

## WPLYW DEFICYTU WODY I INTERAKCJI MIĘDZYGATUNKOWYCH NA WYBRANE PARAMETRY FIZJOLOGICZNE ROŚLIN JĘCZMIENIA JAREGO I KONICZYNY CZERWONEJ

MAGDALENA JASTRZĘBSKA<sup>1</sup>, MARTA K. KOSTRZEWSKA, MARIA WANIC

*Katedra Agroekosystemów, Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie, Plac Łódzki 3,  
10-718 Olsztyn*

**Synopsis.** W eksperymencie wazonowym porównywano przewodność szparkową (*GS*) oraz intensywność procesów transpiracji (*E*) i fotosyntezy (*A*) zachodzących u roślin jęczmienia jarego i koniczyny czerwonej w warunkach wzajemnych oddziaływań międzygatunkowych (siew mieszany) oraz ich braku (siew czysty obydwu gatunków) na tle zróżnicowanego zaopatrzenia w wodę: (1) ilość zgodna z wymaganiami roślin oraz (2) obniżona o 50%. Procesy wymiany gazowej analizowano w 4. okresach wyznaczonych przez rytm rozwojowy jęczmienia jarego w siewie czystym w warunkach optymalnego uwilgotnienia gleby. Na podstawie ilorazu intensywności fotosyntezy i transpiracji wyliczono fotosyntetyczny współczynnik wykorzystania wody (*WUE*). Deficyt wody zmniejszał *GS*, *E* i *A* jęczmienia jarego i koniczyny czerwonej. Jęczmień jary niemal przez cały okres wegetacji efektywniej gospodarował wodą w warunkach jej deficytu, koniczyna czerwona zaś – tylko podczas kłoszenia zboża. Oddziaływanie koniczyny czerwonej na parametry wymiany gazowej jęczmienia do fazy strzelania w źdźbło miało pozytywny charakter, a podczas kłoszenia przyjmowało postać konkurencji. W warunkach deficytu wodnego korzystne działanie koniczyny na *A* jęczmienia ustąpiło już w fazie krzewienia. Koniczyna czerwona przez całą wegetację doświadczała konkurencji ze strony jęczmienia, reagując na nią obniżeniem *A*. W reakcji na deficyt wody, zwykle wyższe *WUE* jęczmień wykazywał w siewie czystym niż w uprawie z koniczyną, zaś równoczesne oddziaływanie koniczyny i deficytu wody słabiej wpływały na gospodarkę wodą jęczmienia. Parametry *GS*, *E*, *A* i *WUE* jęczmienia cechowała zmienność w sezonie wegetacyjnym.

**Słowa kluczowe:** wsiewka międzyplonowa, deficyt wody, konkurencja, ułatwianie, przewodność szparkowa, transpiracja, fotosynteza, fotosyntetyczny współczynnik wykorzystania wody

### WSTĘP

Wsiewki międzyplonowe są doceniane i wykorzystywane przede wszystkim w ekologicznym i integrowanym systemie gospodarowania rolniczego. Korzyści płynące z ich uprawy dokumentuje się w literaturze od dawna [Andrzejewska 1999, Gaudin i in. 2013, Lithourgidis i in. 2011]. Nie brak jednak i mniej optymistycznych doniesień, np. o redukcji wydajności zbóż pod ich wpływem [Sobkowicz i Lejman 2011, Thorsted i in. 2002, Wanic i in. 2013].

Jako wsiewki międzyplonowe najczęściej wysiewane są rośliny motylkowate i trawy. Koniczyna czerwona (*Trifolium pratense* L.) jest jedną z najbardziej popularnych roślin motylkowatych uprawianych w tej formie [Andrzejewska 1999, Gaudin i in. 2013]. Za potencjalnie najlepszą roślinę ochronną dla wsiewek uznaje się jęczmień jary [Kuraszkiewicz 2004].

<sup>1</sup> Adres do korespondencji – *Corresponding address*: magdalena.jastrzebska@uwm.edu.pl

Chęć rozpoznania mechanizmów oddziaływań między wsiewką a jej rośliną ochronną stała się w ostatnich latach implikacją do wznowienia i wzmożenia przedmiotowych badań, zarówno w warunkach naturalnych – polowych [Njad i in. 2013, Picard i in. 2010, Queen i in. 2009], jak i kontrolowanych – szklarniowych [Sobkowicz i Lejman 2011, Wanic i in. 2013].

W świetle dotychczasowych badań interakcje międzygatunkowe w zbiorowiskach roślinnych jawią się jako zjawisko niezwykle złożone. Literatura światowa definiuje, że mogą one przyjmować charakter konkurencji o zasoby środowiska, komplementarnego ich wykorzystywania lub nawet ułatwiania partnerowi ich wykorzystania [Hinsinger i in. 2011]. Konkurencja (ang. *competition*) jest na ogół opisywana poprzez negatywne skutki sąsiedztwa osobników innego gatunku, zwykle poprzez zmniejszenie dostępności zasobów [Keddy 2012]. Komplementarne wykorzystanie zasobów (ang. *complementarity*) polega na ich podziale pomiędzy osobniki koegzystujących gatunków. Gatunki mogą korzystać z nich w odmiennym czasie, z innej przestrzeni lub z różnych ich form [Fridley 2001]. Ułatwianie (ang. *facilitation*) ma miejsce wtedy, kiedy jeden gatunek poprawia wzrost lub zwiększa szanse na przeżycie drugiego [Callaway 1995]. Odbywa się to poprzez mechanizmy bezpośrednie, jak sprzyjające modyfikacje naświetlenia, temperatury, wilgotności gleby, zawartości nutrientów itd., oraz mechanizmy pośrednie, takie jak korzystne zmiany w układach mikoryzowych czy zespołach mikroorganizmów. Vandermeer [1989] definiuje ułatwianie (*facilitation*) jako proces, w którym dwie rośliny lub dwie populacje roślin oddziałują na siebie w taki sposób, że przynajmniej jedna z nich wywiera pozytywny wpływ na drugą.

Rodzaj i nasilenie oddziaływań mogą być odmienne w poszczególnych etapach rozwoju roślin, a efekty często są trudne do przewidzenia [Wanic i in. 2013, Zhang i in. 2008]. Są one silnie uwarunkowane osobniczymi i grupowymi cechami koegzystujących populacji, jak również modyfikowane przez abiotyczne i biotyczne czynniki środowiska [Concenço i in. 2012, Satorre i Snaydon 1992].

W warunkach klimatycznych Polski jednym z ważniejszych czynników ograniczających plon roślin uprawnych jest stres wodny [Starck i in. 1995]. Reakcje roślin na stres wodny zależą w dużej mierze od ich odporności na suszę, co jest cechą gatunkową, a nawet odmianową [Roohi i in. 2013], jak również od warunków środowiskowych [Galon i in. 2013]. Warunki opadowe w kraju systematycznie ograniczają plony koniczyny czerwonej [Ostrowski i Łabędzki 2011]. Jęczmień z kolei jest uznawany za zboże najmniej wrażliwe na niedobory wody [Rudnicki 1995].

Z wodą jest ściśle związanych wiele procesów życiowych roślin, stąd w przypadku jej niedoboru dochodzi do ich zaburzenia. Zwykle w warunkach niedoboru wody w podłożu występują zakłócenia w gospodarce wodnej roślin, a ich efektem są m.in. ograniczenie transpiracji i zamykanie aparatów szparkowych. To z kolei ogranicza pobieranie dwutlenku węgla i tym samym spowalnia proces fotosyntezy [Akinci i Lösel 2012]. Łagodny deficyt wody wywołuje w roślinach najczęściej zmiany biochemiczne, które umożliwiają przystosowanie do życia w zmienionych warunkach. Drastyczny niedobór wody w glebie może prowadzić do funkcjonalnych i strukturalnych zmian w aparacie fotosyntetycznym. W efekcie ogranicza to wzrost i tym samym produktywność roślin [Akinci i Lösel 2012, Lawlor i Tezara 2009].

Deficyt wody w glebie może zmienić siłę i kierunek interakcji między gatunkami rosnącymi w jednym siedlisku w porównaniu do oddziaływań zachodzących w warunkach korzystnego dla partnerów uwilgotnienia podłoża. Na powyższej przesłance oparto badania, których celem było porównanie przewodności szparkowej oraz intensywności procesów transpiracji i fotosyntezy zachodzących u roślin jęczmienia jarego i koniczyny czerwonej w warunkach wzajemnego sąsiedztwa oraz uprawy jednogatunkowej na tle zróżnicowanego zaopatrzenia w wodę. Testowano hipotezę alternatywną, że deficyt wody i oddziaływania międzygatunkowe zmieniają wskaźniki

wymiany gazowej i gospodarkę wodą roślin, wobec hipotezy zerowej o braku wpływu tych czynników na wspomniane parametry fizjologiczne.

## MATERIAŁ I METODY

Podstawę badań stanowił eksperyment wazonowy zrealizowany w laboratorium szklarniowym Wydziału Biologii i Biotechnologii Uniwersytetu Warmińsko-Mazurskiego w Olsztynie. Obejmował on 3 cykle doświadczalne o długości kolejno: 102, 97 i 98 dni. Przedmiotem oceny były: jęczmień jary (odmiana nagoziarnista Rastik) oraz koniczyna czerwona (Bona).

Czynniki doświadczenia stanowiły:

1. zaopatrzenie roślin w wodę: dawka zabezpieczająca ich wymagania (W) oraz obniżona w stosunku do niej o 50,0% (N);

2. rodzaj siewu roślin: jednogatunkowa uprawa każdego z gatunków (jęczmień w siewie czystym – JC, koniczyna w siewie czystym – KC) i w mieszance (jęczmień w siewie w mieszance z koniczyną – JM, koniczyna w siewie w mieszance z jęczmieniem – KM).

W każdym okresie wegetacyjnym ilość dostarczanej wody była różnicowana w zależności od etapu rozwojowego gatunków i stopnia uwilgotnienia gleby. W kolejnych cyklach objekty, którym dostarczano wyższe dawki otrzymały w sumie kolejno: 13400, 12300 i 10900 cm<sup>3</sup> wody na każdy wazon. Obiekty z obniżoną jej ilością – odpowiednio o połowę mniej.

Rośliny wysiano do wazonów Kick-Brauckmanna (średnica 22 cm, głębokość 25 cm), zapewniając następującą obsadę w jednym wazonie z siewem czystym: jęczmień – 18 roślin, koniczyna – 8 roślin. Mieszankę skomponowano według schematu addytywnego [Semere i Froud-Williams 2001]. Jego istota zasadza się na tym, że liczba osobników każdego z gatunków w mieszance jest taka sama jak w uprawie jednogatunkowej, a zatem łączna liczba roślin w wazonie jest sumą liczby osobników gatunków z zasiewów czystych (18 + 8). Taki schemat umożliwia śledzenie procesu konkurencji międzygatunkowej już od początku jej trwania, bez zakłóceń wynikających z wpływu konkurencji wewnątrzgatunkowej. Ziarniaki i nasiona rozlokowano w wazonach w glebie na głębokości 3 cm (jęczmień) i 1,5 cm (koniczyna) zachowując jednakową wzajemną odległość w układzie poziomym (za pomocą szablonów). Doświadczenie łącznie obejmowało 120 wazonów (dwa poziomy zaopatrzenia roślin w wodę x 3 rodzaje zasiewów – oddzielnie jęczmień i koniczyna oraz razem w mieszance x 5 faz rozwojowych x 4 powtórzenia).

Jako podłoże roślin zastosowano materiał pobrany z gleby brunatnej wylugowanej, wytworzonej z gliny ciężkiej (64,0% części splawialnych, 12,0% pyłu i 24,0% piasku). Cechowała się ona zawartością substancji organicznej od 1,84 do 2,52%, odczynem lekko kwaśnym (pH w 1 M KCl od 5,6 do 6,2), wysoką zasobnością w fosfor (9,24–11,61 mg·100 g<sup>-1</sup> gleby) i magnez (8,80–9,11 mg) oraz średnią w potas (12,87–14,53 mg). Podczas wypełniania wazonów podłożem wzbogacano jego zasobność w podstawowe biogeny w ilościach: P – 0,2 g na jeden wazon (fosforan monopotasowy), K – 0,45 g (siarczan potasu) jednakowo dla wszystkich wazonów oraz N – 0,5 g pod jęczmień, 0,3 g – pod mieszankę i 0,125 g pod koniczynę (w formie mocznika). Prawie przez cały czas trwania eksperymentu w laboratorium utrzymywana była temperatura powietrza w granicach 20–22°C. Aby zapewnić roślinom jęczmienia warunki do przejścia procesu jarowizacji, w pełni fazy rozwoju liści została ona obniżona do 6–8°C na okres 9 dni.

Procesy wymiany gazowej analizowano 4-krotnie, w okresach wyznaczonych przez rytm rozwojowy jęczmienia jarego rosnącego w warunkach siewu czystego i wyższego uwilgotnienia podłoża, tj. w fazach (skala BBCH): rozwoju liści (10–13), krzewienia (22–25), strzelania w źdźbło (33–37) i kłoszenia (52–55), osobno w każdym terminie.

W celu wykonania analiz posłużono się kompaktowym aparatem typu LCi (ADC BioScientific LCi Analyser Serial No. 32568) firmy Eijkelkamp, z wąską komorą. Pomiary przewodności szparkowej ( $GS$ ) oraz intensywności transpiracji ( $E$ ) i fotosyntezy ( $A$ ) wykonywano na najmłodszym w pełni rozwiniętym liściu jęczmienia oraz na największym uchwytnym listku koniczyny. Każdorazowo do badań wybierano po 3 pędy z każdego obiektu. Na każdym liściu wykonywano po 10 zapisów w odstępach co 5 sekund. W poszczególnych fazach pomiaru były wykonywane bezpośrednio w laboratorium szklarniowym, w słoneczne dni, w godzinach okołopołudniowych (11.00–13.00), w warunkach światła naturalnego (aktualne promieniowanie fotosyntetycznie aktywne – PAR) i stężenia  $CO_2$  w powietrzu zbliżonego do typowego dla powietrza atmosferycznego (buforowanie za pomocą plastikowego pojemnika o pojemności  $25\text{ dm}^3$ ).

W początkowym okresie wzrostu koniczyny, a w przypadku uprawy z jęczmieniem w warunkach deficytu wody – przez cały okres wegetacji, listki roślin były nieuchwytnie dla ramienia aparatu (zbyt mała wysokość roślin nad powierzchnią podłoża w wazonach), co uniemożliwiło pomiary.

Na podstawie ilorazu intensywności fotosyntezy i transpiracji wyliczono fotosyntetyczny współczynnik wykorzystania wody ( $WUE$ ).

Wyniki z doświadczenia opracowano statystycznie analizą wariancji dla układu całkowicie zrandomizowanego, a zróżnicowania międzyobiektywne oceniano wykorzystując test Duncana. Zakładano prawdopodobieństwo błędu  $p=0,05$ . W tabelach zaprezentowano wartości średnie dla trzech cykli doświadczalnych.

## WYNIKI BADAŃ

Deficyt wody (N) istotnie ograniczał przewodność szparkową ( $GS$ ) we wszystkich fazach jęczmienia, redukując ją o 50-75% w stosunku do obiektów z wyższą dawką wody (W), przy czym w liczbach bezwzględnych największy wymiar redukcja ta miała podczas krzewienia (tab. 1). Niezależnie od czynnika wodnego  $GS$  oznaczona w fazie rozwoju liści przyjmowała istotnie wyższe wartości u roślin jęczmienia uprawianego łącznie z koniczyną (JM). Ogólny wzrost  $GS$  w fazie krzewienia nie zmienił tej relacji, ale już spadek  $GS$  podczas strzelania w źdźbło zniwelował różnice statystyczne między obiektami. W fazie kłoszenia nastąpiła obniżka  $GS$  u roślin jęczmienia rosnącego w mieszance, co przełożyło się na zróżnicowanie międzyobiektywne, tym razem na rzecz zboża uprawianego samodzielnie (JC).

W fazach rozwoju liści i krzewienia zarówno w warunkach korzystnego uwilgotnienia, jak i deficytu wody sąsiedztwo koniczyny wpływało na zwiększenie  $GS$  u roślin jęczmienia. W fazie strzelania w źdźbło przy obydwu poziomach nawadniania wpływ oddziaływań międzygatunkowych był nieistotny. W fazie kłoszenia zboża, w warunkach optymalnego zaopatrzenia w wodę sąsiedztwo koniczyny okazało się dla jęczmienia czynnikiem stresowym (konkurencja) i skutkowało obniżeniem  $GS$  do poziomu warunkowanego deficytem wodnym. Nałożenie się stresu związanego z deficytem wody i wywołanego przez konkurencję przyniosło dalszą obniżkę  $GS$  w tej fazie rozwojowej.

Gorsze zaopatrzenie jęczmienia w wodę (N) wiązało się z ograniczeniem tempa transpiracji ( $E$ ) w trakcie całej wspólnej wegetacji (tab. 2). Podczas rozwoju liści i krzewienia na sąsiedztwo koniczyny jęczmień (JM) zareagował przyspieszeniem  $E$  w relacji do siewu czystego (JC). W fazie strzelania w źdźbło różnice te się zatarły. Z kolei podczas kłoszenia pod wpływem koniczyny  $E$  roślin jęczmienia uległo zmniejszeniu.

Tabela 1. Przewodność szparkowa (*GS*) jęczmienia jarego ( $\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )Table 1. Stomatal conductance (*GS*) of spring barley ( $\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Źródło zmienności (czynniki) Source of variation (experimental factor)	Wariant czynnika Treatment	Fazy rozwojowe jęczmienia jarego Growth stages of spring barley			
		rozwój liści leaf development	krzewienie tillering	strzelanie w źdźbło stem elongation	kłoszenie heading
Zaopatrzenie roślin w wodę – Water supply	W*	0,046 a	0,270 a	0,075 a	0,057 a
	N	0,012 b	0,098 b	0,037 b	0,018 b
Rodzaje siewu Sowing regime	JC	0,021 b	0,158 b	0,053 a	0,055 a
	JM	0,037 a	0,209 a	0,059 a	0,021 b
Współdziałanie czynników – Interaction of experimental factors	W-JC	0,036 b	0,246 b	0,069 a	0,088 a
	W-JM	0,057 a	0,294 a	0,080 a	0,026 b
	N-JC	0,007 d	0,071 d	0,036 b	0,022 b
	N-JM	0,016 c	0,125 c	0,038 b	0,015 c

W – zaopatrzenie roślin w wodę zgodne z wymaganiami (dawka wyższa) – optimal water supply for the analyzed species (higher dose), N – zaopatrzenie roślin w wodę zmniejszone o 50% (dawka niższa) – water supply reduced by 50% (lower dose); JC – uprawa jednogatunkowa jęczmienia – pure-sown barley, JM – uprawa jęczmienia w mieszanke z koniczyną – barley mixed-sown with clover

a, b, c, d – grupy jednorodnie: wartości w kolumnach oznaczone tą samą literą w ramach poszczególnych czynników lub ich współdziałania nie różnią się istotnie przy  $p = 0,05$  – homogeneous groups: in columns values denoted by the same letter within experimental factors and the interactions between factors are not significantly different at  $p = 0,05$ .

Tabela 2. Intensywność transpiracji (*E*) jęczmienia jarego ( $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )Table 2. Transpiration rate (*E*) of spring barley ( $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Źródło zmienności (czynniki) Source of variation (experimental factor)	Wariant czynnika Treatment	Fazy rozwojowe jęczmienia jarego Growth stages of spring barley			
		rozwój liści leaf development	krzewienie tillering	strzelanie w źdźbło stem elongation	kłoszenie heading
Zaopatrzenie roślin w wodę – Water supply	W*	1,91 a	2,42 a	1,29 a	1,15 a
	N	0,64 b	1,46 b	0,75 b	0,47 b
Rodzaje siewu Sowing regime	JC	1,05 b	1,72 b	1,00 a	1,13 a
	JM	1,51 a	2,15 a	1,05 a	0,49 b
Współdziałanie czynników – Interaction of experimental factors	W-JC	1,56 b	2,28 b	1,25 a	1,71 a
	W-JM	2,27 a	2,56 a	1,33 a	0,59 b
	N-JC	0,54 d	1,17 d	0,74 b	0,56 b
	N-JM	0,74 c	1,75 c	0,76 b	0,39 c

\* – objaśnienia jak w tabeli 1 – explanations as in Table 1

W fazie rozwoju liści i krzewienia rośliny przy obydwu poziomach zaopatrzenia w wodę oddziaływanie koniczyny stymulowało  $E$ , przy czym w fazie rozwoju liści ten wpływ był silniejszy w korzystniejszych warunkach wodnych, zaś w fazie krzewienia – w warunkach deficytu wody. W fazie strzelania w źdźbło nie stwierdzono wpływu koniczyny na intensywność transpiracji jęczmienia przy obu poziomach zaopatrzenia w wodę. Podczas kłoszenia zmniejszenie  $E$  wynikające z konkurencji koniczyny było porównywalne z efektem stresu wodnego jakiego podlegał jęczmień w siewie czystym. Dalszą obniżkę  $E$  wywołało wystąpienie deficytu wody i konkurencji jednocześnie (N-JM).

Deficyt wodny (N) zmniejszał tempo asymilacji  $\text{CO}_2$  ( $A$ ) jęczmienia względem optymalnych warunków wilgotnościowych (W) we wszystkich analizowanych fazach rozwojowych (tab. 3). W okresie rozwoju liści, krzewienia i strzelania w źdźbło rośliny jęczmienia rosnącego w mieszance z koniczyną (JM) wykazywały istotnie wyższe wartości  $A$  niż rośliny z siewu czystego (JC). W fazie kłoszenia stwierdzono zależność odwrotną.

Tabela 3. Intensywność fotosyntezy ( $A$ ) jęczmienia jarego ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )

Table 3. Photosynthetic rate ( $A$ ) of spring barley ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )

Źródło zmienności (czynniki) Source of variation (experimental factor)	Wariant czynnika Treatment	Fazy rozwojowe jęczmienia jarego Growth stages of spring barley			
		rozwój liści leaf development	krzewienie tillering	strzelanie w źdźbło stem elongation	kłoszenie heading
Zaopatrzenie roślin w wodę – Water supply	W*	2,81 a	6,85 a	4,11 a	1,61 a
	N	1,75 b	5,46 b	2,37 b	1,24 b
Rodzaje siewu Sowing regime	JC	2,07 b	5,48 b	3,06 b	1,80 a
	JM	2,50 a	6,83 a	3,42 a	1,05 b
Współdziałanie czynników – Interaction of experimental factors	W-JC	2,59 b	5,71 b	3,73 b	2,00 a
	W-JM	3,04 a	7,99 a	4,49 a	1,22 c
	N-JC	1,54 d	5,26 b	2,38 c	1,61 b
	N-JM	1,96 c	5,66 b	2,35 c	0,88 d

\* – objaśnienia jak w tabeli 1 – explanations as in Table 1

W fazie rozwoju liści współdziałanie czynników zadecydowało o rozdzieleniu obiektów badawczych do 4. grup jednorodnych. Podczas krzewienia  $A$  generalnie wzrosło na wszystkich obiektach. W tym czasie, w korzystnych warunkach wodnych sąsiedztwo koniczyny (W-JM) stymulowało  $A$  w porównaniu do braku wsiewki, natomiast w gorszych warunkach wilgotnościowych korzystny wpływ koniczyny nie został potwierdzony, tak samo zresztą jak i deficyt wody nie był istotny dla jęczmienia w siewie czystym. W fazie strzelania w źdźbło  $A$  u roślin jęczmienia uległo obniżeniu. Utrzymywał się korzystny wpływ koniczyny na  $A$  roślin jęczmienia rosnących w optymalnych warunkach wilgotnościowych. Deficyt wody odbił się zaś negatywnie na  $A$  roślin w siewie czystym (N-JC), a obecność koniczyny w tych warunkach

(N-JM) już tego parametru nie zmieniała. Podczas kłoszenia w korzystniejszych warunkach wodnych sąsiedztwo koniczyny okazało się stresem silniejszym niż deficyt wody, a jednoczesne wystąpienie deficytu i konkurencji ze strony wsiewki skutkowało dalszym spowolnieniem intensywności fotosyntezy (*A*). Statystyczne relacje między obiektami dla tej fazy można ująć w następujący sposób: W-JC > N-JC > W-JM > N-JM.

Czynnik wodny różnicował wartości fotosyntetycznego wskaźnika wykorzystania wody (*WUE*) roślin jęczmienia we wszystkich fazach z wyjątkiem strzelania w źdźbło, kiedy to nie miał znaczenia (tab. 4). W fazach rozwoju liści, krzewienia i kłoszenia rośliny jęczmienia odznaczające stres wodny wykazywały wyższe *WUE*.

Tabela 4. Fotosyntetyczny współczynnik wykorzystania wody (*WUE*) jęczmienia jarego ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$ )

Table 4. Water use efficiency (*WUE*) of spring barley ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$ )

Źródło zmienności (czynniki) Source of variation (experimental factor)	Wariant czynnika Treatment	Fazy rozwojowe jęczmienia jarego Growth stages of spring barley			
		rozwój liści leaf development	krzewienie tillering	strzelanie w źdźbło stem elongation	kłoszenie heading
Zaopatrzenie roślin w wodę – Water supply	W*	1,58 b	2,87 b	3,30 a	1,72 b
	N	3,22 a	3,99 a	3,15 a	2,49 a
Rodzaje siewu Sowing regime	JC	2,69 a	3,62 a	3,19 a	1,98 b
	JM	2,08 b	3,25 b	3,26 a	2,23 a
Współdziałanie czynników – Interaction of experimental factors	W-JC	1,74 c	2,61 d	3,17 a	1,19 c
	W-JM	1,41 c	3,13 c	3,42 a	2,25 b
	N-JC	3,68 a	4,62 a	3,22 a	2,77 a
	N-JM	2,76 b	3,37 b	3,09 a	2,20 b

\* – objaśnienia jak w tabeli 1 – explanations as in Table 1

Niezależnie od czynnika wodnego, w fazach rozwoju liści i krzewienia sąsiedztwo koniczyny przyczyniało się do obniżenia *WUE* u roślin jęczmienia. W fazie strzelania w źdźbło wpływ rodzaju siewu był nieistotny, a w fazie kłoszenia stres związany z obecnością wsiewki przyczyniał się do podwyższenia *WUE*.

Współdziałanie czynników w kształtowaniu *WUE* zaznaczyło się już w fazie rozwoju liści jęczmienia. W tej fazie, w warunkach optymalnego zaopatrzenia w wodę rodzaj siewu nie miał znaczenia. Deficyt wody istotnie podwyższał *WUE*, przy czym wskaźnik ten był wyższy u jęczmienia w siewie czystym niż w mieszanym. W fazie krzewienia *WUE* zwiększył się u wszystkich roślin jęczmienia w stosunku do poprzedniej fazy. W tym czasie w warunkach dobrego uwilgotnienia *WUE* jęczmienia rosnącego z koniczyną (W-JM) był wyższy niż zboża w siewie czystym (W-JC), podczas gdy w warunkach deficytu, przy generalnie wyższym *WUE*, stwierdzono zależność odwrotną, podobnie jak podczas rozwoju liści. W fazie strzelania w źdźbło nie stwierdzono współdziałania czynników. W fazie kłoszenia w siewie czystym rośliny cierpiące

z powodu deficytu wody wykazywały wyższy *WUE* niż rosnące w korzystnych warunkach wilgotnościowych, natomiast *WUE* roślin jęczmienia rosnącego z wsiewką (W-JM i N-JM) nie różniły się.

Deficyt wody (N) był przyczyną obniżenia przewodności szparkowej (*GS*) koniczyny uprawianej w siewie czystym w okresie wegetacji (tab. 5). Stres wodny uwidocznił się wyraźnie w fazie kłoszenia jęczmienia jarego. Sąsiedztwo roślin jęczmienia w wazonie w korzystnych warunkach wilgotnościowych sprzyjało podwyższeniu *GS* koniczyny w okresie krzewienia i strzelania w źdźbło zboża, natomiast powodowało obniżkę tego wskaźnika podczas kłoszenia. Wspomniana obniżka była jednak mniejsza niż ta powodowana deficytem wody.

Tabela 5. Przewodność szparkowa (*GS*) koniczyny czerwonej ( $\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Table 5. Stomatal conductance (*GS*) of red clover ( $\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Źródło zmienności Source of variation	Fazy rozwojowe jęczmienia jarego Growth stages of spring barley		
	krzewienie tillering	strzelanie w źdźbło stem elongation	kłoszenie heading
W-KC*	0,504 b	0,470 b	0,768 a
W-KM	1,256 a	0,984 a	0,083 b
N-KC	0,230 c	0,360 c	0,058 c

W – zaopatrzenie roślin w wodę zgodne z wymaganiami (dawka wyższa) – optimal water supply for the analyzed species (higher dose), N – zaopatrzenie roślin w wodę zmniejszone o 50% (dawka niższa) – water supply reduced by 50% (lower dose); KC – uprawa jednogatunkowa koniczyny – pure-sown clover, KM – uprawa koniczyny w mieszance z jęczmieniem – clover mixed-sown with barley; p.n. – pomiar nieuchwytny – not measured  
a, b, c – grupy jednorodne: wartości w kolumnach oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie przy  $p = 0,05$  – homogeneous groups: in columns values denoted by the same letters are not significantly different at  $p = 0,05$ .

Gorsze zaopatrzenie (N) w wodę nie miało wpływu na intensywność transpiracji (*E*) roślin koniczyny w zasiewie jednogatunkowym w czasie krzewienia jęczmienia, lecz obniżało ten parametr podczas intensywnego narastania biomasy zboża (strzelanie w źdźbło), a zwłaszcza w okresie jęgo kłoszenia (tab. 6). W korzystnych warunkach wodnych w czasie krzewienia

Tabela 6. Intensywność transpiracji (*E*) koniczyny czerwonej ( $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Table 6. Transpiration rate (*E*) of red clover ( $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Źródło zmienności Source of variation	Fazy rozwojowe jęczmienia jarego Growth stages of spring barley		
	krzewienie tillering	strzelanie w źdźbło stem elongation	kłoszenie heading
W-KC*	5,21 b	5,10 b	7,35 a
W-KM	7,71 a	5,70 a	2,08 b
N-KC	4,89 b	4,47 c	1,46 c

\* – objaśnienia jak w tabeli 5 – explanations as in Table 5



i strzelania w źdźbło zboża oddziaływanie ze strony jęczmienia przyczyniało się do podwyższenia  $E$  u roślin koniczyny, a podczas kłoszenia zboża mocno ten wskaźnik ograniczało.

W badanym okresie, w warunkach niedoboru wody (N) koniczyna rosnąca samodzielnie spowalniała intensywność fotosyntezy ( $A$ ) w porównaniu do bardziej obfitego zaopatrzenia w wodę (W; tab. 7). Stres wodny najsilniej zaznaczył się na tym procesie w fazie krzewienia jęczmienia. W tym czasie konkurencja ze strony jęczmienia miała słabszy negatywny wpływ na  $A$  roślin koniczyny niż deficyt wodny. Później (fazy strzelania w źdźbło i kłoszenia zboża) osłabienie  $A$  wskutek konkurencji i deficytu było zbliżone.

Tabela 7. Intensywność fotosyntezy ( $A$ ) koniczyny czerwonej ( $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )  
Table 7. Photosynthetic rate ( $A$ ) of red clover ( $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Źródło zmienności Source of variation	Fazy rozwojowe jęczmienia jarego Growth stages of spring barley		
	krzewienie tillering	strzelanie w źdźbło stem elongation	kłoszenie heading
W-KC*	7,27 a	7,41 a	8,37 a
W-KM	6,51 b	6,31 b	4,63 b
N-KC	3,67 c	6,59 ab	4,68 b

\* – objaśnienia jak w tabeli 5 – explanations as in Table 5

U koniczyny w siewie czystym, której dostarczano mniejszą dawkę wody (N) tylko podczas krzewienia jęczmienia notowano niższy współczynnik wykorzystania wody ( $WUE$ ) niż roślin podlewanych obficie (W; tab. 8). W dalszym czasie rozwoju wskaźnik ten w warunkach deficytu wody znacznie się poprawił, zwłaszcza w fazie kłoszenia zboża. W sąsiedztwie jęczmienia w korzystnych warunkach wodnych koniczyna gorzej gospodarowała wodą niż w siewie czystym przez cały badany okres wegetacji.

Tabela 8. Fotosyntetyczny współczynnik wykorzystania wody ( $WUE$ ) koniczyny czerwonej ( $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$ )  
Table 8. Water use efficiency ( $WUE$ ) of red clover ( $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol H}_2\text{O}^{-1}$ )

Źródło zmienności Source of variation	Fazy rozwojowe jęczmienia jarego Growth stages of spring barley		
	krzewienie tillering	strzelanie w źdźbło stem elongation	kłoszenie heading
W-KC*	1,41 a	1,46 a	2,28 b
W-KM	0,85 c	1,11 b	1,14 c
N-KC	1,16 b	1,49 a	3,34 a

\* – objaśnienia jak w tabeli 5 – explanations as in Table 5

## DYSKUSJA

Modyfikacja wymiany gazowej jest wcześniejszą reakcją na stres środowiskowy niż alokacja biomasy [Yin i in. 2009]. Wpływ deficytu wody na fizjologię roślin, w tym roślin uprawnych, jest dość dobrze udokumentowany, stosunkowo mało wiadomo jednak na temat jak procesy fizjologiczne są modyfikowane przez międzygatunkowe oddziaływania [Deen i in. 2003].

Deficyt wody obniża tempo fotosyntezy i transpiracji na drodze zmniejszenia przewodności szparkowej dla CO<sub>2</sub> i pary wodnej [Lawlor i Tezara 2009, Motzo i in. 2013]. Wyniki badań własnych w ogólnym ujęciu za cały okres wegetacji wpisują się w powyższą prawidłowość zarówno w odniesieniu do jęczmienia jarego, jak i koniczyny czerwonej. Przeciętnie względny spadek tempa fotosyntezy ( $A$ ) i przewodności szparkowej ( $GS$ ) był u jęczmienia i koniczyny porównywalny, zaś spadek tempa transpiracji ( $E$ ) silniejszy u jęczmienia. Z innych badań wynika, że reakcja parametrów wymiany gazowej na stres wodny może różnić się nie tylko na poziomie gatunkowym, ale także odmianowym [Olszewska i in. 2010, Roohi i in. 2013].

$WUE$  wyrażony stosunkiem  $A$  do  $E$  i zwany natychmiastowym (*instantaneous*) jest miernikiem ilości przyswojonego CO<sub>2</sub> w procesie fotosyntezy na jednostkę wytranspirowanej wody. Wskaźnik ten określa, czy w zmieniających się warunkach środowiskowych liść rośliny optymalizuje tempo pozyskiwania węgla względem strat wody [Swarthout i in. 2009]. Większość roślin wykazuje wzrost  $WUE$ , gdy dostępność wody w glebie zmniejsza się w warunkach suszy, ponieważ redukcja  $A$  jest mniejsza niż  $E$  przy danej redukcji  $GS$  [Earl 2002, Jones 1993]. W badaniach własnych zależność ta potwierdziła się u jęczmienia jarego, z wyjątkiem fazy strzelania w źdźbło, a u koniczyny – tylko podczas kłoszenia jęczmienia. W badaniach Wall'a i in. [2011]  $WUE$  jęczmienia jarego nie zmienił się w reakcji na deficyt wody, a Lucero i in. [2000] dowiedli, że wzrost deficytu wody nie zmienił  $WUE$  koniczyny białej. Według Farquhar'a i in. [1989] w czasie powoli narastającego stresu wodnego fotosynteza i transpiracja zmniejszają się w podobnym tempie. Swarthout i in. [2009] zaś dowodzą, że warunkach silnego stresu wodnego redukcja  $A$  staje się większa niż redukcja  $E$ , a zatem obniża się  $WUE$ . Takiego stresu mogła doświadczyć koniczyna czerwona w badaniach własnych w początkowym okresie wzrostu, kiedy jest szczególnie wrażliwa na niesprzyjające czynniki.

Współcześnie niektórzy autorzy podkreślają, że międzygatunkowa konkurencja i ułatwianie są dwoma aspektami oddziaływań tego samego rodzaju i mogą zachodzić jednocześnie [Geno i Geno 2001, Zhang i Li 2003].

Uprawie roślin motylkowatych ze zbożami przypisuje się dostarczanie korzyści produkcyjnych dzięki symbiotycznemu wiązaniu N<sub>2</sub> i udostępnianiu przyswajanych form tego pierwiastka zbożowym partnerom [Känkänen i in. 2003, Pappa i in. 2012]. Zjawisko to uznaje się za przykład interakcji międzygatunkowej o charakterze ułatwiania [Giller 1992]. Lee i in. [2003] dowodzą, że w siedliskach ubogich w azot obecność rośliny motylkowatej w zbiorowisku sprzyja zwiększeniu tempa fotosyntezy u roślin sąsiadujących (niezwiązanych symbiotycznie z bakteriami wiążącymi N<sub>2</sub>), dzięki wzrostowi zawartości N w tkankach. W badaniach własnych rośliny jęczmienia w mieszanke z koniczyną wykazywały wyższe  $GS$  i  $E$  do fazy krzewienia, a  $A$  także podczas strzelania w źdźbło niż rośliny rosnące bez motylkowatego partnera. W fazie kłoszenia obecność wsiewki obniżała wspomniane parametry fizjologiczne. Wskazuje to na zmianę charakteru oddziaływania: koniczyna zaczęła konkurować ze zbożem o zasoby, wchodząc w rolę chwastu [Mann i Barnes 1952]. Również w badaniach Podleśnego i Podleśnej [2012] jęczmień i łubin wąskolistny uprawiane w mieszanke wykazywały niższe wartości  $GS$ ,  $E$  i  $A$  niż w siewie czystym w fazach odpowiednio kwitnienia (BBCH 60) i zielonego strąka (BBCH 80).

Koniczyna w badaniach własnych cały czas doświadczała konkurencji ze strony jęczmienia. Obniżenie  $A$  pod wpływem tego oddziaływania uchwyciono w warunkach korzystnego zaopa-

trzenia w wodę, kiedy możliwe było zmierzenie tego parametru. Obniżkę  $A$  u wsiewki tłumaczy się zacienieniem przez zboże [Ofori i Stern 1987].

Z dostępnych doniesień naukowych wynika, że kiedy rośliny są poddane silnej konkurencji, fizjologiczne parametry wzrostu zwykle ulegają zmianie. Iqbal i Wright [1998] wykazali, że silniejsza konkurencja ze strony chwastów wywołana zwiększonym ich zagęszczeniem skutkowała obniżeniem tempa fotosyntezy netto u pszenicy jarej. Niu i in. [2006] donoszą, że międzygatunkowa konkurencja wywarła negatywny wpływ na  $A$  u trawy C3 (*Leymus chinensis*), natomiast nie miała wpływu na ten proces u trawy C4 (*Chloris virgata*). Wzrost konkurencji wewnątrzgatunkowej u *Atriplex prostrata* w badaniach Wang i in. [2005] wywołał obniżenie  $GS$ ,  $A$  i  $E$  tego gatunku. Jensen i in. [2011] twierdzą, że konkurencja ze strony krzewów redukowała transpirację sadzonek dębu. Aspiazú i in. [2010] donoszą, że maniok wykazywał wyższe  $A$ , gdy rósł w towarzystwie *Commelina benghalensis*, w porównaniu do sytuacji z zachwaszczeniem innymi gatunkami (*Bidens pilosa*, *Brachiaria plantaginea*) oraz uprawy czystej, między którymi to wariantami nie stwierdzono odnośnych różnic. W badaniach Galona i in. [2013] wraz z narastającą konkurencją (wzrastające zagęszczenie) ze strony *Brachiria brizantha* odnotowano spadek  $GS$  i  $A$  u jednej, a  $E$  u dwóch spośród trzech badanych odmian trzciny cukrowej, podczas gdy w pozostałych przypadkach parametry te były względnie stabilne. W badaniach Jastrzębskiej i in. [2015] wzajemna konkurencja między jęczmieniem jarym i życią wielokwiatową miała na ogół nieduży wpływ na  $GS$  i  $E$  partnerów, a także na  $A$  jęczmienia, natomiast sprzyjała wzrostowi  $A$  u życicy.

Zmiany fizjologicznych parametrów pod wpływem konkurencji tłumaczy się różnicami w korzystaniu z zasobów środowiska, zwłaszcza wody, która wpływa na dostępność  $CO_2$  w mezofilu liścia i jego temperaturę, a zatem na efektywność fotosyntezy. Konkurencja o wodę może również wpływać na absorpcję substancji odżywczych z gleby. Zwykle konkurencja o wodę wzmacnia konkurencję roślin o światło i nutrieny [Concenço i in. 2012]. Istotne jest, aby oddzielić zjawisko dostępności wody dla roślin od konkurencji roślin o wodę. Niedobór wody nie musi wiązać się z silniejszą o nią konkurencją [Casper i Jackson 1997]. Naukowcy dopiero zaczynają rozumieć, jak fizjologia rośliny powiązana jest z warunkami konkurencji [Concenço i in. 2012].

Dostępne piśmiennictwo wskazuje, że wiązanie symbiotyczne  $N_2$  przez rośliny motylkowe jest bardzo czułe na stres wodny lub suszę, ponieważ aktywność nitrogenazy zależy od obfitości dopływu asymilatów z floemu do brodawek, która spada w warunkach stresu wodnego [Marino i in. 2007, Serraj i in. 1999]. Stres wodny hamuje wszystkie aspekty wiązania  $N_2$ , w tym nodulację, rozwój brodawek i ich aktywność [Aranjuelo i in. 2007, Serraj i in. 1999]. Khan i in. [2014] donoszą, że obecność rośliny motylkowatej poprawiała produktywność sąsiadujących roślin nie uczestniczących w wiązaniu  $N_2$ , ale tylko w przeciętnych warunkach wilgotnościowych i intensywnych opadów. Takiego efektu ułatwienia nie zaobserwowano w warunkach suszy. Cytowani autorzy sugerują, że było to spowodowane raczej ograniczonym pobraniem azotu przez rośliny motylkowe, a nie redukcją intensywności wiązania  $N_2$ . W badaniach własnych, przy deficycie wody sąsiedztwo koniczyny nie zwiększało  $A$  roślin jęczmienia w fazach krzewienia i strzelania w źdźbło, jak miało to miejsce w korzystniejszych warunkach wilgotnościowych. W fazie kłoszenia ograniczenie  $A$  przez jęczmień w siewie z koniczną było intensywniejsze pod wpływem suszy. Wright i in. [2015] twierdzą, że jeśli chodzi o warunki wodne, to oddziaływania między sąsiadującymi roślinami mogą przeskakiwać od negatywnych (konkurencja) do pozytywnych (ułatwienie) zależnie od dziennych abiotycznych uwarunkowań.

Złożoność zagadnienia potwierdzają także inne badania. Iqbal i Wright [1998] w badaniach nad wpływem deficytu wody i konkurencji między pszenicą jarą i dwoma gatunkami chwastów (*Phalaris minor*, *Chenopodium album*) na fotosyntezę tych gatunków wykazali, że deficyt wody

znacząco ograniczył fotosyntezę netto wszystkich gatunków, ale większy spadek obserwowano u pszenicy i *P. minor* niż u *C. album*. Obniżka ta była głównie wywołana spadkiem przewodności szparkowej (*GS*). Po ponownym podlaniu, u pszenicy i *C. album* fotosynteza wracała do swojego tempa, inaczej niż u *P. minor*. W doświadczeniu z *C. album* wpływ międzygatunkowej konkurencji przejawiał się w podwyższeniu fotosyntezy netto pszenicy, a obniżeniu fotosyntezy chwastu. Było to obserwowane zarówno u roślin dobrze nawadnianych, jak i tych podlegających deficytowi wody. Tworkoski [2000] donosi, że drzewa *Prunus persica* rosnące bez konkurencji traw (*Lolium perenne*, *Festuca arundinacea*) były większe niż rosnące w warunkach konkurencji, zaś po zaprzestaniu nawadniania *GS* i *A* spadały szybciej i wcześniej właśnie u większych egzemplarzy. W badaniach Jastrzębskiej i in. [2015] w korzystniejszych warunkach uwilgotnienia oddziaływania ze strony jęczmienia ograniczały *GS* życicy, a stymulowały *A* roślin tego gatunku. Stres wodny oraz stres wodny połączony z wpływem konkurencji ze strony zboża miały dla życicy taki sam wymiar. Nałożenie się stresu wodnego i związanego z konkurencją trawy skutkowało pogorszeniem *A* jęczmienia, zwłaszcza w fazie krzewienia.

W badaniach własnych pod wpływem sąsiedztwa roślin koniczyny *WUE* jęczmienia obniżył się w początkowych fazach rozwoju, nie zależał od rodzaju siewu podczas strzelania w źdźbło, a uległ podwyższeniu w fazie kłoszenia. U roślin koniczyny konkurującej z jęczmieniem zaś *WUE* był przez cały badany okres niższy niż w jej siewie czystym. W badaniach Jastrzębskiej i in. [2015] z jęczmieniem i życią wielokwiatową, pod wpływem konkurenta *WUE* generalnie obniżył się u jęczmienia jarego, natomiast uległ podwyższeniu u życicy. Lucero i in. [2000] nie stwierdzili wpływu wzajemnych oddziaływań na *WUE* koniczyny białej i życicy trwałej. W doświadczeniu Galona i in. [2013] wraz ze wzrostem zagęszczenia *Brachiria brizantha* notowano redukcję *WUE* u jednej odmiany trzciny cukrowej, wobec braku reakcji tego parametru u dwóch pozostałych badanych odmian. Cytowani autorzy uważają to za wskaźnik, iż wspomniana odmiana w warunkach konkurencji z *B. brizantha* jest zdolna do podtrzymywania tempa fotosyntezy w warunkach gorszej dostępności wody, podczas gdy pozostałe odmiany prezentowały redukcję fotosyntezy kompatybilną do redukcji transpiracji. Wzrost deficytu wody w badaniach Lucero i in. [2000] nie zmienił również *WUE* koniczyny białej, ale spowodował jego wzrost u życicy trwałej.

W badaniach własnych, jęczmień zwykle wyższe *WUE* w reakcji na deficyt wody wykazywał w siewie czystym, zaś oddziaływanie koniczyny wraz z deficytem wody słabiej wpływały na gospodarkę wodą jęczmienia. Podobne wyniki dotyczące jęczmienia odnotowali Jastrzębska i in. [2015] w badaniach nad jego konkurencją z życią wielokwiatową. Życica zaś, w świetle cytowanych badań, w korzystniejszych warunkach wilgotnościowych oszczędniej gospodarowała wodą gdy rosła obok jęczmienia, niż w siewie czystym. Deficyt wody wywołał wzrost *WUE* u życicy niezależnie od rodzaju siewu.

Jęczmień jary w badaniach własnych wykazywał sezonową zmienność *GS*, *A* i *E*, od relatywnie niższych wartości tych parametrów podczas wschodów, podwyższając je w okresie krzewienia, a następnie stopniowo obniżając podczas strzelania w źdźbło i kłoszenia. Podobną, choć słabiej zarysowaną tendencję wykazywał *WUE* jęczmienia. W przypadku koniczyny trudno uchwycić wzorzec zmienności czasowej wymiany gazowej.

Sezonowe zróżnicowanie parametrów fizjologicznych jęczmienia prezentowali także Jastrzębska i in. [2015], Thameur i in. [2012], Wall i in. [2011]. Zróżnicowanie to modyfikowane jest przez czynniki środowiskowe, w tym dostępność wody [Jastrzębska i in. 2015, Thameur i in. 2012, Wall i in. 2011] i oddziaływania międzygatunkowe [Jastrzębska i in. 2015, Niu i in. 2006], podobnie jak w badaniach własnych. W badaniach Jastrzębskiej i in. [2015] jednak *WUE* jęczmienia i życicy wykazywał tendencję spadkową od wschodów do kłoszenia jęczmienia, ale po osiągnięciu dojrzałości przez jęczmień wskaźnik ten wzrastał u życicy rosnącej

razem z nim, zwłaszcza w warunkach deficytu wody. Także u owsa w badaniach Piotrowskiej i in. [2003] *WUE* wykazywał wyraźny spadek w trakcie ontogenezy, niezależnie od odmiany i nawożenia azotem.

## WNIOSKI

1. Deficyt wody na ogół zmniejszał przewodność szparkową, tempo transpiracji i fotosyntezy jęczmienia jarego i koniczyny czerwonej.
2. Jęczmień jary niemal przez cały okres wegetacji efektywniej gospodarował wodą w warunkach jej deficytu, koniczyna czerwona zaś – tylko podczas kłoszenia zboża.
3. Oddziaływanie koniczyny czerwonej na parametry wymiany gazowej jęczmienia do fazy strzelania w źdźbło miało charakter ułatwiania, a podczas jego kłoszenia – przekształciło się w konkurencję.
4. W warunkach deficytu wodnego korzystne działanie koniczyny na intensywność fotosyntezy jęczmienia ustąpiło już w fazie krzewienia.
5. Koniczyna czerwona przez całą wegetację doświadczała konkurencji ze strony jęczmienia, reagując na nią obniżeniem tempa fotosyntezy.
6. W reakcji na deficyt wody zwykle wyższy współczynnik wykorzystania wody jęczmień wykazywał w siewie czystym niż w uprawie z koniczyną, zaś równoczesne oddziaływanie koniczyny i deficytu wody słabiej wpływały na gospodarkę wodą jęczmienia.
7. Przewodność szparkową, tempo transpiracji i fotosyntezy oraz współczynnik wykorzystania wody jęczmienia cechowała zmienność w sezonie wegetacyjnym, z podwyższeniem ich wartości w okresie krzewienia zboża.

## PIŚMIENNICTWO

- Akinci Ş., Lösel D.M. 2012. Plant water-stress response mechanisms. In: Water Stress. Rahman I.Md.M. (ed.). InTech (www.intechopen.com/books).
- Andrzejewska J. 1999. Międzyplony w zmianowaniach zbożowych. *Post. Nauk Rol.* 1: 19–32.
- Aranjuelo I., Irigoyen J.J., Sanchez-Diaz M. 2007. Effect of elevated temperature and water availability on CO<sub>2</sub> exchange and nitrogen fixation of nodulated alfalfa plants. *Environ. Exp. Bot.* 59: 99–108.
- Aspiazú I., Sedyama T., Ribeiro Jr. J.I., Silva A.A., Concenco G., Ferreira E.A., Galon L., Silva A.F., Borges E.T., Araujo W.F. 2010. Photosynthetic activity of cassava plants under weed competition. *Planta Daninha, Viçosa-MG, Número Especial.* 28: 963–968.
- Callaway R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Bot. Rev.* 61: 306–349.
- Casper B.B., Jackson R.B. 1997. Plant competition underground. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28: 545–570.
- Concenco G., Aspiazú I., Ferreira E.A., Galon L., da Silva A.F. 2012. Physiology of crops and weeds under biotic and abiotic stresses. In: Applied Photosynthesis. Najafpour M. (ed.). InTech (www.intechopen.com/books).
- Deen B., Cousens R., Warringa J., Bastiaans L., Carberry P., Rebel K., Riha S., Murphy C., Benjamin L.R., Cloughley C., Cussans J., Forcella F., Hunt T., Jamieson P., Lindquist J., Wang E. 2003. An evaluation of four crop: weed competition models using a common data set. *Weed Res.* 43: 116–129.
- Earl H.J. 2002. Stomatal and non-stomatal restrictions to carbon assimilation in soy bean (*Glycine max*) lines differing in water-use efficiency. *Environ. Exp. Bot.* 48: 237–246.
- Farquhar G.D., Wong S.C., Evans J.R., Hubick K.T. 1989. Photosynthesis and gas exchange. In: Plants under stress. Biochemistry, physiology and ecology and their application to plant improvement. Jones H.G., Flowers T.J., Jones M.B. (eds). Cambridge University Press, Cambridge: 47–69.
- Fridley J.D. 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos* 93: 514–526.

- Galon L., Concenço G., Ferreira E.A., Aspiázú I., da Silva A.F., Giacobbo C.L., Andres A. 2013. Influence of biotic and abiotic stress factors on physiological traits of sugarcane varieties. In: Photosynthesis. Dubinsky Z. (Ed.), InTech, (www.intechopen.com/books).
- Gaudin A.C.M., Westra S., Loucks C.E.S., Janovicek K., Martin R.C., Deen W. 2013. Improving resilience of northern field crop systems using inter-seeded red clover: a review. *Agronomy* 3: 148–180.
- Geno L., Geno B. 2001. Polyculture production – principles, benefits and risks of multiple cropping land management systems for Australia. Kingston ACT, Australia: Rural Industries Research and Development, pp. 105.
- Giller K.E. 1992. Measuring inputs from nitrogen fixation in multiple cropping systems. In: Biological nitrogen fixation and sustainability of tropical agriculture. Mulongoy K., Gueye M., Spencer D.S.C. (eds). Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd.: 297–308.
- Hinsinger P., Betencourt E., Bernard L., Brauman A., Plassard C., Shen J., Tang X., Zhang F. 2011. P for two, sharing a scarce resource: soil phosphorus acquisition in the rhizosphere of intercropped species. *Plant Physiol.* 156: 1078–1086.
- Iqbal J., Wright D. 1998. Effects of water deficit and competition on net photosynthesis of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) and two annual weeds (*Phalaris minor* Retz. and *Chenopodium album* L.). *Cereal Res. Comm.* 26(1): 81–88.
- Jastrzębska M., Kostrzevska M.K., Wanic M., Treder K. 2015. The effect of water deficit and interspecific competition on selected physiological parameters of spring barley and Italian ryegrass. *Bulg. J. Agric. Sci.* 21(1): 84–94.
- Jensen A.M., Löfä M., Gardiner E.S. 2011. Effects of above- and below-ground competition from shrubs on photosynthesis, transpiration and growth in *Quercus robur* L. seedlings. *Environ. Exp. Bot.* 71: 367–375.
- Jones H.G. 1993. Drought tolerance and water-use efficiency. In: Water Deficits: Plant Responses from Cell to Community. Smith J.A.C., Griffiths H. (Eds.). Bios Scientific, Oxford, UK: 193–204.
- Känkänen H., Eriksson E., Rökköläinen M., Vuorinen M. 2003. Soil nitrate N as influenced by annually undersown cover crops in spring cereals. *Agric. Food Sci. Finland* 12: 165–176.
- Keddy P.A. 2012. Competition in plant communities. In: Oxford Bibliographies Online: Ecology [Internet], Gibson D. (Ed.). New York, USA: Oxford University Press. (www.drpaulkeddy.com)
- Khan M.A.S., Grant K., Beierkuhnlein C., Kreyling J., Jentsch A. 2014. Climatic extremes lead to species-specific legume facilitation in an experimental temperate grassland. *Plant Soil* 379: 161–175.
- Kuraszkiewicz R. 2004. Następczy wpływ wsiewek międzyplonowych na plonowanie jęczmienia jarego na glebie lekkiej. *Ann. UMCS, Sec. E Agricultura* 59(4): 1815–1821.
- Lawlor D.W., Tezara W. 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Ann Bot.* 103: 561–79.
- Lee T.D., Reich P.B., Tjoelker M.G. 2003. Legume presence increases photosynthesis and N concentrations of co-occurring non-fixers but does not modulate their responsiveness to carbon dioxide enrichment. *Oecologia* 137: 22–31.
- Lithourgidis A.S., Dordas C.A., Damalas C.A., Vlachostergios D.N. 2011. Annual intercrops: An alternative pathway for sustainable agriculture. *Aust. J. Crop Sci.* 5: 396–410.
- Lucero D.W., Grieu P., Guckert A. 2000. Water deficit and plant competition effects on growth and water-use efficiency of white clover (*Trifolium repens*, L.) and ryegrass (*Lolium perenne*, L.). *Plant Soil* 227: 1–15.
- Mann H.H., Barnes T.W. 1952. The competition between barley and certain weeds under controlled conditions. V. Competition with clover considered as a weed. *Ann. Appl. Biol.* 39:111–119.
- Marino D., Frendo P., Ladrera R., Zabalza A., Puppo A., Arrese-Igor C., Gonzalez E.M. 2007. Nitrogen fixation control under drought stress. Localized or systemic? *Plant Physiol.* 143: 1968–1974.
- Motzo R., Pruneddu G., Giunta F. 2013. The role of stomatal conductance for water and radiation use efficiency of durum wheat and triticale in a Mediterranean environment. *Europ. J. Agron.* 44: 87–97.
- Niu S., Zhang Y., Yuan Z., Liu W., Huang J., Wan S. 2006. Effects of interspecific competition and nitrogen seasonality on the photosynthetic characteristics of C3 and C4 grasses. *Environ. Exp. Bot.* 57: 270–277.
- Njad A.K., Mohammadi S., Khaliliaqdam N., Yousef M.P., Nejad N.J. 2013. Barley-clover intercropping: advantages and competition indices. *Adv. Crop Sci.* 3: 497–505.

- Ofori F., Stern W.R. 1987. Cereal-legume intercropping systems. *Adv. Agron.* 41: 41–90.
- Olszewska M., Grzegorzczak S., Olszewski J., Bałuch-Małecka A. 2010. Porównanie reakcji wybranych gatunków traw na stress wodny. *Łąkarstwo w Polsce/Grassl. Sci. Poland* 13: 127–136.
- Ostrowski J., Łabędzki Ł. 2011. Przestrzenny rozkład potencjalnych niedoborów wodnych koniczyny i lucerny na tle struktury pokrywy glebowej gruntów ornych w Polsce. *Woda Środ. Obszary Wiejskie* 11: 161–172.
- Pappa V.A., Rees R.M., Walker R.L., Baddeley J.A., Watson C.A. 2012. Legumes intercropped with spring barley contribute to increased biomass production and carry-over effects. *J. Agric. Sci.* 150: 584–594.
- Picard D., Ghiloufi M., Saulas P., de Tourdonnet S. 2010. Does undersowing winter wheat with a cover crop increase competition for resources and is it compatible with high yield? *Field Crop Res.* 115: 9–18.
- Piotrowska W., Pietkiewicz S., Wysztyński Z., Łoboda T., Gozdowski D., Kotlarska-Jaros E., Stankowski S. 2003. Wymiana gazowa owsa w zależności od poziomu nawożenia azotem. *Biul. IHAR* 229: 131–137.
- Podleśny J., Podleśna A. 2012. The effect of high temperature during flowering on growth, development and yielding of blue lupine–barley mixture. *J. Food Agric. Environ.* 10: 500–504.
- Queen A., Earl H., Deen W. 2009. Light and moisture competition effects on biomass of red clover underseeded to winter wheat. *Agron. J.* 101: 1511–1521.
- Roohi E., Tahmasebi-Sarvestani Z., Modarres-Sanavy S.A.M., Siosemardeh A. 2013. Comparative study on the effect of soil water stress on photosynthetic function of triticale, bread wheat, and barley. *J. Agric. Sci. Technol.* 15: 215–228.
- Rudnicki F. 1995. Porównanie reakcji jęczmienia jarego i owsa na warunki opadowo-termiczne. *Fragm. Agron.* 12(3): 21–32.
- Satorre E.H., Snaydon R.W. 1992. A comparison of root and shoot competition between spring cereals and *Avena fatua*. *Weed Res.* 32: 45–55.
- Semere T., Froud - Williams R.J. 2001. The effect of pea cultivar and water stress on root and shoot competition between vegetative plants of maize and pea. *J. Appl. Ecol.* 38: 137–145.
- Serraj R., Sinclair T.R., Purcell L.C. 1999. Symbiotic N<sub>2</sub> fixation response to drought. *J. Exp. Bot.* 50: 143–155.
- Sobkowicz P., Lejman A. 2011. Reakcja jęczmienia jarego oraz wsiewek koniczyny perskiej i seradeli na nawożenie azotem. *Fragm. Agron.* 28(1): 50–61.
- Starck Z., Chołuj D., Niemyska B. 1995. Fizjologiczne reakcje roślin na niekorzystne czynniki środowiska. *Wyd. SGGW, Warszawa*: ss. 116.
- Swarthout D., Harper E., Judd S., Gonthier D., Shyne R., Stowe T., Bultman T. 2009. Measures of leaf-level water-use efficiency in drought stressed endophyte infected and non-infected tall fescue grasses. *Environ. Exp. Bot.* 66: 88–93.
- Thameur A., Lachiheb B., Ferchichi A. 2012. Drought effect on growth, gas exchange and yield, in two strains of local barley Ardhauoui, under water deficit conditions in southern Tunisia. *J. Environ. Manag.* 113: 495–500.
- Thorsted M.D., Olesen J.E., Koefoed N. 2002. Effects of white clover cultivars on biomass and yield in oat/clover intercrops. *J. Agric. Sci.* 138: 261–267.
- Tworowski T. 2000. Response of potted peach trees to pruning and grass competition. *HortScience* 35(7): 1209–1212.
- Vandermeer J. 1989. The ecology of intercropping. Cambridge University Press, Cambridge: pp. 241.
- Wall G.W., Garcia R.L., Wechsung F., Kimball B.A. 2011. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and drought effects on leaf gas exchange properties of barley. *Agric. Ecosyst. Environ.* 144: 390–404.
- Wang L-W., Showalter A.M., Ungar I.A. 2005. Effects of intraspecific competition on growth and photosynthesis of *Atriplex prostrata*. *Aquat. Bot.* 83: 187–192.
- Wanic M., Kostrzewska M.K., Jastrzębska M., Treder K. 2013. Influence of competitive interactions between spring barley (*Hordeum vulgare* L.) and Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* LAM.) on accumulation of biomass and growth rate of plants depending on water doses. *Pol. J. Natural Sci.* 28(1): 17–30.
- Wright A., Schnitzer S.A., Reich P.B. 2015. Daily environmental conditions determine the competition–facilitation balance for plant water status. *J. Ecol.* 103: 648–656.

- Yin C., Pang X., Chen K. 2009. The effects of water, nutrient availability and their interaction on the growth, morphology and physiology of two poplar species. *Environ. Exp. Bot.* 67: 196–203.
- Zhang F., Li L. 2003. Using competitive and facilitative interactions in intercropping systems enhances crop productivity and nutrient-use efficiency. *Plant Soil* 248: 305–312.
- Zhang J., Cheng G., Yu F., Kräuchi N., Li M.H. 2008. Intensity and importance of competition for a grass (*Festuca rubra*) and a legume (*Trifolium pratense*) vary with environmental changes. *J. Integr. Plant Biol.* 50: 1570–1579.

M. JASTRZĘBSKA, M.K. KOSTRZEWSKA, M. WANIC

### THE EFFECT OF WATER DEFICIT AND INTERSPECIFIC INTERACTIONS ON SELECTED PHYSIOLOGICAL PARAMETERS OF SPRING BARLEY AND RED CLOVER

#### Summary

Stomatal conductance ( $GS$ ), transpiration rate ( $E$ ) and photosynthetic rate ( $A$ ) of spring barley and red clover plants subjected and not subjected to interspecific interactions at different water supply levels were compared in a pot experiment. The experimental factors were: water supply – optimal for the analyzed species and reduced by 50%, sowing regime – single species sowing (pure-sown barley, pure-sown clover) and mixed species sowing (barley mixed-sown with clover, clover mixed-sown with barley). Gas exchange was analyzed during four BBCH growth stages for pure-sown barley under optimal soil moisture conditions: leaf development (10–13), tillering (22–25), stem elongation (33–37) and heading (52–22). The photosynthesis/transpiration ratio was used to determine water use efficiency ( $WUE$ ) in plants. Water deficit generally decreased  $GS$ ,  $E$  and  $A$  of spring barley and red clover. In water-deficient treatments, barley was characterized by higher water use efficiency throughout the growing period, and clover – only during the heading stage of barley. The impact of clover on  $GS$ ,  $E$  and  $A$  of barley before the stem elongation stage were of a facilitation character, and during the heading stage the interaction evolved into a competition. Under water deficit, the beneficial effect of clover on  $A$  of barley ceased in the stage of tillering. Throughout the entire growing period the  $A$  values of clover plants was reduced by the competition from barley. As a reaction to water deficit, pure-sown barley plants showed higher  $WUE$  than plants barley mixed-sown with clover, while the effect of water deficit combined with interspecific interaction on  $WUE$  of barley was poorer. Spring barley was characterized by seasonal variations in  $GS$ ,  $A$ ,  $E$  and  $WUE$ . The above parameters were generally lower during leaf development, they increased during tillering and decreased at the stem elongation and heading stages.

**Key words:** undersowing, water deficit, competition, facilitation, stomatal conductance, transpiration, photosynthesis, water use efficiency

Zaakceptowano do druku – *Accepted for print*: 14.09.2016

Do cytowania – *For citation*

Jastrzębska M., Kostrzevska M.K., Wanic M. 2016. Wpływ deficytu wody i interakcji międzygatunkowych na wybrane parametry fizjologiczne roślin jęczmienia jarego i koniczyny czerwonej. *Fragm. Agron.* 33(4): 44–59.