

Doskonalenie odmian grochu siewnego (*Pisum sativum* L.) w kierunku efektywniejszego wykorzystania słonecznej energii promienistej*

Andrzej G. Górny, Wojciech K. Święcicki
Instytut Genetyki Roślin Polskiej Akademii Nauk
Strzeszyńska 34, 60-479 Poznań
e-mail: agor@igr.poznan.pl i wswi@igr.poznan.pl

Słowa kluczowe: groch, architektura łanu, morfologia liści, wyleganie, fotosynteza, promieniowanie fotosyntetycznie czynne

Wstęp

Groch siewny (*Pisum sativum* L.) jest jednym ze starszych gatunków uprawnych. Uprawia się go dla celów konsumpcyjnych, paszowych, a także jako nawóz zielony. Podobnie jak inne motylkowate grubonasienne, groch jest bardzo dobrym przedplonem, którego strukturotwórcze i fitosanitarne walory są niezwykle cenne dla dzisiejszych plodozmianów często zdominowanych przez zboża [31]. Ostatnio notowane, rosnące zainteresowanie uprawą grochu i innych strączkowych w państwach Unii Europejskiej ma wiele uzasadnień. Liczne, a oczywiste zalety grochu są dzisiaj doceniane zwłaszcza przez tych producentów z Europy i innych regionów geograficznych, którzy poszukują alternatywnych źródeł białka i preferują tradycyjne, zrównoważone systemy uprawy [23, 48, 69]. Jest to równocześnie nowe wyzwanie dla krajowych instytucji genetyczno-hodowlanych dążących do dalszego doskonalenia gatunku i eliminacji jego niepożądanych cech.

Groch siewny ma duży potencjał plonowania, przekraczający 8 ton nasion z hektara. Jednak tak wysoki plon osiągany jest bardzo rzadko, bowiem charakterystyczną cechą grochu jest jego silna reakcja na gorsze warunki siedliska i brak wierności

* Niniejsze opracowanie wykonano w ramach projektu nr. 78/2011 finansowanego przez Ministerstwo Rolnictwa i Rozwoju Wsi, Warszawa.

plonowania [1, 11, 14, 15]. Jest to gatunek o stosunkowo dużych wymaganiach, który udaje się głównie na lepszych kompleksach glebowych. Dotyczy to zwłaszcza jego ogólnoużytkowych (jadalnych) odmian. Tymczasem warunki glebowo-klimatyczne panujące w Polsce nie sprzyjają wysokiemu i wiernemu plonowaniu grochu [14, 19, 27]. Plony nasion rzadko przekraczają przeciętne $1,5\text{--}2\text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ i są zwykle 4-krotnie niższe od potencjalnych możliwości plonowania gatunku. Okresowe susze w krytycznych fazach wzrostu, zbyt niskie pH gleby oraz zaburzenia w dostępności składników pokarmowych są, obok chorób i szkodników, głównymi czynnikami redukującymi jakość i wysokość pozyskiwanego plonu. Podobny wpływ mają czynniki antropogenne (błędy uprawowe i pielęgnacyjne), a także czynniki potęgujące podatność grochu na wyleganie: przede wszystkim silne wiatry oraz niekorzystny rozkład temperatur i opadów atmosferycznych w generatywnej fazie wzrostu.

Ta niejako naturalna skłonność grochu do wylegania jest jedną z głównych jego wad. Łany większości odmian grochu progresywnie wylegają wraz z wiekiem roślin i w końcowej fazie wegetacji praktycznie wszystkie zasiewy, niezależnie od typu odmiany i struktury łanu, są w większym lub mniejszym stopniu polegnięte. Jest to przyczyną znaczących strat w plonie nasion, które w skrajnych przypadkach mogą przekraczać 50–75%. Spada także jakość zbieranych nasion. Dlatego poprawa architektury i stabilności łanu grochu, obok ilościowego i jakościowego ulepszania plonu, zwiększenia efektywności procesu wiązania N_2 oraz odporności na stresy biotyczne i abiotyczne, jest dzisiaj kluczowym, choć niezwykle trudnym do osiągnięcia, celem hodowców grochu z wielu krajów [4, 15, 23, 30, 50]. Kompleksowość tych zagadnień sprawia, że nie są to łatwe zadania. Ponadto groch jest dzisiaj rzadko głównym obiektem zainteresowań badaczy, co powoduje, że nasza wiedza o genetycznych i morfologiczno-fizjologicznych aspektach wzrostu, rozwoju i plonowania grochu jest nadal niepełna, a tylko nieliczne doniesienia informują o podłożu genetycznym odporności grochu na wyleganie [10, 53, 70, 79].

Dotychczasowe sukcesy hodowlane w ulepszaniu stabilności roślin grochu opierały się na selekcji materiałów pod względem dość prosto dziedziczących się cech. Szczególnie znaczące dla tego postępu było wykorzystanie w hodowli recesywnego genu *af* (*afila*) z chromosomu 1 determinującego wąsate, czepne liście. Gen ten, wykorzystywany w hodowli w kompozycji z genami skracającymi łodygę, istotnie zwiększył sztywność łanów zwłaszcza odmian grochu ogólnoużytkowego (jadalnego) uprawianego na suche nasiona [3, 68, 78]. W konsekwencji, obecnie ponad 80% tych odmian grochu uprawianych w Unii Europejskiej stanowią grochy *afila*. Stabilność łanów grochów pastewnych jest dużo gorsza, bowiem w tej grupie nadal dominują dość wysokie, bujniejsze, ale silniej wylegające, tradycyjne odmiany o liściach parzystopierzastych.

Wspomniane modyfikacje genetyczne roślin grochu zmieniły architekturę łanów i znacząco poprawiły ich sztywność. Jednak nie wyeliminowały wylegania całkowicie, co wskazuje, że nie wszystkie możliwości poprawy architektury i stabilności

roślin grochu zostały dotychczas w pełni wykorzystane. Dostępne, choć ciągle nieliczne, dane sugerują, że takie możliwości kryją się w słabo rozpoznanych, a prawdopodobnie dużo bardziej genetycznie złożonych, fizjologicznych i anatomicznych (mechanicznych) właściwościach roślin grochu. Efekty dotychczasowych modyfikacji są zapewne konsekwencją radykalnych zmian zarówno w funkcjonowaniu liści, roślin i łanów grochu o tak zmienionej architekturze, jak i w sposobie wykorzystania naturalnych zasobów środowiska, a szczególnie światła. Celem tego opracowania jest, zwięzła z konieczności, analiza postępu w badaniach identyfikujących te zmiany oraz ocena możliwości wykorzystania komponentów efektywności wykorzystania słonecznej energii promienistej w dalszym doskonaleniu gatunku.

Czynniki wpływające na wyleganie łanów grochu

Wyleganie grochu jest typową cechą ilościową, której ekspresja zależy od wielu czynników egzo- i endogennych. Łan grochu najczęściej wylega wtedy, gdy szybko rosnące i bujne rośliny są dobrze zaopatrzone w składniki pokarmowe i wodę, a łodygi wraz z liśćmi nie są zdolne utrzymać rozbudowanej biomasy w pozycji pionowej. Jednak powodem wylegania może być także zła kondycja łanu spowodowana np. chorobami i/lub zaburzeniami w dostępności wody i składników pokarmowych [12, 79]. Obserwowane różnice genotypowe w podatności na wyleganie są zmienne w czasie oraz zależne od roku i lokalizacji doświadczeń lub stadium rozwojowego roślin, a oceny stopnia wylegania pod koniec fazy wegetatywnej wzrostu są zazwyczaj odmienne od tych notowanych pod koniec kwitnienia lub tuż przed zbiorami. Istotne dla tej zmienności są rozliczne czynniki (mechanizmy), które decydują o równowadze C-N w łanie i przebiegu konkurencji o asymilaty między wegetatywnymi a generatywnymi partiami łanu. Zachwianie tej równowagi osłabia jego stabilność. Grochy tradycyjnie ulistnione wykształcają więcej biomasy i szybciej zwierają łan niż grochy wąsolistne, ale też szybciej wylegają. Decydujące dla przyrostów tej biomasy są: penetracja, pochłanianie i wykorzystanie słonecznej energii promienistej przez łan, aktywność fotosyntetyczna listowia oraz długość aktywności fotosyntetycznej liści z różnych pięter łanu. Równie istotny, bezpośredni wpływ na poziom wylegania grochu mają: typ formowanych liści, sztywność łodyg i wysokość roślin w łanie.

Światło jako główny czynnik wzrostu i rozwoju roślin

Słoneczna energia promienista jest niezbędna do przebiegu wielu podstawowych procesów wzrostu i rozwoju roślin. Jednak jest to przede wszystkim źródło energii dla procesu fotosyntezy, którego intensywność i efektywność stanowi o ilości wyprodukowanej biomasy [44, 59]. Biomasa roślin jest zawsze funkcją ich powierzchni asy-

milacyjnej, wydajności fotosyntezy z jednostki powierzchni i czasu trwania fotosyntezy, ale znaczenie tych trzech składowych jest zmienne i zależne przede wszystkim od szeregu czynników środowiskowych (światło, CO₂, woda, temperatura, składniki pokarmowe) i strukturalnych (rozwój i budowa roślin) oraz ich interakcji w łanie [41]. Architektura roślin i efekty interakcji tych czynników mają decydujące znaczenie dla stosunków świetlnych panujących w łanie, jego sprawności fotosyntetycznej i funkcjonowania wszystkich komponentów formowanej biomasy roślinnej, a w konsekwencji – dla stabilności łanu i produktywności roślin grochu [33].

Zależności te uwzględniano w licznych modelach, które analizowały wzrost i plonowanie grochu i innych strączkowych w ujęciu funkcjonalnym [6, 43, 45]. W pewnym uproszczeniu, w modelach tych produkcja biomasy (B) w danym przedziale czasowym zależy od ilości energii pochłoniętej przez łan grochu i efektywności przekształcania tej energii w biomasę (suchą masę):

$$B \text{ (g s.m. m}^{-2}\text{)} = \text{RIE} \times \text{RUE} \times \text{PAR}_o$$

gdzie RIE jest efektywnością pochłaniania energii promienistej,
RUE – efektywnością wykorzystania tej energii,
PAR_o – ilością fotosyntetycznie czynnej energii promienistej docierającej do łanu.

Z kolei plon nasion z jednostki powierzchni (P) jest funkcją tempa wzrostu łanu (CGR – od ang. **crop growth rate**; ilość wyprodukowanej biomasy na 1m² na dobę) w danym czasie (dt) i indeksu plonowania (HI):

$$P = f \text{ CGR } dt \times \text{HI.}$$

Jeśli wzrost łanu jest zależny od ilości fotosyntetycznie czynnej energii (PAR) pochłoniętej przez ten łan, to

$$\text{CGR} = \text{RUE} \times \text{PAR}_i,$$

gdzie RUE jest efektywnością wykorzystania PAR w formowaniu suchej masy (biomasy), a PAR_i – ilością energii PAR pochłoniętej (zaabsorbowanej) przez łan.

Implikacje rezultatów tych modelowych analiz dla praktyki hodowlanej wydają się oczywiste. Ponadto, analizy te sugerują, że każda precyzyjna ocena zmienności genetycznej we wzroście, rozwoju i plonowaniu grochu powinna obejmować zróżnicowanie przynajmniej w tak podstawowych parametrach jak PAR_i, RUE, HI oraz faza i długość okresu wegetacji.

Fotosyntetycznie czynna energia promienista i jej pochłanianie

Fracja promieniowania słonecznego o długości fal od ok. 400 do 700 nm – tzw. promieniowanie fotosyntetycznie czynne (PAR, od ang. **photosynthetically active**

radiation) – jest głównym czynnikiem determinującym wzrost i rozwój roślin [41, 59]. Ilości PAR absorbowane przez łan są zmienne i zależą od wielu czynników, m.in. od morfologii roślin w łanie, ich tempa wzrostu i stadium rozwojowego, powierzchni asymilacyjnej (PA), pory dnia i zachmurzenia. Penetracja PAR w rosnącym łanie jest na ogół silnie negatywnie skorelowana z rosnącą powierzchnią asymilacyjną, natomiast tempo wzrostu roślin jest w dużym stopniu zależne od intercepcji PAR, tj. ilości energii PAR pochłanianej przez łan w danych fazach wzrostu [59]. Z kolei, intercepcja PAR w danej fazie wzrostu jest silnie skorelowana z produktywnością łanu, niekiedy szacowaną na podstawie tempa wzrostu łanu. Wówczas

$$\text{CGR} = [B/(\text{PA} \times t)] \times \text{LAI}$$

jest w istocie iloczynem jednostkowej produktywności liści i powierzchni listowia łanu [64].¹ Jednak zależnie od architektury łanu danego genotypu, ta prostolinijna zależność może ulec zmianie. Na przykład u niższych i słabiej ulistnionych form grochu, gdy ilość pochłoniętej PAR przekroczy pewną graniczną wartość (np. 6–8 MJ m⁻² d⁻¹, czyli wtedy, gdy łan będzie przesycony energią promienistą, CGR zmaleje [43, 45]. Taka sytuacja jest zapewne możliwa w łanie niskopiennych i słabiej rozgałęzionych, wąsolistnych odmian grochu, u których zmiany te mogłyby mieć istotny wpływ na stopień ich wylegania. Jednak szersze rozpoznanie ewentualnego wpływu genotypu na kształtowanie się tych zależności wymagałoby niezwykle szczegółowych, czasochłonnych badań nad tempem formowania biomasy, rozkładem PAR i aktywnością fotosyntetyczną liści na różnych piętrach łanu w różnych fazach wegetacji możliwie szerokiej kolekcji genotypów grochu.

Współczynnik pochłaniania energii promienistej (RIE lub RI, od ang. radiation interception) – jest frakcją PAR pochłoniętą przez łan roślin. Przeciętne wartości RI wahają się od ok. 150–200 MJ PAR m⁻² (np. u krzyżowych) do 250–800 MJ PAR m⁻² (np. u zbóż i strączkowych), przy czym strączkowe zwykle pochłaniają mniej PAR niż zboża. Wykazano zarówno u zbóż, jak i u strączkowych, że RI jest przede wszystkim funkcją powierzchni asymilacyjnej listowia (PA), długostrwałości zielenienia się liści (ang. stay green duration), pokrycia powierzchni gleby przez liście (LAI), położenia liści na łodydze oraz ich kształtu i ustawienia względem słońca [6, 33, 46, 59, 72]. Dowiedziono także, że wśród roślin strączkowych groch pochłania wyraźnie mniej PAR niż fasola [24].

Różnice genotypowe w RI u grochu badano rzadko. Zakres dotąd opisywanej zmienności genotypowej w RI był na ogół wąski [24, 40, 51], ale informacje te pochodzą z doświadczeń prowadzonych na niewielu genotypach. Można oczekiwać,

¹ W polskiej literaturze wskaźnik LAI (od ang. leaf area index), czyli stosunek powierzchni asymilacyjnej roślin do powierzchni gruntu, na którym te rośliny rosną, nazywany jest wskaźnikiem Watsona lub wskaźnikiem powierzchni liściowej. Jego wartości wahają się od ok. 1 do 6 i zależą od wielu czynników (np. genotypu, morfologii i wieku roślin, warunków glebowo-klimatycznych, stanu zdrowotnego roślin, i in.).

że zmienność ta będzie dużo szersza w bogatszych kolekcjach, silniej zróżnicowanych pod względem typu liści i architektury łanu.

Efektywność wykorzystania słonecznej energii promienistej

Efektywność wykorzystania PAR w formowaniu biomasy (RUE; g s.m. MJ⁻¹ PAR) jest zmienna w różnych fazach wegetacji i zależy od wielu fizyczno-biologicznych czynników decydujących o tempie wzrostu łanu, m.in. od frakcji PAR pochłoniętej przez łan, ilości i jakości światła docierającego do poszczególnych liści, sprawności fotosystemów, oporności dyfuzyjnej szparek, temperatury oraz zaopatrzenia roślin w wodę i składniki pokarmowe [40, 59].

Przeciętne wartości RUE u roślin typu C₃ w optymalnych warunkach wahają się od 1 do 4 g biomasy MJ⁻¹ PAR. Najbardziej efektywne są tutaj rośliny typu C₄, a najmniej – rośliny strączkowe [46, 71]. Groch wykorzystuje energię PAR znacznie gorzej (średnio ok. 1,5 g s.m. MJ⁻¹ PAR) niż wiele innych gatunków uprawnych (zwykle ok. 2,5–3 g MJ⁻¹ PAR), a różnica ta jest szczególnie wyraźna w mniej sprzyjających warunkach środowiska, np. w warunkach deficytu wody [24, 29, 46]. Dane te sugerują, że potencjalne możliwości poprawy RUE u grochu sięgają nawet 30–50% dotąd notowanych wartości, tym bardziej, że zakres zmienności genetycznej jest tutaj dość szeroki (0,9–3,2 g MJ⁻¹ PAR). Najprawdopodobniej jednak, realizacja tych możliwości będzie w dużym stopniu zależna od postępu prac genetyczno-hodowlanych zwiększających aktywność i sprawność fotosyntetyczną liści na wszystkich piętrach łanu oraz zmniejszających podatność grochu na wyleganie.

Efektywność wykorzystania energii promienistej w formowaniu biomasy grochu i innych strączkowych jest bezpośrednio zależna od intensywności fotosyntezy liści i efektywności wymiany gazowej listowia. Szereg zmiennych, które korelują (negatywnie lub pozytywnie) z intensywnością fotosyntezy (A) liści strączkowych, może pośrednio, ale istotnie wpływać na RUE [40, 59, 71]. Są to przede wszystkim: stan zaopatrzenia roślin w azot i różnice w zawartości N w liściach, zaopatrzenie roślin w wodę i efekty niedoboru wody, temperatura i efekty chłodu, wilgotność powietrza i wpływ deficytu pary wodnej, zwiększona zawartość ozonu w powietrzu, porażenie listowia przez patogeny (np. *Mycosphaerella*), faza wzrostu i wiek liści, zwykle niższe A i RUE w stadiach młodocianych oraz spadek A i RUE po kwitnieniu, związany m.in. z ubytkiem azotu w starzejących się liściach (lub ich obumieraniem) i wzmożoną translokacją N do rosnących strąków i nasion. Równie istotny może być wpływ warunków świetlnych w łanie na RUE, która najczęściej maleje przy wzroście intensywności promieniowania świetlnego.

Fotosynteza i efektywność wymiany gazowej liści

Większość suchej masy akumulowanej przez rośliny jest produktem fotosyntezy listowia, a aktywność i sprawność fotosyntetyczna liści decyduje o efektywności, z jaką łąn roślin wykorzystuje naturalne zasoby środowiska w formowaniu biomasy [59, 66]. Intensywność fotosyntezy i efektywność wymiany gazowej liści są cechami uwarunkowanymi genetycznie, ale podlegającymi bardzo silnej presji środowiska. Wszelkie zaburzenia w środowisku uprawowym mają istotny wpływ na przebieg asymilacji CO₂ i efektywność wymiany gazowej, a obserwowane u wielu gatunków, genotypowo specyficzne reakcje aparatu fotosyntetycznego mają wartość przystosowawczą [63, 65]. Uzasadnia to podejmowanie badań, których perspektywicznym celem jest pozyskanie form grochu o zwiększonej aktywności fotosyntetycznej liści i efektywniejszej wymianie gazowej listowia w zmiennych warunkach środowiska, bowiem mogą to być cechy liści zapewniające większy potencjał i stabilność plonowania grochu, zwłaszcza w suboptymalnych lub stresowych warunkach środowiska. Jednak zrealizowanie tego celu nie będzie łatwe. Pomijając niezwykle tutaj istotną kompleksowość fizjologiczną i metodyczną zagadnienia, nasza wiedza zarówno o zakresie zmienności genetycznej w możliwie szerokich kolekcjach hodowlanych, jak i o podłożu genetycznym kontrolującym cechy fotosyntetyczne liści grochu jest znikoma. Wydaje się, że tylko szybki postęp w tej dziedzinie badań genetycznych nad grochem może być warunkiem powodzenia takich programów.

Tabela 1. Zawartość azotu [g N m⁻²] w liściach soi, ryżu i kukurydzy przy danym poziomie intensywności asymilacji CO₂ [mg CO₂ m⁻² s⁻¹]; na podstawie Sinclair [57], zmodyfikowane

Intensywność asymilacji CO ₂	Zawartość N w liściach		
	soja	ryż	kukurydza
0,4	1,43	0,73	0,25
0,8	1,93	1,18	0,35
1,2	2,63	1,85	0,43

W tym kontekście, warto zwrócić uwagę na dość specyficzną cechę aparatu fotosyntetycznego roślin strączkowych, która może rzutować na ich produktywność i zdolności przystosowawcze. Wiadomo, że potencjał fotosyntetyczny liści strączkowych sięga ok. 30–35 μmoli CO₂ m⁻² s⁻¹, a więc jest podobny lub tylko nieco większy od potencjału liści zbóż typu C₃ [57]. Jednak ta stosunkowo wysoka intensywność fotosyntezy liści u strączkowych jest możliwa tylko przy znacznie lepszym zaopatrzeniu liści w azot niż u gatunków zbożowych. Na przykład, liście soi muszą zawierać 40–100% więcej azotu, aby mogły asymilować CO₂ z taką samą intensywnością jak liście ryżu (tab. 1). Przyczyny tego międzygatunkowego różnicowania nie są dokładnie rozpoznane. Nie wiadomo czy jest to efekt związany np. z obniżoną zdolnością katalityczną karboksylazy Rubisco (i wówczas niezbędną, zwiększoną ilością tego enzymu i N w liściach) lub innymi fotochemicznymi lub

biochemicznymi aspektami procesu, czy tylko, jak podejrzewa Sinclair [57], ze specyficzną budową mezofilu liściowego soi (duży udział komórek pełniących funkcje zapasowe i transportowe). Brakuje takich informacji u grochu, ale jeśli obserwacje Sinclaira i in. są uniwersalne i dotyczą także grochu, to niewątpliwie byłaby to właściwość aparatu fotosyntetycznego istotna dla zmienności genetycznej w zdolnościach przystosowawczych grochu do zróżnicowanego zaopatrzenia w azot (i/lub jego reakcji na zmienną efektywność symbiozy z *Rhizobium*), a w konsekwencji – także dla plonowania i stabilności ładu grochu.

Po wykorzystaniu w hodowli genu *afila* i skróceniu łodygi, architektura ładu większości odmian grochu uległa zasadniczym zmianom, a LAI i ilości pochłanianej PAR zmalały. Dlatego wydaje się, że zwiększenie tempa i ilości asymilowanego CO₂ z jednostki powierzchni asymilacyjnej na drodze genetycznej jest zadaniem uzasadnionym, szczególnie u grochów wąsolistnych. Tym bardziej, że liście typu *afila* były dotąd zwykle (bo nie zawsze) opisywane jako mniej sprawne fotosyntetycznie niż liście odmian tradycyjnie ulistnionych. Zagadnienie to jest także ważne ze względu na dotychczas nie zbadaną, a prawdopodobnie silną zależność stabilności ładu grochu i jego wylegania od intensywności fotosyntetycznej liści, efektywności ich wymiany gazowej, a szczególnie długotrwałości ich aktywności fotosyntetycznej (tj. długości zielnienia się tych liści) i z tym związanej siły i trwałości umocowań wąsów czepnych na różnych piętach ładu. Warto tutaj podkreślić, że proces obwijania się wąsów liściowych wokół podpór jest zależny od światła i wymaga energii, której bezpośrednim źródłem jest fotosynteza liści [17, 25].²

Znaczenie morfologii roślin i architektury ładu grochu dla RI i RUE

Plon nasion (P) jest zawsze funkcją ilości słonecznej energii promienistej pochłoniętej przez rośliny ładu (RI), efektywności, z jaką rośliny energię tą wykorzystują w formowaniu biomasy (RUE) oraz sprawności mechanizmów redystrybucji suchej masy (asymilatów) do formowanych nasion, czyli indeksu plonu (HI). Można to opisać prostym równaniem: $P = RI \times RUE \times HI$ [59]. Groch ma krótki okres wegetacji, a zakres zmienności w HI jest stosunkowo wąski. Liczne dane dowodzą, że właśnie u takich gatunków możliwie wysokie RI i RUE są wtedy gwarantem zadowalającego plonu, a morfologia roślin i architektura ładu grochu mają szczególnie istotny wpływ na sposób wykorzystania promieniowania słonecznego [29, 33, 40]. O architekturze tej decydują m.in. zagęszczenie roślin w łanie, typ wzrostu, wysokość roślin oraz kształt i wielkość liści. Równocześnie wszystkie te cechy wraz z systemem korzeniowym

² W wąsach liściowych jest zawsze o 20–30% mniej ATP niż w pozostałych strukturach liści, bowiem ATP jest substratem dla kinaz – enzymów biorących aktywny udział w tigmotropizmie wąsów.

stanowią o przebiegu fotosyntezy i efektywności wymiany gazowej w łanie. Wysokość, bujność i morfologia roślin w łanie grochu decydują o ilości energii promienistej pochłanianej przez łan oraz o jej transmisji i rozkładzie w łanie. Ponieważ główne, fotosyntetycznie najaktywniejsze węzły (liście) położone są w wyższych partiach łanu grochu, to efektywność pochłaniania PAR przez łan jest przede wszystkim uzależniona od morfologii liści i powierzchni asymilacyjnej górnych pięter łanu. Dlatego szybciej zwierające się łany grochów tradycyjnych na ogół lepiej pochłaniają energię promienistą niż łany grochów wąsolistnych. Długie łodygi i duża masa listowia zawsze powodują, że do dolnych partii roślin dociera niewiele energii PAR, a słabo doświetlone dolne liście funkcjonują gorzej, i często przedwcześnie obumierają/zasychają. Ponadto, specyficzny mikroklimat w tej partii łanu sprzyja rozwojowi patogenów. Wszystkie te czynniki redukują wigor organów roślinnych z tej części łanu i mogą wpływać na poziom wylegania, zwłaszcza u tradycyjnie ulistnionych odmian grochu. Równie istotna dla RI jest ilość węzłów na łodydze, zagęszczenie łodyg na jednostce powierzchni i wskaźnik powierzchni liściowej (LAI). Skrócenie łodygi, przy podobnej liczbie międzywęzli i wykształconych liści, w zasadzie nie powinno negatywnie wpływać na RI, choć jest to słabo rozpoznane zagadnienie.

Zmienność liści u grochu a RUE

Zakres i spektrum genetycznie uwarunkowanych zmian kształtu i rozmiarów liści u grochu są bardzo szerokie. Decyduje o tym wiele, bo ponad trzydzieści, genów z loci *Af*, *St*, *Tl*, *Uni*, *Coch*, *Flo*, *Lfy*, *Mfp* i innych. Z praktycznego punktu widzenia, najważniejsze są geny *Af*, *St* i *Tl* – one decydują o typie i rozmiarach liści wykształcanych przez odmiany uprawne grochu. Najpopularniejsze są odmiany tradycyjnie ulistnione o genotypie *AfAf StSt TlTl* oraz odmiany wąsolistne (tj. częściowo bezlistne) o genotypie *afaf StSt TlTl*. Rzadziej spotykane odmiany z recesywnym genem *tl* wykształcają liście akacjowate (*AfAf StSt tltl* lub *AfAf stst tltl*; brak wąsów) lub bezblaszkowe liście wyglądem przypominające nać pietruszki (*afaf St(st) tltl*). Wąsolistne formy *afaf stst TlTl* o zredukowanych przylistkach nie mają znaczenia gospodarczego ze względu na ich obniżone CGR, RUE i bardzo niski potencjał plonowania.

To międzyodmianowe zróżnicowanie w rozmiarach i kształtach liści grochu ma duże znaczenie dla zmienności w dystrybucji światła w łanie oraz pochłaniania i efektywności wykorzystania energii promienistej. Badania natężenia promieniowania słonecznego w łanach tradycyjnie ulistnionych i wąsolistnych form grochu potwierdziły, że pionowy rozkład światła w łanie jest u tych form zdecydowanie odmienny [35, 36]. Stwierdzono, że w dolnych partiach łanu wąsolistnych grochów *afila* natężenie promieniowania jest bliskie stanu nasycenia, dociera tutaj co najmniej 50–100% więcej światła niż u form tradycyjnie ulistnionych, a po wylegnięciu tych ostatnich w końcowych fazach wzrostu, różnica ta rośnie 10-krotnie. Dane te sugerują, że wyraźnie lepsza penetracja światła w łanie form grochu z genem *afila* może stymulować aktywność fotosyntetyczną dolnych partii roślin. Różnice mogą być szczególnie istotne w później-

szych fazach wzrostu, tj. wtedy, gdy zwykle łatwo wylegający łan form tradycyjnie ulistnionych jest już mocno zwarty, a do dolnych partii roślin dociera niewiele światła. Niewątpliwie zmiany w architekturze łanu grochu związane z genem *afila* w dużym stopniu niwelują problem zacielenia dolnych partii łanu – być może jedną z ważniejszych kwestii związanych z wyleganiem grochu.

Niestety niewiele wiadomo o tym, jak te różnice w budowie liści wpływają na RI i RUE. Rezultaty wcześniejszych doświadczeń brytyjskich wskazują, że tradycyjnie ulistnione grochy o liściach parzystopierzastych zwykle lepiej pochłaniają energię promienistą niż grochy bezlistne, a ta ich przewaga wynika przede wszystkim ze zdecydowanie mniejszego udziału wąsów w ich całkowitej powierzchni asymilacyjnej [29]. Dane te wskazują jednak, że w przeliczeniu na jednostkę powierzchni liściowej, bezlistne formy grochu (*afaf stst TlTl* i *afaf StSt TlTl*) mogą pochłaniać więcej energii promienistej niż grochy tradycyjnie ulistnione i wykorzystywać tę energię w formowaniu biomasy z podobną efektywnością.

Aktywność fotosyntetyczna liści grochu

Niejednokrotnie podejmowano próby identyfikacji przyczyn stabilności i zaskakująco wysokiego potencjału plonowania wąsolistnych form grochu, szczególnie w mniej sprzyjających warunkach środowiska. Ich wyniki wskazują, że te walory grochów *afila* mogą być związane ze zwiększoną sprawnością aparatu fotosyntetycznego nie tylko ich przylistków, ale także wąsów liściowych. Stwierdzono, że fotosyntetyzujące wąsy liściowe, których masa to zaledwie 13% całkowitej biomasy (s.m.) grochów *afila*, mogą stanowić aż o 65–70% ich całodobowego bilansu węgla. Wykazano, że potencjał asymilacyjny pojedynczego liścia grochu wąsolistnego (*afaf stst*) jest, co prawda, o 20–30% mniejszy od potencjału liścia grochu tradycyjnie ulistnionego (*AfAf StSt*) o większej powierzchni, ale intensywność fotosyntezy wąsatych liści może być o ponad 40% wyższa niż liści grochu tradycyjnego [2, 17, 28, 36].

Wiele wyjaśniły badania Kofa i in. [36], którzy porównali powierzchnię asymilacyjną, zawartość chlorofilu i efektywność kwantową fotosystemu II u tradycyjnie ulistnionej odm. ‘Orlovchanin’ (*AfAf StSt*) i wąsolistnej odm. ‘Nord’ (*afaf StSt*). W porównaniu do odmiany tradycyjnej, u odmiany wąsolistnej stwierdzono ok. 37-procentową redukcję całkowitej powierzchni asymilacyjnej przy znaczącym wzroście powierzchni asymilacyjnej stanowionej przez wąsy liściowe (tab. 2). Ponadto, u odmiany wąsolistnej zanotowano wyraźny wzrost zawartości chlorofilu zarówno przylistkach, jak i wąsach liściowych. Efektywność kwantowa fotosystemu II była również nieco wyższa w wąsach odm. ‘Nord’. Obserwacje te dowiodły, że gen *afila* na pewno nie wpływa na kilka ważnych charakterystyk aparatu fotosyntetycznego (np. rozkład Chl między centrami reakcji, efektywność kwantowa fotosystemu II) z poszczególnych części liści grochu.

Dane te są spójne z wynikami tych badań, które wskazywały na zwiększoną aktywność i efektywność karboksylazy Rubisco z wąsów liściowych [25, 39]. Dzięki tej właściwości,

Tabela 2. Powierzchnia asymilacyjna, zawartość chlorofilu oraz efektywność kwantowa fotosystemu II w liściach tradycyjnej odmiany 'Orlovchanin' (gen *AfAf*) i wąsolistnej odmiany 'Nord' (gen *afaf*); zmodyfikowane wg Kof i in. [36]

Część liścia	Odmiana tradycyjna (<i>AfAf</i>)	Odmiana wąsolistna (<i>afaf</i>)	Odmiana tradycyjna (<i>AfAf</i>)	Odmiana wąsolistna (<i>afaf</i>)	Odmiana tradycyjna (<i>AfAf</i>)	Odmiana wąsolistna (<i>afaf</i>)
	Powierzchnia [cm ² na roślinę]		Zawartość chlorofilu [mg na roślinę]		Chlorofil (a+b) [mg na g s.m.]	
Wąsy	80	115	1,4	2,9	4,4	6,7
Listki	215	–	8,6	–	17,3	–
Przylistki	170	180	5,2	6,7	17,2	17,3
Łącznie	465	295	15,2	9,3	38,9	24,0
	Chl a : Chl b		Efektywność fotosystemu II (F _v /F _m)			
Wąsy	2,6	2,8	0,76	0,79		
Listki	3,1	–	0,79	–		
Przylistki	2,8	3,0	0,78	0,79		

wąsy liściowe asymilują CO₂ znacznie efektywniej niż listki i przylistki grochu o tradycyjnych liściach. Obserwowana tutaj zwiększona intensywność fotosyntezy wąsów liściowych może także wynikać z mniejszego stosunku powierzchni do objętości wąsów i ich komórek, ale może to być także rezultat obniżonej intensywności transpiracji wąsów przy jednocześnie mniejszej oporności szparkowej, która jest wtedy rekompensatą dla rzadszego rozmieszczenia komórek szparkowych w wąsach liściowych.

Charakterystyczną cechą grochów *afila* jest powiększenie powierzchni przylistków, ale także wyraźny, względny wzrost powierzchni asymilacyjnej łodyg. Prawdopodobnie ten względny przyrost powierzchni przylistków u grochów *afila* rekompensuje 30–40-procentową redukcję powierzchni asymilacyjnej listowia związaną z wykształceniem wąsów liściowych [35, 36, 37]. Czy tylko? Gdyby intensywność asymilacji CO₂ przylistków u grochów *afila* była większa niż u grochów tradycyjnie ulistnionych, to te peryferyjne struktury liściowe mogłyby istotnie wpływać zarówno na RI i RUE, jak i na stabilność łąnu tych form grochu. Zagadnienie to ma kluczowe znaczenie dla diskutowanego tutaj problemu i wymaga pilnych, szczegółowych badań na możliwie szerokim materiale. Równie ważna, choć zapewne trudna byłaby odpowiedź na pytania: czy wąsy, listki i przylistki różnią się długością aktywności fotosyntetycznej, jaki jest tutaj zakres zmienności genetycznej i środowiskowej, jaki z osobna jest udział tych struktur liściowych w zaopatrywaniu organów generatywnych w asymilaty oraz czy fotosyntetycznie sprawne przylistki mają wpływ na funkcjonowanie/zasychanie „podporowych” wąsów liściowych?³

³ Udzielenie pilnej odpowiedzi na te pytania jest trudne; główna przeszkoda to strona metodyczna badań, bowiem dostępna aparatura pomiarowa (tj. budowa tzw. komór liściowych) jest nadal tak konstruowana, że bezdestrukcyjne pomiary fotosyntetyczne tych peryferyjnych struktur liściowych w ilościowo rozbudowanych populacjach roślin są bardzo utrudnione, często niemożliwe, albo obarczone dużym błędem eksperymentalnym.

Warto podkreślić, że kwestie te wiążą się także z powszechnie znaną, a tutaj ważną skłonnością grochu do stosunkowo szybkiej redukcji powierzchni fotosyntetycznie aktywnych liści po okresie kwitnienia. Jest to proces wyraźnie szybszy niż u innych gatunków [46]. Zatem można zakładać, że ewentualna zmienność genotypowa w tempie starzenia się liści (także na różnych piętrach łanu) i aktywności fotosyntetycznej łądyg będzie również stanowić o różnicach w terminie i intensywności wylegania poszczególnych odmian grochu.

Z punktu widzenia odporności na wyleganie, niewątpliwie tutaj korzystną cechą grochów *afila* byłaby zdolność ich wąsatych liści do dłuższego zielenienia się, bowiem taka ich cecha mogłaby oznaczać trwalszą i mechanicznie silniejszą konstrukcję splotów, którą tworzą fotosyntetycznie aktywne wąsy liściowe w łanie. Nie wiadomo, jak cecha ta kształtuje się na różnych piętrach łanu w ciągu całego okresu wegetacji, a szczególnie na dolnych piętrach łanu w krytycznym dla wylegania okresie rozwoju strąków i formowania nasion. Tym niemniej, wyniki niektórych badań wskazują, że wąsate liście z górnych partii łanu fotosyntetyzują kilkanaście dni dłużej i obumierają znacznie później niż liście grochów tradycyjnych [2]. Notowana tutaj, zwiększona intensywność wymiany gazowej wąsatych liści, w połączeniu z szybszą transpiracją i lepszym przewietrzaniem łanu roślin z genem *afila*, może zapewniać niższe temperatury na powierzchni listowia na wszystkich piętrach ich łanu, zwłaszcza przy wyższych temperaturach otoczenia. Cechy te powinny sprzyjać efektywniejszej wymianie gazowej liści, co może być ważnym komponentem globalnego bilansu fotosyntezy korzystnie wpływającym na stabilność łanu grochu wąsolistnego. Zagadnienie to jest bardzo słabo rozpoznane u grochu, a przytoczone, pojedyncze dane eksperymentalne są tylko potwierdzeniem pilnej potrzeby szczegółowego zbadania tych zmian i współzależności, zwłaszcza w krytycznych dla wylegania fazach wzrostu grochu.

Morfologia roślin i konkurencja międzyroślinna a wyleganie grochu

Maksymalny poziom plonowania każdego zasiewu jest osiągany tylko w sytuacji „idealnej”, tj. wtedy, gdy każdy element łanu jest optymalnie ukształtowany i współdziała z innymi w taki sposób, że skutkuje to najefektywniejszym wykorzystaniem zasobów siedliska. Rośliny tworzące łan konkurują o światło, składniki pokarmowe i wodę. Duże znaczenie dla przebiegu tej konkurencji ma ilość fotosyntetycznie czynnej energii pochłanianej przez listowie, dlatego czynnik ten był i jest tym, na którego biolodzy i agrotechnicy zwracali i zwracają szczególną uwagę, modyfikując intercepcję PAR m.in. poprzez genetyczne zmiany struktury łanu lub stosowanie różnych gęstości siewu [6, 7].

Podobnie jak u innych gatunków roślin, cechy morfologiczne (np. wysokość, rozgałęzienie, typ liści, rozmiary korzeni) i fizjologiczne (np. fotosynteza, RUE) roślin grochu oraz ilość PAR i jej rozkład na różnych piętrach łanu mają istotny wpływ zarówno na sposób wykorzystania zasobów siedliska, jak i na poziom konkurencji międzyroślinnej i jej konsekwencje dla wylegania grochu. Szczególnie duże znaczenie dla stabilności łanu grochu i kształtowania się wyżej wspomnianych zależności ma obsada roślin (gęstość siewu) oraz poziom konkurencji międzyroślinnej i z tym związane zacienienie. Reakcje grochu na gęstość siewu są tylko w niewielkim stopniu genotypowo specyficzne, a zależą przede wszystkim od typu listowia i z tym związanej architektury łanu danego genotypu [38, 52]. Na ogół, a szczególnie przy sprzyjających warunkach pogodowych, grochy całkowicie bezlistne (*afaf stst TITI*), w porównaniu do grochów tradycyjnych (*AfAfStSt TITI*) i częściowo bezlistnych (*afaf StSt TITI*), dużo lepiej znoszą wzrost poziomu konkurencji i reagują wyższą plonem na rosnącą gęstość siewu. Takie warunki klimatyczne sprzyjają (czasami nadmiernemu) rozrostowi masy wegetatywnej i powodują, że łany grochu tradycyjnie ulistnionego szybko (tj. już na początku kwitnienia) wylegają, zwłaszcza po zastosowaniu zbyt gęstego siewu. Dlatego poprawa odporności na wyleganie w tej grupie odmian grochu jest zadaniem priorytetowym, dużo ważniejszym niż u grochów wąsolistnych, które zależnie od warunków siedliska, wylegają dużo później, zwykle dopiero w końcowym okresie formowania się strąków lub na kilka dni przed zbiorami, a więc wtedy, gdy struktura łanu jest już całkowicie uformowana. Tym samym, grochy *afila* efektywniej, bo dłużej wykorzystują energię promienistą, a ewentualne straty w plonie nasion powodowane wyleganiem są wtedy u nich dużo mniejsze [32, 42, 55].

Zacienienie, warunki świetlne w łanie, fotosynteza i RUE a wyleganie grochu

Poziom konkurencji międzyroślinnej we wczesnych fazach rozwojowych grochu jest niewielki, ale rośnie wraz z upływem czasu. W późniejszych fazach wzrostu, wraz z rosnącą biomasą roślin i postępującym zwieraniem się łanu, warunki świetlne w łanie ulegają zmianie, a znacząca część widma ulega refleksji. W widmie światła słonecznego dominuje promieniowanie niebieskie (B) i czerwone (R), a w pełnym słońcu do roślin dociera podobna ilość promieniowania czerwonego (R; ok. 600–700 nm) i dalekiej czerwieni (FR; ok. 700–800 nm), ale selektywna absorpcja pasm B i R przez barwniki chlorofilowe listowia powoduje, że w wyniku refleksji i bezpośredniej transmisji promieniowania dalekiej czerwieni (FR) od liści i łodyg jednej rośliny do sąsiadujących roślin dociera promieniowanie o niekorzystnie zmienionym widmie, tj. o zmniejszonym stosunku widma czerwonego do dalekiej czerwieni (R:FR). Zmiany te wywołują u roślin szereg modyfikacji morfologiczno-fizjologicznych, które potocznie nazywane są syndromem SAS (od ang. *shade-avoidance syndrome*). Taka ucieczka przed zacienieniem, którą kontroluje i reguluje wiele genów, przejawia się m.in. redukcją rozgałęzień, zmniejszeniem grubości liści, zwiększoną elongacją

i wiotkością łodyg oraz wcześniejszym kwitnieniem, a w przypadku wyraźnego nadmiaru światła dalekiej czerwieni – szybszym obumieraniem liści [7, 20, 62]. Najczęściej taka elongacja u strączkowych połączona jest także z zależnymi od wieku, wysokości i piętra roślin w łanie, specyficznymi zmianami grubości i struktury łodyg, które decydują o jej sztywności i poziomie wylegania [13]. Warto podkreślić, że zmiany te są na tyle genotypowo specyficzne, że mogą być wykorzystane w selekcji [61].

Groch siewny, podobnie jak inne strączkowe, źle znosi zacienienie. Taki stres, spowodowany architekturą łanu lub wyleganiem, zwłaszcza występujący na początku kwitnienia jest przyczyną redukcji wielu komponentów plonu nasion [49]. W wyniku zacienienia, rośnie poziom konkurencji o PAR, a zacienione dolne liście mają dostęp do niewielkich ilości światła o niekorzystnym widmie. Obniża to produktywność tych warstw łanu grochu, bowiem na zacienienie narażone są nie tylko liście, ale także kwiaty i strąki, które zwłaszcza u form niskopiennych formowane są dość nisko. Biorąc pod uwagę, że strąki grochu są także organami fotosyntetyzującymi, takie zaburzenia w dostępności światła mogą bezpośrednio obniżać plenność. Jednak zacienienie jest przede wszystkim przyczyną obniżonej aktywności i sprawności fotosyntetycznej dolnych liści, a często także ich wcześniejszego obumierania. Równocześnie, średnica i sztywność łodyg w dolnych partiach takich roślin maleją, co zwiększa podatność grochu na wyleganie [8, 9, 10, 60, 61, 67]. W polegniętym łanie grochu procesy te są potęgowane. Dodatkowym, wtórnym czynnikiem, który wówczas może osłabiać łodygi i zwiększać wyleganie są warunki sprzyjające rozwojowi patogenów, np. askochytozy. Negatywny efekt tych czynników (cech) będzie zapewne dużo istotniejszy w szybciej zwierających się łanach grochów tradycyjnie ulistnionych. Niestety, zupełnie nierozpoznane jest zagadnienie ewentualnych współzależności między wyleganiem a aktywnością fotosyntetyczną łodyg grochu.

W tym kontekście, interesujące są wyniki badań nad anatomicznymi właściwościami łodyg odmian grochu o różnej podatności na wyleganie. Banniza i in. [8] w 3-letnich doświadczeniach polowych notowali istotne, negatywne relacje między poziomem wylegania a ilością sklerenchymy, lignin i celulozy w tkankach łodygi. Z kolei, w doświadczeniach Skubisz i in. [61] nad wąsolistnymi odmianami grochu takie cechy jak grubość ścian łodygi, powierzchnia przekroju oraz ilościowe i jakościowe parametry tkanek mechanicznych na różnych wysokościach łodygi wyraźnie korelowały z poziomem odporności tych odmian na wyleganie. Najgorzej pod tym względem prezentowała się podatna odmiana, szczególnie w przyziemnej partii łodygi, co zdaje się potwierdzać niejako naturalną wiotkość łodyg grochu na tej wysokości. Interesujące jest zarazem to, że u odpornych odmian średnie wartości badanych cech anatomicznych były najwyższe nie w dolnej, ale w środkowej i/lub górnej części łodyg. Pozostaje nadal niewiadomą ewentualna współzależność między taką ekspresją anatomicznych cech łodygi a zmiennością R:FR w łanie, penetracją i intercepcją PAR oraz fotosyntetyczną aktywnością liści i RUE w tych wyższych partiach roślin grochu.

Innymi, równie ważnymi zagadnieniami związanymi z wyleganiem i jego konsekwencjami dla plonowania są: schemat, według którego asymilaty produkowane

przez liście z poszczególnych pięter roślin grochu są rozlokowywane pomiędzy częściami generatywnymi z różnych pięter łodygi, oraz ewentualna rola górnych fotosyntetyzujących liści polegniętego grochu w zaopatrywaniu dolnych liści i strąków w asymilaty. Niestety, dostępne dane literaturowe nie rozstrzygają tych kwestii, bowiem ciągle zbyt mało wiemy o tym jak dokładnie przebiega dystrybucja asymilatów u grochu. Opinie na ten temat są różne i nie zawsze spójne, bo często poparte rezultatami zaledwie pojedynczych eksperymentów nad grochem [32, 33]. Wyniki jednych świadczą o tym, że aktywność fotosyntetyczna danego liścia zabezpiecza głównie potrzeby strąka(-ów) z tego samego węzła, a wyniki drugich sugerują, że translokacja asymilatów pomiędzy różnymi węzłami jest jednak możliwa. Niektórzy sądzą, że taki rozdział z całkowitej puli asymilatów odbywa się według priorytetu akceptora(-ów), którymi są głównie już uformowane strąki i nasiona, podczas gdy drudzy uważają, że taka dystrybucja zależy od przebiegu konkurencji między akceptorami, a decydujące są ich rozmiary i zapotrzebowanie na asymilaty. Z kolei, inne dane dowodzą, że takich priorytetów w rozdziale asymilatów u grochu nie ma, a produkty fotosyntezy są rozlokowywane do różnych węzłów na danej łodydze, szczególnie wtedy, gdy niektóre liście (zwykle dolne) są zacienione i mniej fotosyntetycznie aktywne; translokacja ta odbywa się zależnie od zapotrzebowania każdego strąka (tj. jego biomasy). Strąki z pierwszych 3–4 dolnych węzłów są zaopatrywane najlepiej, natomiast górne – najgorzej, przy czym do strąka z pierwszego dolnego węzła zawsze dociera mniej asymilatów niż do 2–4 wyższych strąków, mimo że w rzadszej rozstawie roślin (i prawdopodobnie także u grochów wąsolistnych) do liści z tego dolnego węzła dociera dużo PAR. Najprawdopodobniej istotne znaczenie ma tutaj, zmienna w czasie wegetacji, konkurencja o asymilaty między organami wegetatywnymi a generatywnymi.

Wysokość polegniętego łanu grochu niejednokrotnie spada do 30–40% normalnej wysokości. Warunki świetlne w takim łanie ulegają drastycznemu pogorszeniu; równocześnie wyraźnie maleje ilość energii promienistej pochłoniętej przez łan. W takim łanie tradycyjnego grochu, aż 70–80% PAR pochłaniane jest przez górną, zaledwie 20–30-centymetrową warstwę łanu, podczas gdy w nie polegniętym łanie taka sama ilość PAR pochłaniana jest przez 75–80-centymetrową warstwę łanu. Na skutek wylegania i wzajemnego zacieniania się liści (roślin), całkowita fotosynteza łanu ulega znaczącej redukcji (u form tradycyjnie ulistnionych nawet o 60–75%), co znajduje swoje odzwierciedlenie w znaczącej redukcji plonu. Istotnemu pogorszeniu ulegają także cechy jakościowe plonu nasion (barwa, zawartość białka, wypełnienie, itd.). Podobnie jak liście, także strąki i łodygi z dolnych, zacienionych partii łanu niemal nie fotosyntetyzują. Jest to równie istotny, choć raczej niedoceniany czynnik zważywszy, że w optymalnych warunkach strąki jednak fotosyntetyzują, pokrywając w ten sposób prawie 20% całkowitego zapotrzebowania owoców na C. Podobna kwestia dotyczy fotosyntezy łodyg, której intensywność może przecież przekraczać kilka $\mu\text{moli m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [5].

Czy może to mieć wpływ na wigor i mechaniczne atrybuty łodyg? Łodygi i wąsate liście grochu tworzą między sobą zwartą konstrukcję przypominającą rusztowanie budowlane [34]. Mimo że brak jest szczegółowych danych doświadczalnych o stricte fizycznych właściwościach takiej konstrukcji łanu grochów wąsolistnych, to można przypuszczać, że jej stabilność będzie maleć wraz z wydłużającym się okresem wegetacji, tj. wraz z coraz starszym i częściowo obumierającym (zasychającym) listowiem z dolnych partii łanu, a coraz większą biomasą roślin w górnych warstwach łanu. Fakt, że po okresie kwitnienia powoli zaczynają wylegać także grochy wąsoliste, a często w czasie zbiorów różnice w stopniu wylegania między tradycyjnymi i wąsolistnymi formami są mniej wyraźne [np. 8, 12, 73], zdaje się to potwierdzać. Dlatego warto zwrócić większą uwagę na długość zielenienia się dolnych liści, szczególnie u potencjalnie sztywniejszych grochów *afila*. Cecha ta może nie tylko wpływać na całkowitą wydajność fotosyntetyczną i RUE łanu, ale może także decydować o wigorze i sprawności fotosyntetycznej dolnych partii łanu, a w konsekwencji – o ich sztywności. Ponadto, przytoczone dane eksperymentalne sugerują, że dbałość o fizyczne (mechaniczne) właściwości „podporowych” łodyg rzeczonego „rusztowania” ma być może kluczowe znaczenie dla rozwiązania dyskutowanego problemu.

Długość aktywności fotosyntetycznej liści, zwłaszcza tych z dolnych, zacienionych partii łanu, może decydować o mechanicznych parametrach wąsów liściowych i stabilności łanu grochu. Aktywność ta jest silnie uzależniona od stanu zaopatrzenia liści w azot, a to zaopatrzenie w dużym stopniu zależy od przebiegu redystrybucji N z części wegetatywnych do nasion. Tymczasem ten akceptor u grochu ma duże zapotrzebowanie na N [40], więc proces redystrybucji N jest tutaj szczególnie intensywny. Jego konsekwencją może być obniżenie i skrócenie aktywności fotosyntetycznej listowia, co obserwowano np. u soi [58]. Zapewne będzie to negatywnie wpływać nie tylko na plon, ale także na stabilność konstrukcji tworzonej przez rośliny grochu, szczególnie grochu gorzej zaopatrzonego w azot. Jednak skoro procesy te są kontrolowane i regulowane genetycznie, to szanse na rearanżację tych współzależności C-N w łanie grochu na drodze genetycznej wydają się realne.

Wpływ czynników stresowych na RUE i asymilacyjne funkcje liści

Różne czynniki stresowe (susza, wysokie temperatury, niedobór składników pokarmowych), zarówno te, które redukcją powierzchnię asymilacyjną liści, jak i te wywołujące ich wcześniejsze obumieranie, istotnie obniżają RI i RUE, a także LAI. Wtedy znacznie więcej energii promienistej dociera do powierzchni gleby, gdzie w dużej mierze ulega ona utraceniu (albedo itd.). Efekty te są szczególnie istotne w generatywnej fazie wzrostu strączkowych [29, 51] i mogą zmniejszać stabilność łanu grochu. Należy podejrzewać, że będą one równie istotne dla stabilności bardziej otwartych łanów grochów wąsolistnych. Prawdopodobnie zbliżone konsekwencje

dla RUE może mieć wyleganie. W takich warunkach efektywność ta będzie progresywnie maleć z powodu gorszej intercepcji PAR, zredukowanej powierzchni asymilującej liści i zmniejszającej się puli fotoasymilatów do wzrostu.

Wąsolistne odmiany grochu są odporniejsze na wyleganie i wydaje się, że ta ich przewaga jest tym wyraźniejsza, im silniej warunki siedliska odbiegają od optymalnych. Dostępne dane sugerują, że może to być związane z niektórymi cechami liści, które pozytywnie wpływają na ogólną kondycję i stabilność łąnu. Na przykład, dostosowania osmotyczne w wąsach liściowych grochów *afila* przebiegają sprawniej niż u grochów tradycyjnie ulistnionych [26], co zapewne sprzyja lepszemu uwodnieniu tkanek i efektywniejszej transpiracji listowia roślin narażonych na okresowe niedostatki wody. Taka cecha może zmniejszać podatność na wyleganie. Cechą o podobnym znaczeniu adaptacyjnym może być aktywność reduktazy azotanowej (NR) – enzymu uczestniczącego w redukcji (asymilacji) pobranych jonów NO_3^- w cytozolu komórek, a regulowanego dostępnością zarówno azotanów, jak i światła i cukrów. Wyniki badań González i in. [25] nad wąsolistną odm. ‘Solara’ i tradycyjnie ulistnioną odm. ‘Frilene’ wskazywały na zwiększoną aktywność NR w wąsach liściowych odm. ‘Solara’ i dowodziły, że wąsy liściowe są dość aktywną strukturą, bo przynajmniej 25% zredukowanego N pochodziło z procesu redukcji zachodzącego w tychże wąsach.

Fotosynteza liści, wiązanie N_2 a wyleganie

Wyniki wielu badań wskazują na ścisłą współzależność między fotosyntezą liści grochu a procesem wiązania atmosferycznego N_2 (21, 74–77). Liczebność formowanych brodawek korzeniowych jest zależna od intensywności światła w łąnie, a skuteczność bakteryjnych infekcji korzeni w dużej mierze zależy od sprawności aparatu fotosyntetycznego rośliny-gospodarza. Wiadomo, że formowanie i funkcjonowanie brodawek korzeniowych jest regulowane dystrybucją asymilatów między pędem, korzeniem i brodawkami, a dostępność C jest kluczowa dla struktury i funkcjonowania systemu korzeniowego strączkowych. Brodawki korzeniowe są tutaj akceptorem o szczególnie dużym zapotrzebowaniu na C zarówno w wegetatywnej, jak i generatywnej fazie wzrostu. W fazie wegetatywnej, brodawki rozwijają się i funkcjonują kosztem pędu i systemu korzeniowego, natomiast w fazie generatywnej wzrostu – tylko kosztem korzeni. Przebieg tej konkurencji o C między pędem, korzeniami i brodawkami korzeniowymi ma istotne konsekwencje dla rozwoju i wigoru części nadziemnej, a aktywność fotosyntetyczna listowia może mieć duże znaczenie dla przebiegu i efektów procesu wiązania N_2 , bo obydwa procesy są od siebie silnie uzależnione.

Niedawno Fischinger i Schulze [18] dowiedli, że krytycznym okresem dla kształtowania się tych współzależności u grochu jest końcowa faza wzrostu wegetatywnego oraz okres zawiązywania i wzrostu strąków. Są to okresy o szczególnie

dużym zapotrzebowaniu na N i C. W tych fazach wzrostu przyrosty biomasy są największe, a dotychczasowe relacje donor-akceptor w roślinach ulegają dużym zmianom. Równocześnie jest to okres szczególnej aktywności *Rhizobium*, które w warunkach optymalnego zaopatrzenia roślin-gospodarzy w PAR, wodę i składniki pokarmowe, są zwykle wystarczająco zaopatrywane w asymilaty roślinne.⁴ Jednak różne czynniki stresowe (np. deficyt P, susza, chłód), które mają wpływ na aktywność i sprawność fotosyntetyczną liści, mogą zaburzać tę równowagę. Prawdopodobnie takim samym czynnikiem zaburzającym tę swoistą równowagę C-N może być zacienienie dolnych pięter łąnu i wylegnięcie roślin [18, 22, 54, 56]. Wówczas to zwiększone zapotrzebowanie wiązania N₂ na węglowodany może przekraczać możliwości roślin grochu; w efekcie translokacja C do brodawek maleje, bowiem głównym akceptorem C są węzły ze strąkami i nasionami. W sytuacji, gdy brodawki korzeniowe w pełni nie zabezpieczają zapotrzebowanie strąków na N, uruchomiony może być proces redystrybucji N zarówno z łodyg, jak i ze starszych (tj. dolnych) i młodszych liści, którego konsekwencją będzie skrócenie aktywności fotosyntetycznej liści, ich wcześniejsze obumieranie i redukcja RUE. Z kolei, (zbyt) intensywnie przebiegający proces wiązania N₂ może również skutkować spadkiem intensywności fotosyntezy liści.

Wszystkie te czynniki mogą mieć istotny wpływ na zaopatrzenie roślin w N i ogólną kondycję łąnu w krytycznych dla wylegania fazach wzrostu. Ich konsekwencją mogą być gorsze właściwości mechaniczne liści i zmniejszona stabilność łąnu. Obserwacje Paponova i in. [47] sugerują, że zależności te mogą być szczególnie istotne u grochów wąsolistnych, które zwykle sprawniej akumulują N w tkankach, ale mniej efektywnie wykorzystują ten N w formowaniu biomasy niż grochy tradycyjne. Z drugiej strony, dokładnie nie wiadomo czy formy wąsolistne różnią się od tradycyjnie ulistnionych form grochu pod względem liczebności i aktywności brodawek korzeniowych. Nieliczne dostępne dane nie są tutaj jednoznaczne. Wydaje się jednak, że taka współzależność między fotosyntezą listowia a zaopatrzeniem brodawek w asymilaty może być szczególnie istotna dla wylegania grochów wąsolistnych, bowiem całkowity bilans fotosyntezy ich łąnu jest zawsze niższy niż u form tradycyjnie ulistnionych.

W tym kontekście, szczególnie interesujące są wyniki ostatnich badań Bourion i in. [16], którzy identyfikowali regiony QTL (ang. **Quantitative Trait Loci**) związane z różnymi aspektami gospodarki azotowej u grochu. Wyniki te potwierdziły znaczenie wcześniej wspomnianej konkurencji o C między listowiem a korzeniami oraz wykazały, że wiele QTLi odpowiedzialnych za właściwości korzeni i brodawek korzeniowych, RUE oraz akumulację N i C jest zlokalizowanych właśnie w regionie

⁴ Dostępne dane wskazują, że proces wiązania N₂ u strączkowych przebiega najintensywniej w początkowej fazie formowania strąków; po tym okresie intensywność ta często spada, co zwykle związane jest z szybko postępującym starzeniem i/lub zamieraniem liści.

„liściowego” genu *Afila* w grupie sprzężeniowej LG1. Stwierdzono jednocześnie, że recesywny allel *afila* ma negatywny wpływ na wiele z tych cech. Nie wiadomo jednak czy jest to efekt pleiotropii lokusa *af*, czy jego silnego sprzężenia z innymi loci. Niewątpliwie, kwestia ta wymaga pilnych rozstrzygnięć, bowiem może oznaczać niezbyt tutaj korzystną rolę recesywnego genu *afila* – tak przecież ważnego genu dla stabilności ładu grochu.

Podsumowanie

Groch siewny nie plonuje wiernie, a główną jego wadą jest skłonność do wylegania. Dlatego poprawa tych jego cech powinna być jednym z priorytetowych zadań programów genetyczno-hodowlanych. Niestety, nasza wiedza na temat różnych aspektów stabilności łąn grochu i ich wylegania jest ograniczona. Dotychczasowe sukcesy w ulepszaniu architektury i stabilności łąn grochu bazowały na selekcji materiałów hodowlanych pod względem prosto dziedziczonych cech takich jak długość łodygi i typ liścia, oraz wykorzystaniu genu *afila* determinującego wąsate, czepne liście. Modyfikacje te istotnie poprawiły sztywność łąnów i znacząco zredukowały poziom wylegania grochu. Jednak nie wyeliminowały tego zjawiska całkowicie, co sugeruje, że nie wszystkie możliwości zostały tutaj rozpoznane i wykorzystane w hodowli gatunku.

W opracowaniu przedstawiono wiele danych świadczących o tym, że pilne poszerzenie naszej wiedzy o wielu genetycznych, morfologiczno-fizjologicznych i anatomicznych aspektach wzrostu, rozwoju i plonowania roślin jest warunkiem powodzenia programów hodowlanych zmierzających do dalszego doskonalenia grochu pod tym względem. Dostępne dane wyraźnie sugerują, że zrealizowanie tego zadania będzie uzależnione od postępu przyszłych, szczegółowych badań nad gorzej odziedziczalnymi, i zapewne bardziej złożonymi genetycznie, fizjologicznymi i agrofizycznymi atrybutami roślin grochu. Takie kompleksowe badania powinny szczegółowiej opisywać dostępne kolekcje grochu przede wszystkim pod względem cech stanowiących o efektywności wykorzystania promieniowania słonecznego przez łąn, sprawności i aktywności fotosyntetycznej liści z różnych pięter łąnu, mechanizmów i wzorów dystrybucji asymilatów w roślinach, przebiegu konkurencji o N i C w łąnie, reakcji listowia i łodyg na zacienienie i zmienną jakość światła w łąnie, morfologiczno-anatomicznych cech łodyg i liści oraz rozmiarów i funkcjonowania korzeni w zmiennych warunkach środowiska. Biorąc pod uwagę specyfikę warunków glebowo-klimatycznych i gospodarczych w Polsce, krajowe ośrodki badawcze i placówki hodowlane powinny opracować nowy ideotyp grochu, specyficzny dla polskich warunków.

Kompleksowość problemu i względy metodyczne powodują, że są to trudne zadania, których realizacja wymaga ścisłej współpracy genetyków i hodowców grochu z przedstawicielami innych dyscyplin naukowych. Wiele wskazuje, że tylko taka integracja środowiska naukowego przyczyni się do dalszego postępu w doskonaleniu gatunku.

Literatura

- [1] Acikgoz E., Ustun A., Gul I., Anlarsal E., Tekeli A.S., Nizam I., Avcioglu R., Geren H., Cakmakci S., Aydinoglu B., Yucel C., Avci M., Acar Z., Ayan I., Uzun A., Bilgili U., Sincik M., Yavuz M. 2009. Genotype x environment interaction and stability analysis for dry matter and seed yield in field pea. *Spanish J. Agric. Res.* 7/1: 96–106.
- [2] Alvino A., Leone A. 1993. Response to low soil water potential in pea (*Pisum sativum* L.) genotypes with different leaf morphology. *Scientia Hort.* 53: 21–34.
- [3] Andrzejewska J. 2004. Czy wąsolistne odmiany grochu siewnego (*Pisum sativum* L.) są sukcesem nauki? *Post. Nauk Roln.* 4: 71–82.
- [4] Annicchiarico P., Iannucci A. 2008. Adaptation strategy, germplasm type and adaptive traits for field pea improvement in Italy based on variety responses across climatically contrasting environments. *Field Crops Res.* 108: 133–142.
- [5] Aschan G., Pfanzen H. 2003. Non-foliar photosynthesis – a strategy of additional carbon acquisition. *Flora* 198: 81–97.
- [6] Ayaz S., McKenzie B.A., McNeil D.L., Hill G.D. 2004. Light interception and utilization of four grain legumes sown at different plant populations and depths. *J. Agric. Sci.* 142: 297–308.
- [7] Ballaré C.L., Casal J.J. 2000. Light signals perceived by crop and weed plants. *Field Crops Res.* 67: 149–160.
- [8] Banniza S., Hashemi P., Warkentin T.D., Vandenberg A., Davis A.R. 2005. The relationship among lodging, stem anatomy, degree of lignification and resistance to mycosphaerella blight in field pea. *Can. J. Bot.* 83: 954–967.
- [9] Beeck C.P., Wroth J., Cowling W.A. 2006. Genetic variation in stem strength in field pea and its association with compressed stem thickness. *Aust. J. Agric. Res.* 57/2: 193–199.
- [10] Beeck C.P., Wroth J.M., Cowling W.A. 2008. Additive genetic variance for stem strength in field pea (*Pisum sativum*). *Aust. J. Agric. Res.* 59/1: 80–85.
- [11] Biarnes-Dumoulin V., Denis J.B., Lejeune-Henaut I., Eteve G. 1996. Interpreting yield instability in pea using genotypic and environmental covariates. *Crop Sci.* 36, 115–120.
- [12] Bilgili U., Uzun A., Sincik M., Yavuz M., Aydinolu B., Cakmakci S., Geren H., Avciolu R., Nizam I., Tekel S., Gül S., Anlarsal E., Yücel C., Avci M., Acar Z., Ayan I., Ustün A., Acikgoz E. 2010. Forage yield and lodging traits in peas (*Pisum sativum* L.) with different leaf types. *Turkish J. Field Crops* 15/1: 50–53.
- [13] Board J. 2001. Reducing lodging for soybean in low plant population is related to light quality. *Crop Sci.* 41: 379–384.
- [14] Boros L., Sawicki J. 1997. Ocena wybranych odmian i form w kolekcji grochu siewnego. cz II. Stabilność plonowania i współzależności cech. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 446: 107–112.
- [15] Bourion V., Laguerre G., Depret G., Voisin A-S., Salon C., Duc G. 2002. Criteria for selecting productive and stable pea cultivars. *Euphytica* 126: 391–399.
- [16] Bourion V., Rizvi S.M., Fournier S., de Larambergue H., Galmiche F., Marget P., Duc G., Burstin J. 2010. Genetic dissection of nitrogen nutrition in pea through a QTL approach of root, nodule and shoot variability. *Theor. Appl. Genet.* 121; 71–86.
- [17] Côté R., Gerrath J.M., Peterson C.A., Grodzinski B. 1992. Sink to source transition in tendrils of a semileafless mutant, *Pisum sativum* cv. Curly. *Plant Physiol.* 100: 1640–1648.
- [18] Fischinger S.A., Schulze J. 2010. The importance of nodule CO₂ fixation for the efficiency of symbiotic nitrogen fixation in pea at vegetative growth and during pod formation. *J. Exp. Bot.* 61: 2281–2291.
- [19] Fordoński G., Łapińska A. 1997. Stan i perspektywy uprawy roślin strączkowych w Polsce na tle krajów Unii Europejskiej. Komunikaty, Raporty, Ekspertyzy IERiGŻ, Warszawa: 409.
- [20] Franklin K.A. 2008. Shade avoidance. *New Phytol.* 179: 930–944.
- [21] Frechilla S., González E.M., Royuela M., Arrese-Igor C., Lamsfus C., Aparicio-Tejo P.M. 1999. Source of nitrogen nutrition affects pea growth involving changes in stomatal conductance and photorespiration. *J. Plant Nutr.* 22: 911–926.
- [22] Galvez L., González E.M., Arrese-Igor C. 2005. Evidence for carbon flux shortage and strong carbon/nitrogen interactions in pea nodules at early stages of water stress. *J. Exp. Bot.* 56: 2551–2561.
- [23] Gawłowska M., Świącicki W. 2007. Uprawa, rynek i wykorzystanie roślin strączkowych w Unii Europejskiej. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 522: 505–513.

- [24] Giunta F., Pruneddu G., Motzo R. 2009. Radiation interception and biomass and nitrogen accumulation in different cereal and grain legume species. *Field Crops Res.* 110: 76–84.
- [25] González E.M., Cabrerizo P.M., Royuela M., Aparicio-Tejo P.M., Arrese-Igor C. 2001. Nitrate reduction in tendrils of semi-leafless pea. *Physiol. Plant.* 111/3: 329–335.
- [26] González E.M., Arrese-Igor C., Aparicio-Tejo P.M., Royuela M., Koyro H-W. 2002. Osmotic adjustment in different leaf structures of semi-leafless pea (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress. *Develop. Plant Soil Sci.* 92/symp 6: 374–375.
- [27] Grabowska K., Banaszkiwicz B. 2009. Wpływ temperatury powietrza i opadów atmosferycznych na plonowanie grochu siewnego w środkowej Polsce. *Acta Agrophysica* 13(1): 113–120.
- [28] Harvey D.M., Goodwin J. 1978. The photosynthetic net carbon dioxide exchange potential in conventional and 'leafless' phenotypes of *Pisum sativum* L. in relation to foliage area, dry matter production and seed yield. *Ann. Bot.* 42: 1091–1098.
- [29] Heath M.C., Hebblethwaite P.D. 1985. Solar radiation interception by leafless, semi-leafless and leafed peas (*Pisum sativum*) under contrasting field conditions. *Ann. Appl. Biol.* 107: 309–318.
- [30] Huyghe C. 1998. Genetics and genetic modifications of plant architecture in grain legumes. *Agronomie* 18: 383–411.
- [31] Jasińska Z., Kotecki A. 2003. Rośliny strączkowe. W: Szczegółowa Uprawa Roślin, t. 2. Wydawnictwo AR Wrocław.
- [32] Jeuffroy M.H., Devienne F. 1995. A simulation model for assimilate partitioning between pods in pea during the period of seed set; validation in field conditions. *Field Crops Res.* 41: 79–89.
- [33] Jeuffroy M.H., Ney B. 1997. Crop physiology and productivity. *Field Crops Res.* 53: 3–16.
- [34] Kiełpiński M. 1981. Ocena wartości gospodarczej nowych morfotypów grochu otrzymanych z połączenia kilku cech morfologicznych ulistnienia i lodygi. Praca doktorska, AR Szczecin.
- [35] Kiełpiński M., Blixt S. 1982. The evaluation of the 'afile' character with regard to its utility in new cultivars of dry pea. *Agri. Hort. Genet.* XL: 51–74.
- [36] Kof E.M., Oorzhak S.A., Vinogradova I.A., Kalibernaya Z.V., Krendeleva T.E., Kukarskikh G.P., Kondykov I.V., Chuvashva E.S. 2004. Leaf morphology, pigment complex and productivity in wild-type and afile pea genotypes. *Russ. J. Plant Physiol.* 51/4: 449–454.
- [37] Kof E.M., Vinogradova I.A., Oorzhak S.A., Kalibernaya Z.V. 2006. The rates of shoot and root growth in intact plants of pea mutants in leaf morphology. *Russ. J. Plant Physiol.* 53/1: 116–125.
- [38] Książek J. 1996. Ocena plonowania wybranych odmian grochu w zależności od gęstości siewu. *Fragm. Agron.* 13/2: 95–106.
- [39] Lafond G., Evans L.E. 1981. A comparative study of conventional, leafless and semi-leafless phenotypes of peas: photosynthetic CO₂ fixation in vitro. *Can. J. Plant Sci.* 61: 665–671.
- [40] Lecoeur J., Ney B. 2003. Change with time in potential radiation-use efficiency in field pea. *Eur. J. Agron.* 19: 91–105.
- [41] Listowski A. 1983. Agroekologiczne Podstawy Uprawy Roślin. PWN Warszawa.
- [42] McDonald G.K. 2003. Competitiveness against grass weeds in field pea genotypes. *Weed Res.* 43: 48–58.
- [43] Monteith J.L. 1994. Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. *Agric. For. Meteorol.* 68: 213–220.
- [44] Nalborczyk E. 1993. Biologiczne uwarunkowania produktywności roślin strączkowych. *Fragm. Agron.* 4: 147–151.
- [45] Ney B. 1994. Modélisation de la croissance aérienne d'un peuplement de pois. W: Agrophysiologie du pois protéagineux. UNIP-ITCF-INRA, Paris: 39–48.
- [46] O'Connell M.G., O'Leary G.J., Whitfield D.M., Connor D.J. 2004. Interception of photosynthetically active radiation and radiation-use efficiency of wheat, field pea and mustard in a semi-arid environment. *Field Crops Res.* 85: 111–124.
- [47] Paponov I.A., Posepanov O.G., Lebedinskai S., Koshkin E.I. 2000. Growth and biomass allocation, with varying nitrogen availability, of near-isogenic pea lines with differing foliage structure. *Ann. Bot.* 85: 563–569.
- [48] Podleśny J., Książek J. 2009. Aktualne i perspektywiczne możliwości produkcji nasion roślin strączkowych w Polsce. *Studia i Raporty IUNG-PIB* 14: 111–132.
- [49] Poggio S.L., Satorre E.H., Dethiou S., Gonzalo G.M. 2005. Pod and seed numbers as a function of photothermal quotient during the seed set period of field pea (*Pisum sativum*) crops. *Eur. J. Agron.* 22: 55–69.
- [50] Ranalli P., Cubero J.I. 1997. Bases for genetic improvement of grain legumes. *Field Crops Res.* 53: 69–82.

- [51] Ridao E., Oliveria C.F., Conde J.R., Minguez M.I. 1996. Radiation interception and use, and spectral reflectance of contrasting canopies of autumn sown faba beans and semi-leafless peas. *Agric. For. Meteorol.* 79: 183–203.
- [52] Sawicki J., Boros L., Wawer A. 2000. Wpływ zagęszczenia roślin w łanie na cechy użytkowe trzech wąsolistnych genotypów grochu siewnego (*Pisum sativum* L.). *Biul. IHAR* 214: 253–261.
- [53] Sawicki J., Boros L. 2001. Sposoby działania genów warunkujących cechy związane z plonem nasion grochu. *Biul. IHAR* 216: 407–415.
- [54] Schiltz S., Munier-Jolain N., Jeudy C., Burstin J., Salon C. 2005. Dynamics of exogenous nitrogen partitioning and nitrogen remobilization from vegetative organs in pea revealed by ^{15}N in vivo labeling throughout seed filling. *Plant Physiol.* 137: 1463–1473.
- [55] Schouls J., Langelan J.G. 1994. Lodging and yield of dry peas (*Pisum sativum* L.) as influenced by various mixing ratios of a conventional and a semi-leafless cultivar. *J. Agron. Crop Sci.* 172: 207–214.
- [56] Schulze J., Temple G., Temple S.J., Beschow H., Vance C.P. 2006. Nitrogen fixation by white lupin under phosphorus deficiency. *Ann. Bot.* 98: 731–740.
- [57] Sinclair T.R. 2004. Increasing yield potential of legume crops – similarities and contrasts with cereals. Proc 4th Int Crop Sci Congress „New Directions for a Diverse Planet”, Brisbane, Australia: 1–12.
- [58] Sinclair T.R., Farias J.R., Neumaier N., Nepomuceno A.L. 2003. Modeling nitrogen accumulation and use in soybean. *Field Crops Res.* 81: 149–158.
- [59] Sinclair T.R., Muchow R.C. 1999. Radiation use efficiency. *Adv. Agron.* 65: 215–265.
- [60] Skubisz G., Świącicki W., Łabuda H. 2001. Determination of mechanical properties of pea stems. Proc 4th Eur Conf Grain Legumes, July 8–12, Cracow: 292.
- [61] Skubisz G., Kravtsova T.I., Velikanov L.P. 2007. Analysis of the strength properties of pea stems. *Int. Agrophysics* 21: 189–197.
- [62] Smith H., Whitlam G.C. 1997. The shade-avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. *Plant Cell Environ.* 20: 840–844.
- [63] Starck Z. 1995. Współzależność między fotosyntezą i dystrybucją asymilatów a tolerancją roślin na niekorzystne warunki środowiska. *Post. Nauk Rol.* 3: 19–35.
- [64] Starck Z. 1998. Fizjologiczne podstawy produktywności roślin. W: Podstawy Fizjologii Roślin, Kopcewicz J. i Lewak S. (red.), PWN Warszawa: 634–662.
- [65] Starck Z. 2004. Plastyczność współdziałania metabolizmu azotu i węgla w niekorzystnych warunkach środowiska. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.* 496: 85–102.
- [66] Strzałka K. 1998. Fotosynteza i chemosynteza. W: Podstawy Fizjologii Roślin, J. Kopcewicz, S. Lewak (red.), Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa: 229–284.
- [67] Swinhoe R., McCann M., Rameau C., Smith A., Wang T. 2001. Reinforcing stem architecture in peas. Proc 4th Eur Conf Grain Legumes, Cracow: 290–291.
- [68] Świącicki W.K., Wiatr K. 2001. Postęp w hodowli roślin strączkowych w Polsce w latach dziewięćdziesiątych. *Zesz. Nauk. AR Wrocław, Rolnictwo LXXXII(24)*: 131–147.
- [69] Świącicki W.K., Chudy M., Żuk-Gołaszewska K. 2007. Rośliny strączkowe w projektach badawczych Unii Europejskiej. *Zesz. Probl. Post. Nauk Roln.* 522: 55–65.
- [70] Tar'an B., Warkentin T., Somers D., Miranda D., Vandenberg A., Blade S., Woods S., Bing D., Xue A., DeKoeber D., Penner G. 2003. Quantitative trait loci for lodging resistance, plant height and partial resistance to mycosphaerella blight in field pea. *Theor. Appl. Genet.* 107: 1482–1491.
- [71] Tesfaye M., Samac D.A., Vance C.P. 2006. Radiation interception and radiation use efficiency of three grain legumes under water deficit conditions in a semi-arid environment. *Eur. J. Agron.* 25: 60–70.
- [72] Thomson B.D., Siddique K.H.M. 1997. Grain legume species in low rainfall Mediterranean-type environments. II. Canopy development, radiation interception and dry-matter production. *Field Crops Res.* 54: 189–199.
- [73] Uzun A., Bilgili U., Sincik M., Acikgoz E. 2005. Yield and quality of forage type pea lines of contrasting leaf types. *Eur. J. Agron.* 22: 85–94.
- [74] Voisin A.S., Salon C., Jeudy C., Warembourg F.R. 2003. Seasonal patterns of ^{13}C partitioning between shoots and nodulated roots of N_2 or nitrate fed *Pisum sativum* L. *Ann. Bot.* 91: 539–546.
- [75] Voisin A.S., Salon C., Jeudy C., Warembourg F.R. 2003. Root and nodule growth in *Pisum sativum* L. in relation to photosynthesis. *Ann. Bot.* 92: 557–563.
- [76] Voisin A.S., Salon C., Jeudy C., Warembourg F.R. 2003. Symbiotic N_2 -fixation activity in relation to C economy of *Pisum sativum* L. as a function of plant phenology. *J. Exp. Bot.* 54: 2733–2744.
- [77] Voisin A.S., Bourion V., Duc G., Salon C. 2007. Using an ecophysiological analysis to dissect genetic variability and to propose an ideotypes for nitrogen nutrition in pea. *Ann. Bot.* 100: 1525–1536.

- [78] Wiatr K. 1997–2009. Groch siewny. Syntezy wyników doświadczeń odmianowych (lata 1997–2009). Zeszyty 1122–1134. COBORU Słupia Wielka.
- [79] Zhang C., Tar'an B., Warkentin T., Tullu A., Bett K.E., Vandenberg B., Somers D.J. 2006. Selection for lodging resistance in early generations of field pea by molecular markers. *Crop Sci.* 46: 321–329.

Improving field pea (*Pisum sativum* L.) cultivars for better efficiency of solar radiation use

Key words: pea, canopy architecture, leaf morphology, photosynthesis, photosynthetic active radiation, use efficiency, lodging.

Summary

Although understanding of all causes of variation in seed yield and its stability is crucial for further improvements of field pea (*Pisum sativum* L.), our knowledge on various aspects of canopy structure and its lodging is still limited. Past genetic improvements in the architecture and stability of pea canopy were mainly associated with reduction of highly heritable plant height and introgression of the *afila* gene that controls the plant supporting tendrilled leaves. Markedly, these morphogenetic changes contributed to likely critical, but still less identified alterations in the structure and functions of whole plant canopy. Further enhancements in yielding stability and lodging resistance are unlikely without better understanding of the genetic, morpho-physiological and anatomical pieces of pea canopy. Hence, all those aspects need to be more closely addressed in future pea research.

As discussed in this review, there are emerging evidences that further gain in breeding more stable peas will depend upon our better knowledge on the genetic variation in and interactions between likely more genetically complex plant characteristics associated with radiation use efficiency, photosynthetic capacity of plant foliage, responses to shading and varying light qualities, assimilate distribution within the canopy, morpho-anatomical stem and leaf features and rooting properties. Considering complexity of the matter, co-ordination among researchers representative for various fields of plant biology would be helpful in gaining additional insights about all endo- and exogenous factors crucial for the reduced yielding stability and lodging inclinations of the species.

