbóż wykazały, że w warunkach promieniowania o wysokim stosunku DC/C rośliny przystosowywały się do spodziewanych warunków konkurencyjnych, wykazując reakcje adaptacyjne do warunków zacienienia.

## SPECTRAL COMPOSITION OF RADIATION AS THE CONTROL FACTOR FOR HABITAT AND YIELD OF WHEAT

### Summary

The aim of the conducted experiment was to determine the effects of differential spectral composition of radiation on development, growth habit, and yield of cereal. An experiment was conducted under laboratory conditions with artificial sources of radiation and natural conditions (sunlight radiation). The laboratory experiment was carried out with spring wheat, while in the natural condition with winter wheat.

Under natural radiation, all the factors affecting plant competition were eliminated. The only distinct differentiating factor was the composition of the individual objects reflected spectral radiation, reaching the plant, which depend on the type of ground, from which followed the reflection of solar radiation. The main factor differentiating the composition of spectral radiation reflected was the amount of far red, which comes from reflections from the green grass tissues. Low mowed green grass was used as a guide for cereal presence of other plants nearby (competing). Under natural conditions of solar radiation, the spectral relationship in cereals has been studied depending on sowing density, species, variety, level of measurement. Under the strictly controlled conditions (laboratory), the reaction of cereals to different spectral composition of radiation was studied, especially in the far red and red.

In the carried out experiment, large variations in the cereals response to changing radiation conditions was observed. The volume ratio of FR/R had an impact on the growth and habit, yield components, and plant's physiological processes.

The development of spring wheat grown under conditions of irradiation with a high ratio FR/R, and winter wheat grown in natural radiation near the premises of the grass was grown much faster in comparison to plants grown under conditions of low-ratio FR/R and the plant away from the grass. The phase of development of plants grown in places with a black fallow, beyond which grass had grown, progress faster if the distance to the grass was closer. This affected the growth rate, the process of promulgate, heading and flowering.

The effects on the impact of spectral composition of radiation on the development and course of various phases of development were also determined by genetic traits of individual species and varieties of cereals.

The habit of the spring cereals grown in the growth chambers and the growth of cereals grown under natural irradiation conditions was dependent on the spectral composition of radiation. Plants of spring wheat grown under controlled conditions with increased participation of FR radiation produced much longer internodes compared to plants treated with a small amount of FR radiation. Winter wheat grown under natural conditions in the surrounding grass also produced longer internodes, and the plants grown in a facility with a black fallow, and the growth chambers with a lower ratio FR/R had the shortest internodes. The height of spring wheat grown in growth chambers and wheat, grown under conditions of high natural radiation ratio FR/R was higher compared to plants grown under conditions of low-radiation ratio FR/R.

Spring wheat grown under controlled conditions and winter wheat grown under natural conditions, receiving reflected radiation with a low ratio FR/R produced more shoots than plants grown under conditions with high radiation ratio FR/R.

The ratio increase of red and far red radiation in the chambers used in the growth and radiation reflected from the ground caused in plant, a decline in the number and weight of grains, grain weight relative to the weight of straw, straw and total weight of the plants and the increase in 1000 grain weight (only at plants of growing at growth chamber). There were no differences in the number of grains and 1000 grain weight of winter wheat grown in different places with different composition of the radiation reflected from the substrate. Not found the differences in individual shoots of plants growing under natural conditions of radiation and shoots of four internode of plants growing in growth chambers. While the observed increase of grain weight, 1000 grain weight, straw weight, and grain weight relative to the weight of straw in shoots of five internode plants growing at growth chamber.

The architecture of the plant canopy was shaped by light signals from the environment. Part of the environment is the solar radiation and its spectral composition differed among others in the far red and red - shaping the morphology of plants: plant height, internodes length, and amount of branches (promotion in monocotyledons). Depending on the radiation, spectral composition had occurred also with significant changes in the yield, the quantity of grain, straw and grain weight. Distance effects coming from far red reflections from the ground surface (grass) in natural radiation was about 30-50 cm. Wheat clearly responded to the FR coming from the reflection from the distant grass accelerated of development, the impact of FR in habit and yield of plants was less.

Various conditions of radiation had affected the physiological processes in the studied cereals. Wheat grown in a high radiation ratio FR/R were characterised with a lower net photosynthesis, lower stoma abundance and guidance of water, the lower content of chlorophyll in the leaves, the intracellular concentration of CO<sub>2</sub> and a lower water efficiency rate in comparison to plants grown in a low ratio of these bands of radiation.

The slowing of physiological processes and a reduction in certain parts of plants has been targeted at the expected competition, and the whole effort of the operation of the plant was aimed to survive the adverse conditions of radiation with minimal consumption of energy and water.

The radiation transmission in cereals was carried. In terms of long-term differences were greater than the short-wave part. Observed variations in solar radiation transmission depended on the variety and sowing density. The lowest transmission of radiation in all varieties of wheat was found at the highest sowing density. The highest ratio of FR/R in the radiation

transmission by the fields of grains found in the lower parts, and its value decreased with the increasing height of measurement.

A differentiating factor for the development, growth habit, and yield of plants under natural and artificial conditions was the spectral composition of radiation. Plants acquire the necessary information about the environment through photoreceptors reacting to changes of FR/R ratio. The high ratio of FR/R in radiation receiving by the plant was an indicator of the existence of competition. It was found that the correlation of FR/R increase with the proximity of neighbouring plants. Studies have shown that the yield-limiting factor, shaping the habit and causing the acceleration of plant development was a far red, which comes from the transmission and reflection from neighbouring green tissues of plants, acting on the role of information, allowing the matching of their existence to the actual or expected competition.

The observed differences in development, the size and yield of cereals, has shown that under conditions of high radiation ratio FR/R plants have adapted to the expected competitive conditions, demonstrating the adaptive response to shade conditions.

## WSKAZÓWKI DLA AUTORÓW

W serii wydawniczej IUNG „**Monografie i Rozprawy Naukowe**” publikowane są recenzowane prace o charakterze monografii i oryginalne rozprawy naukowe (prace habilitacyjne) z zakresu agronomii i kształtowania środowiska rolniczego.

Wydruk tekstu do recenzji czcionką 11 p., z odstępem 1,5-wierszowym.

### **Przygotowanie do druku:**

- tekst i tabele w programie Word, wersja 6.0 lub wyższa
- czcionka – Times New Roman
- układ pracy: spis treści, wstęp, metodyka, omówienie wyników i dyskusja, wnioski lub podsumowanie, literatura, streszczenie
- objaśnienia tabel, podpisy i opisy do rysunków oraz streszczenie pracy wraz ze słowami kluczowymi w językach polskim i angielskim

### **tekst**

- czcionka – 11 p. (spis pozycji literatury – 9 p.)
- wcięcie akapitowe – 0,5 cm

### **tabele**

- podział na wiersze i kolumny (z funkcji tworzenia tabel)
- szerokość dokładnie 13 cm (tabele w pionie) lub 19 cm (tabele w poziomie)
- czcionka 9 p., pojedyncze odstępy międzywierszowe
- umieszczone w oddzielnych plikach

### **rysunki**

- czarno-białe
- wykresy w programie Word lub Excel
- wymiary w zakresie 13 cm × 19 cm
- dołączony wydruk w odpowiednich wymiarach, bardzo dobrej jakości, na białym papierze lub na folii
- w podpisach czcionka 9 p.
- na dyskietce w oddzielnych plikach

### **jednostki miary**

- system SI
- jednostki zapisywać potęgowo (np. t × ha<sup>-1</sup>)

### **literatura**

- spis literatury w układzie alfabetycznym wg nazwisk autorów, w kolejności: nazwisko (pismo rozstrzelone), pierwsza litera imienia, tytuł pracy, miejsce publikacji: tytuł wydawnictwa (wg ogólnie przyjętych skrótów tytułów czasopism), rok, numer (pismo pogrubione), strony
- cytowanie w tekście – jako nazwisko autora (autorów) i rok wydania (w nawiasach okrągłych).

Pracę do recenzji należy składać w 2 egzemplarzach. Po recenzji oryginalny egzemplarz recenzowany i ostateczną wersję pracy, uwzględniającą uwagi recenzenta i redaktora, składać do Redakcji w 1 egzemplarzu i na dyskietce (lub przesłać e-mailem) na adres:

Dział Upowszechniania i Wydawnictw  
IUNG-PIB  
ul. Czartoryskich 8  
24-100 Puławy  
e-mail: kmikulska@iung.pulawy.pl

W serii wydawniczej IUNG „**Monografie i Rozprawy Naukowe**” ukazały się następujące pozycje:

1. Adam Harasim – *Kompleksowa ocena płodozmianów z różnym udziałem roślin zbożowych i okopowych*. Puławy, 2002.
2. Stanisław Wróbel – *Określenie potrzeb nawożenia buraka cukrowego mikroelementami*. Puławy, 2002.
3. Janusz Podleśny – *Studia nad oddziaływaniem światła laserowego na nasiona, wzrost i rozwój roślin oraz plonowanie łubinu białego (*Lupinus albus* L.)*. Puławy, 2002.
4. Czesław Józefaciuk, Anna Józefaciuk, Eugeniusz Nowocień, Rafał Wawer – *Przeciwerozyjne zagospodarowanie zlewni wyżynnej potoku Grodarz z uwzględnieniem ograniczania występowania powodzi*. Puławy, 2002.
5. Jerzy Księżak – *Dynamika gromadzenia składników pokarmowych w organach roślin tradycyjnych i samokończących odmian bobiku w okresie od kwitnienia do dojrzałości pełnej*. Puławy, 2002.
6. Franciszek Pistelok – *Analiza zależności pomiędzy zanieczyszczeniem ze źródeł komunalnych a jakością powierzchniowych wód płynących na obszarach silnie zurbanizowanych na przykładzie zlewni Górnej Wisły*. Puławy, 2002.
7. Ewa Stanisławska-Głubiak – *Analiza wybranych czynników determinujących efekty dolistnego nawożenia molibdenem w uprawie rzepaku ozimego*. Puławy, 2003.
8. Kazimierz Noworolnik – *Wpływ wybranych czynników agrotechnicznych na plonowanie jęczmienia jarego w różnych warunkach siedliska*. Puławy, 2003.
9. Teresa Doroszevska – *Krzyżowanie oddalone i transformacja genetyczna w uzyskiwaniu odporności tytoniu (*Nicotiana tabacum* L.) na wirusa Y ziemniaka (PVY)*. Puławy, 2004.
10. Eugeniusz K. Chylek – *Uwarunkowania procesu modernizacji rolnictwa i obszarów wiejskich w Polsce*. Puławy, 2004.
11. Zbigniew Samoń – *Studia nad metodami energooszczędnego suszenia chmielu*. Puławy, 2004.
12. Ryszard Weber – *Zmienność plonowania odmian pszenicy ozimej w zależności od przedplonu i sposobu uprawy roli*. Puławy, 2004.
13. Janusz Igras – *Zawartość składników mineralnych w wodach drenarskich z użytków rolnych w Polsce*. Puławy, 2004.
14. Mariusz Kucharski – *Odporność chwastów na herbicydy z grupy inhibitorów fotosyntezy PSII na polach uprawnych południowo-zachodniej Polski*. Puławy, 2005.
15. Maria J. Król – *Azospirillum – asocjacyjne bakterie wiążące wolny azot*. Puławy, 2006.
16. Jerzy Grabiński – *Studia nad potencjałem allelopatycznym żyta ozimego*. Puławy, 2006.
17. Krzysztof Domaradzki – *Efektywność regulacji zachwaszczenia zbóż w aspekcie ograniczenia dawek herbicydów oraz wybranych czynników agroekologicznych*. Puławy, 2006.

18. Anna Stochmal – *Flawonoidy lucerny siewnej (Medicago sativa L.) – budowa chemiczna, właściwości spektralne, zawartość w zależności od odmiany i terminu zbioru*. Puławy, 2007.
19. Tomasz Stuczyński – *Assessment and modelling of land use change in Europe in the context of soil protection*. Puławy, 2007.
20. Jolanta Korzeniowska – *Potrzeby nawożenia pszenicy cynkiem, miedzią i borem w warunkach glebowo-klimatycznych Polski*. Puławy, 2008.
21. Maria J. Król, Janusz Smagacz – *Rozkład resztek pozbiorowych w glebie*. Puławy, 2008.
22. Agnieszka Klimkowicz-Pawlas – *Oddziaływanie wielopierścieniowych węglowodorów aromatycznych na siedliskową funkcję gleby*. Puławy, 2009.
23. Janusz Czaban – *Fitogeniczne dodatki do paszy świń ze szczególnym uwzględnieniem ich roli jako zamienników antybiotykowych stymulatorów wzrostu*. Puławy, 2009.
24. Maria J. Król – *Bakterie endofityczne*. Puławy, 2009.
25. Ryszard Weber – *Przydatność uprawy konserwującej w rolnictwie zrównoważonym*. Puławy, 2010.
26. Józefa Harasim, Adam Harasim – *Produkcyjność mieszanek pastwiskowych z udziałem koniczyny białej (Trifolium repens L.) w różnych warunkach siedliskowych*. Puławy, 2010.
27. Maria J. Król – *Bakterie utleniające siarkę elementarną i redukujące siarczany*. Puławy, 2010.