

Postępy nauk rolniczych

Advances in Agricultural Sciences

4/2011

***Polska Akademia Nauk
Wydział Nauk
Biologicznych
i Rolniczych***

***Kwartalnik
nr 348 rok 63***

Rada Redakcyjna

A. Grzywacz (przewodniczący),
J. Haman, T. Krzymowski, J.J. Lipa,
A. Rutkowski, F. Tomczak, M. Truszczyński, J. Wilkin

Redakcja

A. Horubała (redaktor naczelny),
J. Buliński, A. Gawrońska-Kulesza, W. Józwiak, J. Zimny, T. Żebrowska,
R. Suska (sekretarz redakcji)

Adres Redakcji

00-901 Warszawa, Pałac Kultury i Nauki, pokój 2113
tel. 22 620 33 71, 22 656 60 14
e-mail: renata.suska@pan.pl

Wydanie publikacji finansowane ze środków PAN

Opracowanie redakcyjne, korekta i skład — Danuta Borecka

PL ISSN 0032-5547

Nakład 200 egz. Ark. wyd. 16. Ark. druk. 13,75.
Druk — PAN Warszawska Drukarnia Naukowa,
00-656 Warszawa, ul. Śniadeckich 8, tel./faks 22 628 87 77

Wybrane aspekty postępu biologicznego w hodowli pszenżyta (×*Triticosecale* WITTM. ex A. CAMUS)

Mateusz Labudda¹, Joanna Machczyńska¹, Henryk Woś², Piotr T. Bednarek¹

¹ Zakład Biochemii i Fizjologii Roślin,
Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin – Państwowy Instytut Badawczy,
Radzików k/Warszawy, 05-870 Błonie

² Hodowla Roślin Strzelce Sp. z o.o. Grupa IHAR – PIB, Oddział Borowo
e-mail: m.labudda@ihar.edu.pl

Słowa kluczowe: pszenżyto, hodowla roślin, postęp biologiczny

Wstęp

Nazwa botaniczna taksonu, który powstał w wyniku skrzyżowania pszenicy z żytem, brzmi ×*Triticosecale* – od *Triticum* (pszenica) i *Secale* (żyto). W Polsce zboże to przyjęło się nazywać pszenżytem, a w świecie upowszechniła się nazwa triticales. Według Międzynarodowego Kodeksu Nomenklatury Botanicznej kluczową rolę w ustaleniu autorstwa nazwy nowo opisywanego taksonu odgrywa nie tylko jej pierwsze przedstawienie w publikacji naukowej, ale również odpowiednie opisanie w formie diagnozy systematycznej. W przypadku pszenżyta za pierwszego autora nazwy naukowej uznaje się niemieckiego botanika Ludwiga Wittmacka. Jednak opisał on jedynie nazwę botaniczną bez opisu taksonomicznego. Pełnej diagnozy taksonomicznej wraz z podaniem nazwy naukowej dokonała francuska botanik Aimée Antoinette Camus. W takim przypadku według zasad nazewnictwa botanicznego w pracach naukowych podaje się skrót nazwiska drugiego autora, ewentualnie poprzedzony skrótem pierwszego i dopiskiem ‘ex’, dlatego też nazwa pszenżyta jako jednostki taksonomicznej brzmi ×*Triticosecale* WITTM. ex A. CAMUS, gdzie znak mnożenia wskazuje na międzyrodzajowego mieszańca.

Pszenżyto (×*Triticosecale* WITTM. ex A. CAMUS) według systemu Reveala – jednego z nowoczesnych systemów klasyfikacji roślin okrytonasiennych należy do klasy jednoliścienne (*Liliopsida* BRONGN.), podklasy komelinowe (*Commelinidae* TAKHT.), nadrzędu sitopodobne (*Juncanae* TAKHT.), rzędu wiechlinowce (*Poales* SMALL), ro-

dziny wiechlinowate (*Poaceae* (R. BR.) BARNH.) [15]. Jako nowy takson powstało w wyniku krzyżowania oddalonego, które miało na celu nagromadzenie w jednej formie mieszańcowej wartościowych cech pszenicy i żyta. Pszenżyto zawierając w sobie genom *Secale* oraz część genomu *Triticum* charakteryzuje się zarówno zdolnością tworzenia plonu wysokiej jakości, który użytkowany jest głównie na cele paszowe, jak i odpornością na stesy abiotyczne i biotyczne [1]. Ziarniaki pszenżyta zawierają więcej białka, składników mineralnych oraz lizyny w porównaniu z pszenicą, ryżem czy kukurydzą przy równoczesnym zachowaniu podobnego poziomu witamin w odniesieniu do pszenicy [6].

Powstanie taksonu i początki polskiej hodowli

Historię hodowli tego gatunku zapoczątkował Wilson, który to w latach 1875–1876 w Edynburgu w Szkocji uzyskał i opisał dwie sterylne rośliny mieszańcowe, powstałe w wyniku bezpośredniego krzyżowania pszenicy z żytem [21, 24, 25]. Pierwotne formy pszenżyta o różnym stopniu ploidalności otrzymywano krzyżując diploidalne żyto z różniącymi się pod względem liczby chromosomów gatunkami z rodzaju *Triticum*, a następnie podwajaniu liczby chromosomów u płonnych mieszańców pokolenia F_1 [14]. Najstarszą uzyskaną formą mieszańcową, powstałą w wyniku skrzyżowania pszenicy heksaploidalnej (*Triticum aestivum* L.; $2n = 6x = 42$) z żytem diploidalnym (*Secale cereale* L.; $2n = 2x = 14$) było pszenżyto oktaploidalne ($2n = 8x = 56$) [14]. Krzyżując pszenicę diploidalną *Triticum monococcum* L. var. *macedonicum* ($2n = 2x = 14$) z żytem diploidalnym ‘Dańkowskie Złote’ ($2n = 2x = 14$) otrzymano amfiploid – pszenżyto tetraploidalne [31, 32]. Przeprowadzając natomiast krzyżowanie pszenicy heksaploidalnej ($2n = 6x = 42$) z żytem tetraploidalnym ($2n = 4x = 28$), podjęto próby wyprowadzenia pszenżyta dekaploidalnego ($2n = 10x = 70$), jednakże uzyskane mieszańce cechowały się słabym wigorem, były nieplodne i niestabilne cytogenetycznie [25]. Optymalnym poziomem ploidalności dla pszenżyta okazała się heksaploidalność. Pszenżyto heksaploidalne ($2n = 6x = 42$) otrzymano krzyżując tetraploidalne gatunki pszenicy ($2n = 4x = 28$) *Triticum durum* DESF. i *Triticum turgidum* L. z żytem *Secale cereale* L. lub innymi gatunkami z rodzaju *Secale* (np. z *Secale montanum*). Obecnie na świecie większość uprawianych odmian oraz wszystkie odmiany krajowe to odmiany heksaploidalne [14].

W Polsce próby hodowli pszenżyta ozimego podjęto w XIX wieku, jednakże dopiero tuż przed wybuchem II Wojny Światowej zarejestrowano pierwszą odmianę – pszenżyto ‘Kruszyńkowskie’ [4]. Odmiany przeznaczone do produkcji towarowej zaczęły powstawać w Polsce na początku lat 80. ubiegłego wieku. Prekursorową odmianą zarejestrowaną w 1982 roku była ozima forma ‘Lasko’, która – ze względu na swoją wysoką skłonność do wymarzania – przeznaczona była głównie na cele eksportowe. Wyleganie plantacji, które może w znacznym stopniu spowodować straty ilościowe i jakościowe w plonie ziarna jest dużym ograniczeniem w uprawie

pszenżyta ozimego, dlatego też istotnym postępowaniem w hodowli było wyhodowanie odmian półkarłowych. Pierwszą zarejestrowaną w Polsce odmianą półkarłową był 'Fidelio' (1997). W produkcji rolniczej znajdują się również jare formy pszenżyta, z których, jako protoplastę, w 1987 roku zarejestrowano 'Jago' [4].

Optymalny model odmiany pszenżyta ozimego

Prof. Czesław Tarkowski, prof. Tadeusz Wolski oraz dr Walenty Maćkowiak, którzy w istotny sposób przyczynili się do rozwoju hodowli roślin w Polsce i na świecie, zdefiniowali cechy, jakimi powinna być obdarzona dobra odmiana *Triticosecale*. Na tle innych roślin rolniczych w celu zachowania konkurencyjności i opłacalności uprawy tego zboża określono, że plon ziarna powinien zawierać się w przedziale od 5 do 10 ton · ha⁻¹. Zwrócono również uwagę na właściwości technologiczne i strawność ziarna. Odmiany powinny zawierać co najmniej 12% białka w suchej masie ziarniaków, natomiast formy przeznaczone do wypieku pieczywa cechować się obecnością od 30% mokrego glutenu. Pszenżyto musi być odporne na porastanie ziarna oraz charakteryzować się tolerancją na obniżone pH gleby, odpornością na wymarzenie, wyleganie i porażenie chorobami oraz zdolnością tworzenia dobrej jakości plonu na glebach kompleksu żytniego dobrego [37].

Obecnie ocenia się potencjał plonowania pszenżyta na około 20 t · ha⁻¹, a do celów wypiekowych mąka z pszenżyta nie musi zawierać 30% glutenu, ale cechować się wysoką liczbą opadania (min. 200 s) [Woś 2011; badania własne, niepublikowane].

Kierunki hodowli pszenżyta ozimego w Polsce

W Polsce realizowane są programy ukierunkowane na wyprowadzenie form odpornych na wymarzenie, wyleganie, porastanie, choroby podstawy źdźbła, liści i kłosa czy też obdarzonych tolerancją na wysokie stężenie jonów glinu w podłożu oraz niskie pH gleby. Szczególny nacisk kładziony jest na wytworzenie wiernie i wysoko plonujących odmian, również na glebach niskiej jakości oraz na uzyskiwanie wartościowych form pastewnych czy też do produkcji bioetanolu [16, 17, 38]. Pszenżyto w małej skali użytkowane jest również do wypieku chleba oraz do produkcji zielonej biomasy do biogazowni [Woś 2011; badania własne, niepublikowane].

Wartość paszowa ziarna. Ziarno form jarych i ozimych pszenżyta w Polsce przeznaczone jest na paszę dla drobiu oraz trzody chlewnej. W ostatnim przypadku udział pszenżyta w karmie może stanowić nawet 70%, dlatego też potrzebne są odmiany o podwyższonej strawności dla zwierząt monogastrycznych.

Genom żyta warunkuje obecność substancji antyżywniowych (głównie polisacharydów) w plonie ziarna pszenżyta. Istotne jest zmniejszanie poziomu lub wyeliminowanie

nowanie ich z ziarna, ponieważ związki te ograniczają wykorzystanie pszenżyta w mieszankach paszowych np. dla młodych kur [10].

Tolerancja na słabsze warunki edaficzne. W Polsce udział gleb kwaśnych i bardzo kwaśnych wynosi w pięciu województwach 61–80%, w dziewięciu 41–60% i tylko w dwóch (Opolskie, Kujawsko-Pomorskie) 21–40% [18]. Z tego względu kierunek hodowli pszenżyta na tolerancję podwyższonego stężenia jonów glinu jest prowadzony od wielu lat i dzisiaj nie umniejsza się jego znaczenia.

Odporność na choroby. W okresie wprowadzania do produkcji rolniczej pierwszych odmian pszenżyta było ono odporne na szerokie spektrum patogenów. Po około 20 latach funkcjonowania w uprawie wytworzyły się nowe rasy mączniaka, które w największym stopniu przyczyniły się do złamania odporności pszenżyta na choroby. Żadna z innych chorób tak silnie i tak szybko nie porażała roślin jak mączniak prawdziwy *Blumeria graminis*. Należy dodać, że obecnie pszenżyto bardzo często jest porażane przez izolaty pszenżytnie jak i pszeniczne. Nowe odmiany pszenżyta najczęściej charakteryzują się podwyższoną odpornością na mączniaka prawdziwego. Taka sytuacja wymaga od hodowców poszukiwania nowych źródeł odporności na wyżej wymieniony patogen i ostrej selekcji w kierunku odporności [Woś 2011; badania własne, niepublikowane].

Odporność pszenżyta na pozostałe choroby jest raczej zadawalająca, ponieważ hodowcy pozbywają się form wrażliwych na: rdze, choroby podstawy źdźbła i korzeni, sporysz, septoriozę, fuzariozę kłosów, pleśń śniegową [2, 3, 5, 7, 9, 19, 39, 40, 41, 42, 44, 45].

Warto zaznaczyć, że w programach hodowlanych do wytwarzania form odpornych na patogeny coraz częściej wykorzystywane są metody kultur *in vitro* [5].

Heterozja. W pracach nad strategicznymi kierunkami hodowli pszenżyta korzystne jest wykorzystywanie zjawiska heterozji, jakie można uzyskać w odmianach mieszańcowych F₁. W hodowli heterozyjnej pszenżyta w Polsce głównie wykorzystuje się cytoplazmatyczną męską sterility *Triticum timopheevi* [26, 30, 33]. Ponadto, w Instytucie Hodowli i Aklimatyzacji Roślin – Państwowym Instytucie Badawczym w Radzikowie prowadzone są prace hodowlane z użyciem żytniej cytoplazmy sterylizującej typu Pampa (dr B. Łapiński). Dr S. Nalepa w amerykańskiej firmie Resource Seeds wykorzystywał cytoplazmy *Aegilops sharonensis* oraz *Aegilops juvenalis* [informacja ustna]. Wyniki badań nad hodowlą form mieszańcowych wskazują na różny poziom efektu heterozji cech użytkowo-rolniczych u mieszańców pokolenia F₁ [43]. Z analiz wynika, że niektóre formy mieszańcowe F₁ pszenżyta ozimego otrzymane z wykorzystaniem systemu męskiej sterility *T. timopheevi* wykazały heterozję plonu ziarna w zakresie 10–20% [13]. Prowadzone prace w polskich ośrodkach hodowlanych: Hodowli Roślin Strzelce Grupa IHAR – PIB oraz Hodowli Roślin Danko dają realne szanse na otrzymanie w krótkim czasie wysokopiennej, pierwszej polskiej odmiany heterozyjnej pszenżyta ozimego.

Biologia molekularna w postępie hodowlanym

Obok stosowania tradycyjnych metod w hodowli pszenżyta wraz z rozwojem technik biologii molekularnej, coraz większą uwagę przywiązuje się do wykorzystywania markerów molekularnych, czyli łatwo rozpoznawalnych znaczników sprzężonych z cechami fenotypowymi, które często mają znaczenie użytkowe [8]. Jak dotąd, badania molekularne użyteczne dla hodowli pszenżyta były podejmowane przez nielicznych badaczy. Oceniając genetyczną różnorodność materiałów hodowlanych dowiedziono, że jest ona relatywnie niewielka [11, 34, 35]. Natomiast na podstawie markerów AFLP (polimorfizm długości amplifikowanych fragmentów DNA) o wysokim stopniu podobieństwa odmian donosili Tyrka i Kociuba [36]. Warto jednak zwrócić uwagę na fakt, że wynik AFLP zależy od stosowanego wariantu metody. Dowiedziono, że markery AFLP^{EcoRI/MseI} wykazują się mniejszą zdolnością dyskryminującą badanych form pszenżyta ozimego aniżeli markery AFLP^{KpnI/MseI} [Labudda i in. w przygotowaniu]. Przeprowadzone badania własne wskazują na duży dystans genetyczny między formami z Hodowli Roślin Strzelce Grupa IHAR – PIB oraz Hodowli Roślin Danko. Wyniki oparte o znaczniki RAPD (polimorfizm losowo amplifikowanych fragmentów DNA) wskazują również na duże podobieństwo genetyczne badanych odmian [22].

Aktualny stan wiedzy o mapowaniu genomu pszenżytniego jest fragmentaryczny. W literaturze naukowej napotkano na nieliczne prace związane z tym zagadnieniem. Badając zdolność namnażania pszenżyta w kulturach *in vitro* wykryto kilka QTL'i (*loci* cech ilościowych). Jeden zmapowano na pszenicznym chromosomie 6B oraz drugi na żytnim 4R. Zidentyfikowane dwa rejony w dużej mierze odpowiedzialne były za indukcję embriogenezy [12]. Inny QTL lokalizowany na chromosomie 6B miał wpływ na całkowitą liczbę uzyskiwanych roślin z kultur zarodków. Natomiast na chromosomie 3R odnaleziono QTL odpowiedzialny za efektywność fotosyntezy haploidalnych roślin regenerowanych z mikrospor. Zmapowano także QTL'e na chromosomach 1B, 1R, 4R i 7R, które w dużej mierze przyczyniały się do kontroli całkowitej liczby otrzymywanych roślin z 1000 wyłożonych pylników [12]. W innych badaniach przeprowadzonych na pszenżycie ozimym odmiany 'Bogo' zidentyfikowano QTL'e częściowej odporności na *Stagnospora nodorum*, które odpowiednio ulokowane były na chromosomach 4B, 5B i 6A [28]. W ramach grantu zamawianego (PBZ 2/3/2006) stosując zarówno mapowanie genetyczne jak i asocjacyjne poszukiwano markerów tolerancyjności na glin u pszenżyta. W wyniku przeprowadzonych badań zidentyfikowano szereg markerów DArT ukierunkowanych np. na gen kodujący transporter jabłczanowy [Niedziela i in. w przygotowaniu].

Podsumowanie

Pszenżyto ozime dzięki uzyskanemu biologicznemu postępowi w hodowli jest od kilku lat najwyższym plonującym zbożem w doświadczeniach Centralnego Ośrodka Badań Odmian Roślin Uprawnych w Słupi Wielkiej. W Polsce w 2009 r. powierzchnia zasiewów pszenżyta wyniosła 1465 tys. hektarów, jednak z powodu procesów ekstensyfikacji gospodarowania użytkami ornymi, zaniedbań i uproszczeń w zabiegach agrotechnicznych oraz prowadzenia uprawy głównie na słabych glebach kompleksów żytnich (dobrych i słabych), uwarunkowany genetycznie potencjał możliwości produkcyjnych gatunku jest stosunkowo słabo wykorzystywany i oscyluje jedynie w okolicach 50% [20, 23, 27, 29].

Podejmowanie i kontynuowanie szeroko zakrojonych badań pszenżyta, również na poziomie molekularnym, stwarza realne szanse na zrealizowanie dotąd nieosiągniętych celów określonych w optymalnym modelu odmiany.

Literatura

- [1] Ammar K., Mergoum M., Rajaram S. 2004. The history and evolution of triticale. *Plant Production and Protection Paper* 1–11.
- [2] Arseniuk A., Czembor H.J., Sowa W., Krysiak H., Zimny J., Arseniuk E., Czembor H.J. 1995. Genotypowa reakcja pszenżyta, pszenicy i żyta na inokulację *Stagonospora* (= *Septoria*) *nodorum* w warunkach polowych oraz *S. nodorum* i *Septoria tritici* w warunkach kontrolowanych. *Biul. IHAR* 195/196: 209–246.
- [3] Arseniuk E., Czembor H.J. 1993. Zakres specjalizacji pasożytniczej w populacjach *Septoria* spp. w stosunku do pszenżyta (\times *Triticosecale* WITTMACK) i pszenicy (*Triticum aestivum* L.). W: Biotyczne środowisko uprawne a zagrożenia chorobowe roślin. Materiały Sympozjum Olsztyn, 7–8 września, 1993: 67–78.
- [4] Arseniuk E., Krzymuski J., Martyniak J., Oleksiak T. 2003. Historia hodowli i nasiennictwa na ziemiach polskich w XX wieku. Krzymuski J. (red.). Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin, Radzików: 76–77.
- [5] Arseniuk E., Sodikiewicz W. 2002. Study of phenotypic traits of partial resistance to *Stagonospora nodorum* in winter triticale introgressive lines, commercial cultivars and dihaploid lines. *Eucarpia*, Poland, Vol. I: 163–177.
- [6] Barnett R.D., Stanley R.L., Chapman W.H., Stith R.L. 1971. Triticale. New feed and forage crop for Florida. *Sunshine State Agric. Res.* 12–14.
- [7] Barthelmeus M., Gossmann M. 2002. Untersuchungen zum Halm – und Ährenbefall von Triticale mit pilzlichen Pathogenen. *Mitt. Biol. Bundesanst. für Land – und Forstwirt.* Berlin-Dahlem. 390: 343.
- [8] Bednarek P.T., Chwedorzewska K.J. 2001. Markery molekularne, ich charakterystyka genetyczna oraz wybrane zastosowania w analizie genetycznej roślin (Molecular markers, their genetic background and some applications in plant genetics). *Biotechnologia* 52: 9–34.
- [9] Bleich A., Schutzieler E., Schutzieler G. 1986. Zum Auftreten von Krankheiten bei Triticale. *Nach. l. Pflanzenschutz DDR.* Bd. 43. 10: 204–206.
- [10] Boros D. 2002. Physico-chemical quality indicators suitable in selection of triticale for high nutritive value. *Eucarpia*, Poland, Vol. I: 239–244.
- [11] González J.M., Jouve N., Gustafson J.P., Muñoz L.M. 2002. A genetic map of molecular markers in \times *Triticosecale* Wittmack. W: Proc. of the 5th Int. Triticale Symp., IHAR Radzików, Poland, 30 June–5 July 2002, vol. II: 85–93.
- [12] González J.M., Muñoz L.M., Jouve N. 2005. Mapping of QTLs for androgenetic response based on a molecular genetic map of \times *Triticosecale* WITTMACK. *Genome* 48: 999–1009.
- [13] Góral H. 2001. Mieszańce F₁ pszenżyta ozimego z cytoplazmą *Triticum timopheevi*. *Biul. IHAR* 220: 81–90.
- [14] Gruszecka D.B. 2005. Zarys genetyki zbóż. W: Górny A.G. (red.); Pszenżyto, kukurydza i owies. Instytut Genetyki Roślin, Poznań: 15–121.
- [15] <http://www.crescentbloom.com/Plants/Genus/T/R/Triticosecale.htm> (26.08.2010).

- [16] <http://www.danko.pl/go.live.php/PL-H39/hodowla-pszenzyta.html> (20.09.2010).
- [17] <http://www.hr-strzelce.pl/index.php/hodowla/pszenzyto-jare-i-ozime> (20.09.2010).
- [18] Janczyszyn T. 2002. Top Agrar Polska 11: 46–48 (cytowanie za: Maćkowiak W. 2003. Ocena postępu i strategiczne kierunki hodowli pszenżyta w Polsce. *Biul. IHAR* 230: 127–142).
- [19] Janusauskaite D. 2003. Kvietrugių (*Triticosecale* WITTM.) Grybinių ligų plitimo ypatumai vakaru lietuvių ir žals mazinimo tyrimai: Doktoro dis. Satrauka: (06B). Lietuvos žemdirbystės institutas. Dotnuva – Akademija: 30.
- [20] Jaśkiewicz B., Cyfert R. 2005. Charakterystyka i technologia uprawy odmian pszenżyta ozimego. IUNG – PIB–IHAR–COBORU, Puławy–Radzików–Słupia Wielka: 1–31.
- [21] Jenkins B.C. 1969. History of development of some presently promising hexaploid triticales. *Wheat Inf. Service* 78: 18–20.
- [22] Kramek A. 2008. Wykorzystanie markerów RAPD do oceny zróżnicowania genotypowego polskich odmian pszenżyta ozimego. *Biul. IHAR* 248: 43–51.
- [23] Maćkowiak W. 2003. Ocena postępu i strategiczne kierunki hodowli pszenżyta w Polsce. *Biul. IHAR* 230: 127–142.
- [24] Müntzing A. 1974. Historical review of the development of triticales. Proc. Int. Symp. “Triticale”, El Batan, Mexico, 1–3 October 1973, Int. Develop. Res. Centre Monogr., Ottawa, Canada: 13–30.
- [25] Müntzing A. 1979. Triticale results and problems. Supplement X to J. of Plant Breed. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg: 103.
- [26] Nalepa S. 1990. Hybrid triticales: present and future. Proc. Second Intern. Triticale Symposium, Passo Fundo, Rio Grande do Sul, Brazil, 1–5 October 1990: 402–407.
- [27] Oleksiak T. 2000. Pszenżyto w produkcji – wykorzystanie efektów hodowli. *Folia Univ. Agric. Stet. Agricultura* 206, 82: 199–204.
- [28] Reszka E., Song Q., Arseniuk E., Cregan P.B., and Ueng, P. P. 2007. The QTL controlling partial resistance to *Stagonospora nodorum* blotch disease in winter triticales Bogo. *Plant Pathol.* 16: 161 — 167.
- [29] Rocznik statystyczny GUS. 2009. Użytkowanie gruntów, powierzchnia zasiewów i pogłowie zwierząt gospodarskich w 2009 r., Warszawa.
- [30] Salach-Warzecha K., Staszewski Z. Warzecha R. 1994. Męska sterylność u pszenżyta heksaploidalnego. *Zesz. Nauk. AR Szczec.* 162: 235–237.
- [31] Sodikiewicz W. 1984. Amphiploid *Triticum monococcum* L. *Secale cereale* L. (AARR) – A new form of tetraploid triticales. *Cereale Res. Com.* 12 (1–2): 35–40.
- [32] Sodikiewicz W. 1997. Synteza allotetraploidów pszeniczo-żytnich w procesie introgresji genów *Triticum monococcum* L. ($2n = 14$) do pszenżyta heksaploidalnego ($2n = 6x = 42$) (*xTriticosecale* WITTMACK). PAN Poznań, Rozprawy i monografie 7: 1–109.
- [33] Spiss L., Góral H. 1994. Hodowla form męskosterylnych i przywracających płodność pszenżyta. *Zesz. Nauk. AR Szczec.* 162: 243–246.
- [34] Stojalowski S., Góral H. 2002. Wykorzystanie markerów RAPD i ISSR do różnicowania linii CMS pszenżyta ozimego z cytoplazmą *T. timopheevi*. *Folia Univ. Agric. Stet. Agricultura* 228, 91: 161–166.
- [35] Tams S.H., Melchinger A.E., Oettler G., Bauer E. 2002. Assessment of genetic diversity in European winter triticales using molecular markers and pedigree data. W: Proc. of the 5th Int. Triticale Symp., IHAR Radzików, Poland, 30 June–5 July. Vol. I: 95–103.
- [36] Tyrka M., Kociuba W. 2002. Ocena zróżnicowania genetycznego odmian pszenżyta ozimego 6x za pomocą zmodyfikowanej metody AFLP. *Folia Univ. Agric. Stet. Agricultura* 228, 91: 185–190.
- [37] Wolski T. 1989. Kierunki hodowli pszenżyta oraz metody oceny. Biologia pszenżyta. PWN, Warszawa: 172–215.
- [38] Wolski T., Pojmaj M.S., Banaszak Z., Czerwińska E., Bogacki J., Marciniak K., Szołkowski A. 2000. Poprawienie wartości użytkowych pszenżyta ozimego w 30-letniej hodowli w Danko. *Biul. IHAR* 214: 95–104.
- [39] Woś H. 1991. Odporność liści siewek i roślin dorosłych pszenżyta na *Leptosphaeria nodorum* MULL. *Roc. Nauk Rol. Ser. E*, 21 (1/2): 25–30.
- [40] Woś H., Maćkowiak W. 1995. Odporność polskich odmian pszenżyta ozimego na *Stagonospora nodorum*. *Biul. IHAR* 195/196: 183–189.
- [41] Woś H., Maćkowiak W., Apolinarska B. 1995. Wstępne wyniki nowej metody określania odporności pszenżyta ozimego na *Puccinia recondita*. *Biul. IHAR* 195/196: 191–196.
- [42] Woś H., Maćkowiak W., Mazurkiewicz L., Milewski G., Budzianowski G. 1994. Podatność pszenżyta jarego na rdzę brunatną (*Puccinia recondita*). *Zesz. Nauk AR Szczec.* 162: 277–280.

- [43] Woś H., Metzger R.J., Łukaszewski A.J., Cygankiewicz A. 2002. The effect of the D – genome chromosome substitutions and of translocations of chromosome 1 D on some quality and agronomic parameters of winter triticale. *Eucarpia*, Poland, Vol. II: 59–69.
- [44] Zamorski Cz. 1995. Rozwój diagnostyki rdzy żółtej (*Puccinia striiformis* WESTEND) pszenic i pszenżyta. *Biul. IHAR* 195/196: 247–250.
- [45] Zamorski Cz., Schollenberger M. 1995. Występowanie chorób pszenżyta w Polsce. *Biul. IHAR* 195/196: 197–207.

Selected aspects of biological progress in the breeding of triticale (×*Triticosecale* WITTM. ex A. CAMUS)

Key words: triticale, plant breeding, biological progress

Summary

Triticale (×*Triticosecale* WITTM. ex A. CAMUS) the intergeneric hybrid between wheat and rye, has gained considerable importance in recent years in Poland as a feed grain, due to its high yield, favourable amino acid composition and performance in less productive environments.

In this paper some achievements and problems of Polish triticale breeding were described, as well as its major breeding directions.

Ekologiczna produkcja roślinna a ekologiczny chów świń

Karolina Szulc, Ewa Skrzypczak

*Katedra Hodowli i Produkcji Trzody Chlewnej
Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu,
ul. Wołyńska 33, 60-637 Poznań
e-mail: karolasz@jay.au.poznan.pl*

Słowa kluczowe: ekologiczna produkcja roślinna i zwierzęca, ekologiczny chów świń

Wstęp

Po wejściu Polski do Unii Europejskiej globalna produkcja rolnicza liczona w cenach stałych wynosiła średnio rocznie 58,5 mld złotych i była o 2,5% wyższa niż w latach 2001–2003. Równoległe postępowały zmiany w strukturze tej produkcji [12]. Przemiany te, aczkolwiek widoczne, nadal są słabe i nie powodują zasadniczych przeobrażeń strukturalnych w polskim rolnictwie. Warunki, w których rolnictwo polskie funkcjonuje po akcesji dały zaledwie pierwszy impuls dla tych zmian. Nadal największym mankamentem struktury obszarowej polskiego rolnictwa jest to, że większość zasobów ziemi rolniczej znajduje się we władaniu małych i średnich gospodarstw [15].

Zanim sytuacja ulegnie zmianie minie zapewne sporo czasu. Dlatego konieczne jest szukanie sposobów podniesienia konkurencyjności polskich gospodarstw w warunkach, jakie istnieją. Rozwiązaniem może być przestawienie niektórych z nich na produkcję ekologiczną. Stwarza to szansę podniesienia ich rentowności. Sprzyjają temu działania na rzecz integracji produkcji rolniczej z ochroną środowiska przyrodniczego, w tym działania na rzecz rolnictwa ekologicznego. Zajmują one bardzo ważne miejsce wśród unijnych instrumentów wsparcia rozwoju obszarów wiejskich [1, 3]. W naszym kraju historia rolnictwa ekologicznego jest powiązana z wprowadzeniem biodynamicznej metody gospodarowania. Ta alternatywna metoda prowadzenia gospodarki rolniczej pojawiła się już w latach 30. XX wieku [7]. Obecnie rolnictwo ekologiczne rozwija się systematycznie [13]. Według stanu na dzień 31 grudnia 2010 roku

w Polsce działalność prowadziło 20626 producentów ekologicznych, to jest ok. 20% więcej niż rok wcześniej [14].

Tendencja ta jest zgodna z trendem światowym. Ekologiczna produkcja żywności jest coraz bardziej popularna w państwach wysokorozwiniętych [23]. Związane jest to z coraz większymi wymaganiami konsumentów. Domagają się zdrowej i bezpiecznej żywności, produkowanej w warunkach atrakcyjnego, bioróżnorodnego środowiska z maksymalnym wykorzystaniem biologicznej walki ze szkodnikami i patogenami [4]. Zdania na temat jakości produktów ekologicznych są podzielone [23]. Jednak bez względu na wyniki badań naukowych produkty ekologiczne, pomimo swoich wysokich cen, są coraz częściej kupowane.

Celem niniejszego opracowania było przedstawienie specyfiki ekologicznej produkcji roślinnej i jej powiązań z produkcją zwierzęcą na przykładzie gospodarstw łączących ekologię z zachowaniem zasobów genetycznych rodzimych zwierząt.

Material i metody

Material do opracowania zebrano na podstawie ankiet. Ankiety przeprowadzono w 12 certyfikowanych gospodarstwach ekologicznych utrzymujących świnie rodzimej rasy złotnickiej pstrej. W gospodarstwach tych w ramach Programu Rozwoju Obszarów Wiejskich 2007–2013 łączono pakiet „rolnictwo ekologiczne” z pakietem „ochrona zasobów genetycznych zwierząt gospodarskich”. Kwestionariusz pytań, którym posłużono się w pracy składał się z 2 części. Część pierwsza zawierała pytania dotyczące ogólnej charakterystyki badanych gospodarstw. Część druga pytania szczegółowe, odnoszące się do produkcji roślinnej oraz zwierzęcej i ich wzajemnych zależności. Przeprowadzono również ocenę zachwaszczenia w uprawach zbóż metodą wzrokowo-szacunkową.

Wyniki i dyskusja

Ogólna charakterystyka gospodarstw ekologicznych

Na podstawie przeprowadzonych ankiet stwierdzono, że wszystkie badane gospodarstwa były farmami rodzinnymi. Cechowały się zróżnicowaną powierzchnią (rys. 1). Na 12 ankietowanych farm tylko dwie miały powierzchnie poniżej 10 ha. Potwierdza to wyniki raportu MRiRW. Obecnie średnia powierzchnia gospodarstw ekologicznych przekracza 25 ha, przy średniej krajowej ok. 10 ha dla gospodarstw konwencjonalnych [14].

W badanych gospodarstwach stwierdzono gleby następujących klas (można było wskazać więcej niż jedną odpowiedź): klasy: III – dwukrotnie, IV – ośmiokrotnie, V – ośmiokrotnie, VI – sześciokrotnie, w jednym przypadku VI b, przy czym były to gleby lekkie lub średnie. Przeważały więc gleby klasy IV i V.



Rysunek 1. Charakterystyka wielkości ankietowanych gospodarstw ekologicznych (cyfry oznaczają liczbę gospodarstw)

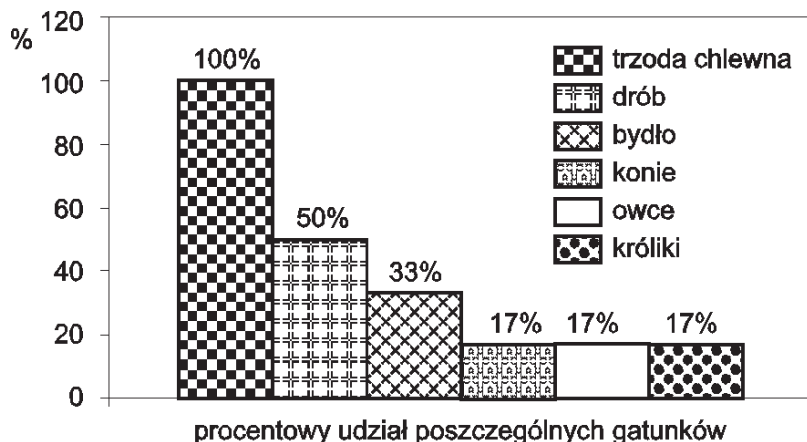
Z tego powodu wśród przyczyn jakie deklarowali rolnicy (można było wskazać więcej niż jedną odpowiedź) jako powody przestawienia się na produkcję ekologiczną najczęściej wymienianą była słaba klasa bonitacyjna gleb (7 odpowiedzi). Pozostałymi przyczynami były:

- chęć sprawdzenia się w nowej roli (6 odpowiedzi),
- niewielka powierzchnia gospodarstwa (4 odpowiedzi),
- chęć skorzystania z dotacji (4 odpowiedzi),
- chęć produkcji zdrowej żywności (4 odpowiedzi),
- podatność posiadanych gruntów na przesuszanie (3 odpowiedzi),
- nieopłacalność dotąd prowadzonej produkcji konwencjonalnej (2 odpowiedzi).

Spośród wymienionych przyczyn godna uwagi jest kwestia zainteresowania dotacjami. Na problem ten wskazywał także Szymona [20]. Autor ten zauważył, że gospodarstwa ekologiczne w Polsce charakteryzują się niską efektywnością ekonomiczną, a ich właściciele są głównie zainteresowani dotacjami, otrzymywanymi w ramach realizacji programu rolnośrodowiskowego. W badaniach własnych zainteresowanie dotacjami nie było główną przyczyną przestawienia się na ekologię. Częściej jako powody przekształcenia farm zgłaszano chęć sprawdzenia się w nowej roli oraz produkowania zdrowej żywności. Jest to zjawisko pozytywne choćby w świetle poglądów Klepackiego [11]. Autor ten stwierdził, że obecnie wśród rolników trwa proces polaryzacji. Z jednej strony krystalizuje się grupa rolników, będących w stanie konkurować z najlepszymi producentami z całej UE. Z drugiej ujawnia się coraz szersza grupa producentów, którzy z różnych względów, konkurować nie mogą lub nie potrafią. Tym bardziej budzi optymizm fakt, że właściciele ankietowanych farm w większości pozytywnie ocenili rentowność swoich gospodarstw, deklarowano (można było wskazać tylko jedną odpowiedź):

- lepszy wynik ekonomiczny niż poprzednio (9 odpowiedzi),
- bez zmian (2 odpowiedzi),
- gorszy niż poprzednio (1 odpowiedź).

Farmerzy, którzy pozytywnie oceniali wynik ekonomiczny za przyczyny tego stanu rzeczy uznawali (można było wskazać więcej niż jedną odpowiedź): wykorzystanie rodzimych ras zwierząt dobrze przystosowanych do surowszych warunków bytowania, wykorzystanie tańszych pasz, np. własnych zbóż, okopowych, zielonek, pastwiska, wyższe ceny skupu płodów rolnych i żywca ekologicznego oraz mniejsze



Rysunek 2. Struktura produkcji zwierzęcej ankietyowanych gospodarstw

nakłady na produkcję. Bez względu na to jak właściciele oceniali sytuację ekonomiczną swoich gospodarstw, wszyscy zgodnie stwierdzili, że zamierzają kontynuować produkcję w systemie ekologicznym.

W produkcji roślinnej przeważającymi gatunkami (można było wskazać więcej niż jedną odpowiedź) były zboża, uprawiano: owies, jęczmień jary, żyto, pszenżyto, pszenicę i grykę. Odnotowano także uprawę mieszanek zbożowo-strączkowych, a także zasiewy roślin strączkowych: łubinu, bobiku i seradeli. Również w czterech przypadkach deklarowano uprawę roślin motylkowych: lucerny i koniczyny. W strukturze użytków rolnych pojawiały się łąki i pastwiska. Trzech rolników zajmowało się uprawą ziemniaków jadalnych. Dodatkowo we wszystkich gospodarstwach prowadzono uprawę warzyw na niewielką skalę.

Rolnictwo ekologiczne jako metoda działalności rolniczej przyjaznej środowisku zakłada harmonijne połączenie produkcji roślinnej i zwierzęcej. Znalazło to odzwierciedlenie w analizowanych gospodarstwach. Oprócz trzody chlewnej, którą utrzymywano we wszystkich gospodarstwach ze względu na realizację „Programu ochrony zasobów genetycznych świń rasy złotnickiej pstrej”, utrzymywano także (można było wskazać więcej niż jedną odpowiedź): drób, bydło, konie, owce i króliki (rys. 2).

Szczegółowa charakterystyka produkcji roślinnej i zwierzęcej

Jak wskazano w części dotyczącej ogólnej charakterystyki w badanych gospodarstwach przeważała uprawa zbóż, przy nieznacznym udziale roślin okopowych, w tym ziemniaków. Na symptomatyczny, niski udział ziemniaka w strukturze zasiewów gospodarstw ekologicznych zwracał już uwagę Szymona [20]. Jednocześnie autor ten zauważył, że zapotrzebowanie na ekologiczne ziemniaki jest duże, lecz brakuje skutecznych metod ograniczenia stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata*) i zarazy ziemniaczanej (*Phytophthora infestans*). W ankietyowanych jednostkach właściciele

le, którzy zajmowali się uprawą ziemniaka także wskazywali na problem stonki. W walce z tym szkodnikiem stosowano opryskiwanie dopuszczalnymi środkami biologicznymi. Wykorzystywano także strząsacz larw „Bažant”. W celu eliminacji występowania zarazy ziemniaczanej deklarowano stosowanie: wczesnego sadzenia, opryskiwania preparatami biologicznymi, podkreślając ich wysoką cenę. Dodatkowym problemem w uprawie ziemniaka w badanych gospodarstwach była **alternarioza ziemniaka**, inaczej zwana **suchą i brunatną plamistością liści ziemniaka** oraz zachwaszczenie (*Agropyron repens*, *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare*). Szczególnie uciążliwym i trudnym do zwalczenia chwastem jest mleczeń polny (*Sonchus arvensis* L.).

Spośród zbóż najczęściej uprawianym gatunkiem (można było wskazać więcej niż jedną odpowiedź) był owies (*Avena sativa*) stwierdzono 4 stanowiska jego uprawy. Uprawiano również: jęczmień jary (*Hordeum vulgare*) – 3 stanowiska, żyto (*Secale cereale*) – 3 stanowiska, pszenżyto (*Triticale*) – 2 stanowiska, pszenicę (*Triticum aestivum*) – 1 stanowisko. W łąkach uprawianych zbóż odnotowano 12 gatunków chwastów (tab. 1). Podkreślić należy, że liczebność, skład gatunkowy oraz wielkość fitomasy chwastów występujących w zbiorowiskach pól uprawnych podlegają zmianom, głównie pod wpływem stosowanej agrotechniki i czynników przyrodniczych [21]. W ankietowanych jednostkach właściciele podkreślali, że po zmianie sposobu gospodarowania zmieniła się struktura zachwaszczenia. Zwiększył się skład gatunkowy roślin niepożądanych. Rzadziej obserwowano przypadki dominacji jednego gatunku, co w produkcji konwencjonalnej, przy stosowaniu herbicydów jest częstym zjawiskiem. Najczęściej spotykanym chwastem był perz (*Agropyron repens* L.) oraz miotła zbożowa (*Apera spica-venti* L.). Obserwowano je w łąkach wszystkich uprawianych roślin zbożowych, chociaż nie na wszystkich stanowiskach, np. na cztery stanowiska owsa perz występował na dwóch.

Tabela 1. Występowanie chwastów w ekologicznych uprawach zbóż

Gatunek chwastu	Gatunek zboża				
	Owies <i>Avena sativa</i>	Jęczmień <i>Hordeum vulgare</i>	Żyto <i>Secale cereale</i>	Pszenżyto <i>Triticale</i>	Pszenica <i>Triticum aestivum</i>
Perz właściwy <i>Agropyron repens</i> L.	2	2	1	1	1
Miotła zbożowa <i>Apera spica-venti</i> L.	3	1	1	2	1
Gorczyca polna <i>Sinapis arvensis</i> L.	2	–	1	–	–
Chaber bławatek <i>Centaurea cyanus</i> L.	2	–	1	–	1
Maruna bezwonna <i>Marticaia inodora</i> L.	1	–	1	1	1
Przytulia czepna <i>Galium aparine</i> L.	–	1	–	1	–
Oset <i>Carduus</i> sp.	–	1	–	1	–
Rdest ptasi <i>Polygonum aviculare</i> L.	1	–	–	–	–
Ostrożeń polny <i>Cirsium arvense</i>	–	1	–	–	–
Komosa biała <i>Chenopodium album</i>	1	–	1	–	1
Wyka ptasia <i>Vicia cracca</i>	–	1	–	–	–
Owies głuchy <i>Avena fatua</i>	2	–	–	–	–
Liczba gatunków	8	6	5	5	5

Z jednej strony zachwaszczenie jest bardzo ważnym problemem, z jakim mamy do czynienia w uprawach ekologicznych. Głównie ze względu na negatywne, wielostronne działanie chwastów na rośliny uprawne objawiające się spadkiem plonu i pogorszeniem jego jakości [2, 22]. Z drugiej strony chwasty w roślinach uprawnych zwiększają różnorodność gatunkową roślin w siedlisku [3]. Mogą zapewniać pokarm dla owadów pożytecznych np. zapylających i stanowić ostoję dla naturalnych wrogów szkodników roślin [4].

W warunkach rolnictwa ekologicznego zapobieganie zachwaszczeniu jest szczególnie trudne, gdyż ogranicza się do profilaktyki. Po dozwolone środki bezpośredniego zwalczania sięga się w sytuacjach wyjątkowych [20]. Profilaktyka obejmuje między innymi używanie do siewu nasion dobrze oczyszczonych. W ekologicznych systemach upraw, ze względu na konieczność stosowania materiału siewnego pochodzącego jedynie z upraw ekologicznych oraz zakaz chemicznego zaprawiania ziarna, zdrowotność ziarna jest szczególnie ważna [2]. Aby zachować doskonałą jakość materiału siewnego w uprawach ekologicznych obowiązują standardy narzucone producentom określające dokładnie cechy ziarna [8]. Elementami profilaktyki są także: niedopuszczenie do owocowania i wysiewania chwastów na wszelkiego rodzaju nieużytkach, miedzach i w innych miejscach, zapobieganie zanieczyszczeniu obornika i kompostu, stosowanie właściwego zmianowania, utrzymywanie roślin uprawnych w dobrym stanie [17].

Tabela 2. Wyniki oceny zachwaszczenia metodą szacunkowo-wzrokową* w ekologicznych uprawach zbóż

Gatunek chwastu	Gatunek zboża				
	Owies <i>Avena sativa</i>	Jęczmień <i>Hordeum vulgare</i>	Żyto <i>Secale cereale</i>	Pszennyto <i>Triticale</i>	Pszenvica <i>Triticum aestivum</i>
Perz właściwy <i>Agropyron repens</i> L.	2/2	1/1	1	1	2
Miotła zbożowa <i>Apera spica-venti</i> L.	3/4/4	1	1	3/3	2
Gorczyca polna <i>Sinapis arvensis</i> L.	2/1	–	1	–	–
Chaber bławatek <i>Centaurea cyanus</i> L.	1/1	–	1	–	1
Maruna bezwonna <i>Marticaria inodora</i> L.	2	–	1	2	1
Przytulia czepna <i>Galium aparine</i> L.	–	1	–	1	–
Oset <i>Carduus</i> sp.	–	1	–	2	–
Rdest ptasi <i>Polygonum aviculare</i> L.	2	–	–	–	–
Ostrożeń polny <i>Cirsium arvense</i>	1	–	–	–	–
Komosa biała <i>Chenopodium album</i>	2	–	1	–	1
Wyka ptasia <i>Vicia cracca</i>	–	1	–	–	–
Owies głuchy <i>Avena fatua</i>	2/3	–	–	–	–
Średni stopień zachwaszczenia	2/3	1	1	2	1/2

* Ocena zachwaszczenia metodą wzrokowo-szacunkową: 1 – gatunek występujący pojedynczo, 2 – gatunek występujący częściej niż pojedynczo, 3 – gatunek występujący często, ale nie dominujący nad rośliną uprawną, 4 – gatunek występujący masowo, zagłuszający roślinę uprawną

W ankietowanych gospodarstwach w uprawach zbóż jako zabiegi profilaktyczne stosowano: uprawę przedsiewną, bronowanie przedwschodowe i powschodowe broną chwastownik. W przypadku chwastów piętra górnego także wykorzystywano koszenie kwiatostanów przed wysypaniem ziarna. Pomimo tych zabiegów zachwaszczenie upraw było znaczne i jak wskazywali właściciele farm zwiększyło się po przestawieniu na ekologiczną metodę gospodarowania (tab. 2). Jednak pomimo obniżenia plonowania, problemów związanych z nawożeniem roślin i ich ochroną żaden z rolników, o czym wspomniano powyżej, nie zamierza powrócić do gospodarowania konwencjonalnego.

Wiodącym gatunkiem w produkcji zwierzęcej była trzoda chlewna, wynikało to z objęcia ankietowaniem wyłącznie gospodarstw realizujących „Program ochrony zasobów genetycznych świń rasy złotnickiej pstrej”. Ponieważ rolnictwo ekologiczne już z założenia jest technologią produkcji przyjazną środowisku i zwierzętom, to zapewnienie dobrostanu zwierząt jest jej priorytetem. Jednym z warunków zachowania dobrostanu jest zapewnienie zwierzętom możliwości wyrażania naturalnych zachowań. W związku z tym w ekologicznym chowie świń zaleca się wykorzystywanie obok systemu wolno wybiegowego ściółkowych systemów alkierzowych. Dopuszcza się korzystanie z kopców z częściowym rusztem, gdzie powierzchnia rusztu jest znacznie ograniczona. W badanych gospodarstwach zapewniono dobrostan chowanym zwierzętom. W dziewięciu przypadkach świnię utrzymywano w systemie alkierzowym na płytkiej ściółce, w jednym w kopcach częściowo rusztowych i w jednym w systemie wolno wybiegowym.

Jedyną utrzymywaną rasą świń była rodzima złotnicka pstra. W ankietach zapytano o wady i zalety rasy (można było wskazać więcej niż jedną odpowiedź). Wśród wad rasy wymieniano: znaczne otłuszczenie i niską mięsność oraz wolny wzrost. Na te cechy rasy wskazują wyniki badań naukowych [5, 9, 18]. Stosowanie ekstensywnego sposobu produkcji, jakim jest chów ekologiczny może dodatkowo wpływać na obniżenie przyrostów i mięsności [19]. Jest to zgodne z poglądem Runowskiego, który zauważył, że gospodarstwa ekologiczne pod względem wydajności roślin i zwierząt ustępują gospodarstwu konwencjonalnym [16].

Jako zalety świń złotnickich pstrych wymieniano najczęściej dobrą jakość mięsa oraz dobrą jakość i topliwosć słoniny. Spostrzeżenia zawarte w ankietach potwierdziły wyniki badań wielu autorów [5, 8, 18]. W surowcu mięsnym uzyskiwanym od zwierząt tej rasy nie obserwuje się zasadniczo mięsa wodnistego (typu PSE – pale, soft, exudative) [10]. Badacze wykazywali również jego dobrą przydatność kulinarną [6]. Cechami dodatnimi, na które zwracali uwagę hodowcy były: odporność na choroby i łatwość przystosowania się do warunków środowiskowych, przydatność do chowu wolno wybiegowego, niewielka stresowość zwierząt oraz bardzo istotna niewybredność w stosunku do paszy. Dzięki temu w żywieniu świń złotnickich pstrych z powodzeniem wykorzystuje się pasze gospodarskie.

Wszyscy ankietowani hodowcy sami przygotowywali paszę. Podstawowymi składnikami dziennej dawki dla świń były śruty zbożowe z dodatkiem roślin strączkowych (lubin, groch, seradela, bobik, groch) pochodzące z własnych upraw. W dawkach dla loch i knurów często stosowano owies jako zboże o właściwościach wpływających korzystnie na aktywność płciową. Dodatkiem uzupełniającym dawkę były pasze objętościowe: dynie, ziemniaki, zielonki, siano, susz z traw i lucerny. Wykorzystano też wypas trzody na łąkach i nieużytkach oraz wypas na kartofliskach i rżyskach.

Podsumowanie

Podsumowując należy stwierdzić, że odpowiedzi udzielane na pytania zawarte w ankiecie wskazują na dużą świadomość rolników, którzy obserwują swoje zwierzęta i wyciągają wnioski z tych obserwacji. Postrzegają swoje gospodarstwa jako całość, gdzie produkcja roślinna i zwierzęca są uzupełniającymi się elementami. Potwierdzają to odpowiedzi udzielone na pytanie o korzyści łączenia obu produkcji. Wymieniano tutaj:

- znaną jakość i zdrowotność produktów roślinnych wykorzystywanych w żywieniu i co za tym idzie poprawę zdrowotności zwierząt;
- możliwość wykorzystania w żywieniu tanich pasz, np. spasanie resztek poźniwnych, warzyw, co obniżało koszty produkcji;
- możliwość zagospodarowania słomy, która przy przewadze upraw roślin zbożowych była produkowana w dużych ilościach;
- możliwość wykorzystania obornika jako doskonałego i dopuszczanego w produkcji ekologicznej nawozu.

Literatura

- [1] ARiMR. 2010. <<http://www.arimr.gov.pl>>, zakładka: wdrażane programy PROW 2007–2013.html
- [2] Baturó A. 2005. Zdrowotność ziarna pięciu odmian jęczmienia jarego uprawianego w systemie ekologicznym. *Acta Agrobot.* 58(2): 347–358.
- [3] Bołtromiuk A. 2010. Środowiskowe efekty wspierania rozwoju obszarów wiejskich z funduszy unijnych. *Post. Nauk Rol.* 2: 71–93.
- [4] Boczek J., Dąbrowski Z.T., Garnis J. 2009. Chwasty w agrocenozach, a ochrona roślin uprawnych przed szkodnikami. *Post. Nauk Rol.* 1: 53–65.
- [5] Buczyński J.T., Borzuta K., Szulc K. 2001. Carcass quality in Złotnicka Spotted hybrid pigs. *Ann. Anim. Sci.*, Suppl. 1: 13–17.
- [6] Buczyński J.T., Swulińska-Katulka A., Chojnacka R., Szulc K. 2005. Assessment of eating quality of meat from Złotnicka white and Złotnicka spotted pigs. *Ann. Anim. Sci.*, Suppl.1: 7–10.
- [7] Duda-Krynicka M., Jaskólecki H. 2010. Historia i perspektywy rozwoju rolnictwa w Polsce – The history and opportunities of organic farming in Poland. *Prob. Ekol.* XIV, nr 2 (80): 85–92.
- [8] Girsch L., Weinhappel M. 2004. Specific seed health standards for organic cereal seed. Proc. of the First World Conference on Organic Seed, July 5–7, FAO, Rome, Italy: 79–83.

- [9] Grześkowiak E., Borzuta K., Strzelecki J., Buczyński J.T., Lisiak D., Janiszewski P. 2007. Jakość tusz oraz przydatność technologiczna mięsa świń ras złotnickich. *Rocz. Nauk. Zoot.* 34(3): 239–250.
- [10] Kapelański W., Buczyński J.T., Bocian M. 2006. Slaughter value and meat quality in the Polish native Złotnicka spotted pig. *Anim. Sci. Pap. Rep.*, Suppl. 24: 7–13.
- [11] Klepacki B. 2010. Wprowadzenie. Wieś, rolnictwo i agrobiznes polski pięć lat po akcesji do UE (Seminarium Wydziału Nauk Rolniczych, Leśnych i Weterynaryjnych PAN oraz Komitetu Ekonomiki Rolnictwa PAN) *Post. Nauk Rol.* 2: 5–10.
- [12] Kowalski A., Józwiak W. 2010. Sytuacja rolnictwa polskiego w warunkach objęcia wspólną polityką rolną. *Post. Nauk Rol.* 2: 11–22.
- [13] Kuś J., Jończyk K. 2009. Rozwój rolnictwa ekologicznego w Polsce. *J. Res. Appl. Agric. Engin.* 54 (3): 178–182.
- [14] MRiRW. 2010. <<http://www.minrol.gov.pl/pol/Jakosc-zywnosci/Rolnictwo-ekologiczne/Rolnictwo-ekologiczne-w-Polsce>>.
- [15] Poczta W. 2010. Potencjał i pozycja konkurencyjna polskiego sektora rolno-żywnościowego na rynku europejskim. *Post. Nauk Rol.* 2: 35–56.
- [16] Runowski H. 2009. Rolnictwo ekologiczne – rozwój czy regres? *Rocz. Nauk Rol.*, seria G, 96(4): 182–193.
- [17] Świętochowski B. 1996. Ogólna uprawa roli i roślin. PWRiL, Warszawa: 292–346.
- [18] Szulc K., Buczyński J.T., Skrzypczak E., Panek A. 2006. Live testing results of Złotnicka spotted (zs), zs × Polish large white and zs × Hampshire fatteners. *Anim. Sci. Pap. Rep.*, Suppl. 24: 65–69.
- [19] Szulc K., Buczyński J.T., Skrzypczak E., Panek A., Luciński P. 2008. Wykorzystanie świń rodzimych w gospodarstwach ekologicznych na przykładzie rasy Złotnickiej pstrej. *Rocz. Nauk PTZ* 4(4): 87–94.
- [20] Szymona J. 2009. Środki ochrony roślin stosowane w gospodarstwach ekologicznych. *J. Res. Appl. Agric. Engin.* 54(4): 137–139.
- [21] Wanic M., Jastrzębska M., Kostrzevska M.K., Nowicki J. 2005. Analiza zbiorowisk chwastów za pomocą wybranych wskaźników biologicznych. *Acta Agrob.* 8(1): 227–242.
- [22] Zawiślak K. 1997. Regulacyjna funkcja płodozmiaru wobec chwastów w agrofitycenozach zbóż. *Zesz. Nauk ART w Olsztynie* 64: 81–100.
- [23] Żuchowski J., Oleszek W. 2009. Jakość żywności produkowanej w systemie ekologicznym – mity i fakty. *Post. Nauk Rol.* 5–6: 35–46.

Organic plant production and ecological pig breeding

Key words: organic plant and animal production, ecological pig breeding

Summary

The aim of this study was to present the specific character of organic plant production and its connection with animal production, based on farms combining ecology with the preservation of genetic resources of native animals. Material for the study was collected on the basis of questionnaires, used in a survey of 12 certified organic farms keeping pigs of the native Złotnicka spotted breed.

The average size of the analysed organic farms was bigger than the currently recorded national mean. The predominance of cereal crops, typical for Poland, was observed, but a considerable proportion in the cropping structure was found for legumes, papilionaceous plants. Moreover, potato growing was recorded and permanent grasslands were found. Yielding of crops was lower in comparison to the previously run

conventional farming. A considerable problem, particularly in case of cereal crops, was connected with weeding, in relation with which the diversity of observed weed species was stressed. A total of 12 undesirable plant species were recorded, with the most common species of couch grass *Agropyron repens* L. and wind bent grass *Apera spica-venti* L. They were found in cultures of all cereals.

A diversity of animal species was observed on the analysed farms. Next to pigs, poultry and cattle were kept on the farms. Productivity of animals, including the native Żłotnicka spotted breed, was poor. However, the owners indicated the advantages of this native species. Despite of lower production yields the overall economic result was considered as positive. In the opinion of farmers this resulted from: a) the use of animal breeds particularly well adapted to harsher living conditions, b) the use of cheaper feeds, e.g. cereals produced on the farm, as well as root crops, green forage, pastures, c) higher purchase prices for agricultural products and ecological slaughter animals as well as lower outlays for production. The respondents considered their farms as comprehensive entities, where plant and animal production supplement each other. Thus it may be inferred that they are fully aware of the essence of organic farming as an environmentally friendly activity, harmoniously combining plant and animal production.

Molekularne podstawy biosyntezy fumonizyn*

Agnieszka Gałązka¹, Marcin Wit², Emilia Jabłońska², Wojciech Wakuliński²

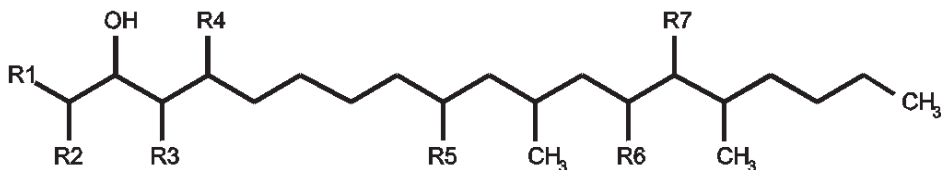
¹ Katedra Genetyki, Hodowli i Biotechnologii Roślin SGGW,
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

² Katedra Fitopatologii SGGW,
Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
e-mail: wojciech_wakulinski@sggw.pl

Słowa kluczowe: *Fusarium*, fumonizyny, geny FUM

Wstęp

Fumonizyny pod względem chemicznym stanowią rodzinę pochodnych diestru kwasu propano-1,2,3-trikarboksylowego i 2-amino-12,16-dimetylo-3,5,10,14,15-pentahydroksy-eikozanu (rys.1). W zależności od występujących podstawników przy 1, 2, 4, 5, 10, 14 oraz 15 atomie węgla związki te dzieli się na fumonizyny serii A, B, C i P (tab. 1). Zwyczajowa nazwa tej grupy metabolitów pochodzi od gatunku grzyba - *Fusarium moniliforme* SHELDON (obecnie *Fusarium verticillioides* (SACCARDO) NIRENBERG, teleomorfa *Gibberella moniliformis* WINELAND), w pleśze którego po raz pierwszy stwierdzono występowanie fumonizyny FB₁. Zdolność do biosyntezy metabolitów z grupy fumonizyn opisano jak dotąd u dość wąskiej grupy grzybów, obejmującej głównie gatunki *Fusarium* [19]. Z uwagi na powszechne porażanie roślin z rodziny *Gramineae*, w tym zbóż, podkreślane jest znaczenie zwłaszcza: *Fusarium verticillioides* [13, 20, 38] oraz *Fusarium proliferatum* [15, 16], które charakteryzuje



Rysunek. 1. Struktura szkieletu fumonizyn

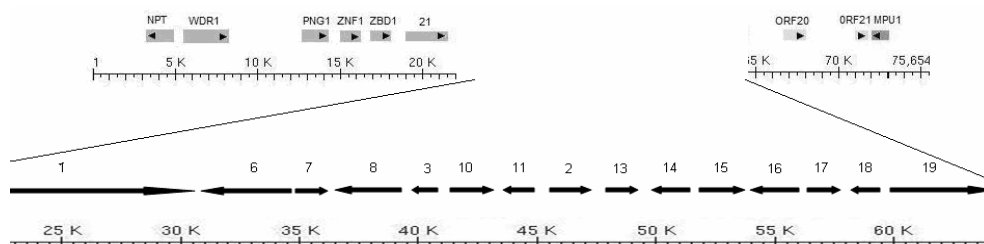
* Praca realizowana w ramach projektu MNiSW Nr NN 310 3769 33.

Tabela 1. Analogi fumonizyny ([29] zmienione)

Fumonizyna	Seria	Występujące rodniki						
		R7	R6	R5	R4	R3	R2	R1
FA1	A	TCA	TCA	OH	OH	H	NHCOCH ₃	CH ₃
FA2	A	TCA	TCA	H	OH	H	NHCOCH ₃	CH ₃
FA3	A	TCA	TCA	OH	H	H	NHCOCH ₃	CH ₃
PHFA3A	A	TCA	OH	OH	H	H	NHCOCH ₃	CH ₃
PHFA3B	A	OH	TCA	OH	H	H	NHCOCH ₃	CH ₃
HFA3	A	OH	OH	OH	H	H	NHCOCH ₃	CH ₃
FAK1	A	OH	TCA	OH	OH	H	NHCOCH ₃	CH ₃
FBK1	B	OH	TCA	OH	OH	H	NH ₂	CH ₃
FB1	B	TCA	TCA	OH	OH	H	NH ₂	CH ₃
ISO-FB1	B	TCA	TCA	OH	H	OH	NH ₂	CH ₃
PHFB1A	B	TCA	OH	OH	OH	H	NH ₂	CH ₃
PHFB1B	B	OH	TCA	OH	OH	H	NH ₂	CH ₃
HFB1	B	OH	OH	OH	OH	H	NH ₂	CH ₃
FB2	B	TCA	TCA	H	OH	H	NH ₂	CH ₃
FB3	B	TCA	TCA	OH	H	H	NH ₂	CH ₃
FB4	B	TCA	TCA	OH	H	H	NH ₂	CH ₃
FC1	C	TCA	TCA	OH	OH	H	NH ₂	H
N-ACETYL-FC1	C	TCA	TCA	OH	OH	H	NHCOCH ₃	H
ISO-FC1	C	TCA	TCA	OH	H	OH	NH ₂	H
N-ACETYL-ISO-FC1	C	TCA	TCA	OH	H	OH	NHCOCH ₃	H
OH-FC1	C	TCA	TCA	OH	OH	OH	NH ₂	H
N-ACETYL-OHFC1	C	TCA	TCA	OH	OH	OH	NHCOCH ₃	H
FC3	C	TCA	TCA	OH	H	H	NH ₂	H
FC4	C	TCA	TCA	H	H	H	NH ₂	H
FP1	P	TCA	TCA	OH	OH	H	3HP	CH ₃
FP2	P	TCA	TCA	H	OH	H	3HP	CH ₃
FP3	P	TCA	TCA	OH	H	H	3HP	CH ₃

TCA – kwas trójkarboksylowy.

wyjatkowo wysoki poziom syntetyzowanych mykotoksyn z omawianej grupy [29]. Zdolność do syntezy fumonizyn rozpoznano także u *Alternaria alternata* f.sp. *lycopersici* [29] oraz *Aspergillus niger* [11]. Powodem, dla którego fumonizynom poświęca się tak dużo uwagi, jest ich toksyczność. Metabolity te inhibują biosyntezę ceramidów, będących prekursorem sfingolipidów oraz sfingoglikolipidów, powstających w procesie acylacji sfinganiny przy udziale syntazy dihydroceramidu [40]. Fumonizyny jako strukturalne analogi sfinganiny łączą się z wspomnianym enzymem (syntazą dihydroceramidu) blokując tym samym acylację właściwego substratu (sfinganiny), a w konsekwencji powstanie dihydroceramidu [25, 34, 39]. Pochodne ceramidu powszechnie występują w tkankach układu nerwowego. Sfingofosfolipidy stanowią



Rysunek 2. Klastery genów biosyntezy fumonizyn *Fusarium verticillioides*. Grot strzałki wskazuje kierunek transkrypcji, a jej długość wielkość genu. Numery nad strzałkami oznaczają kolejne geny *FUM* ([9] zmienione)

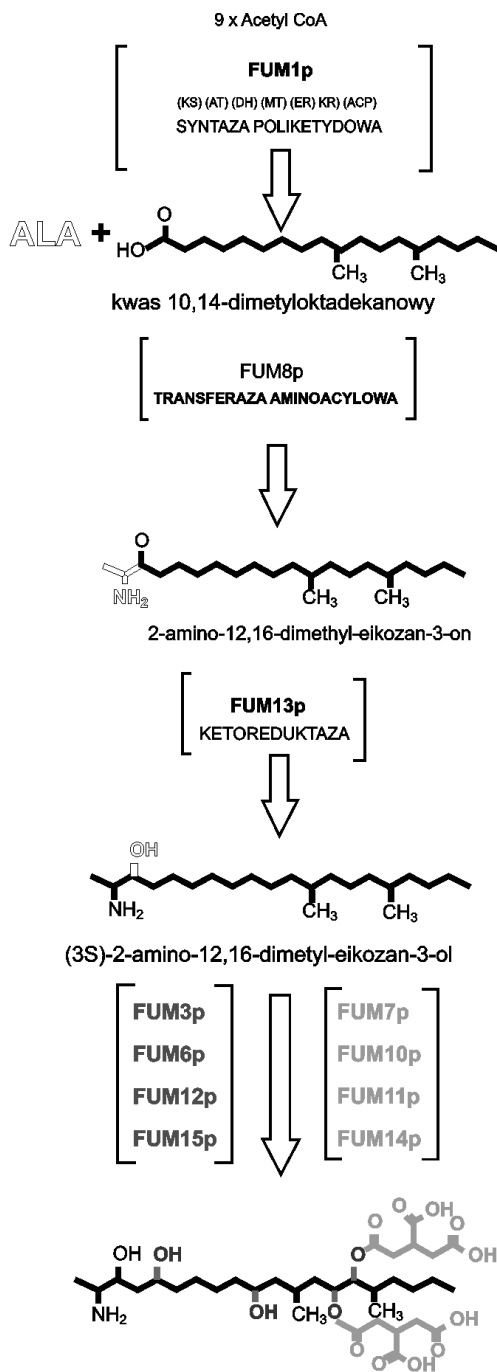
główny komponent osłonki mielinowej, natomiast sfingoglikolipidy wchodzą w skład błon komórkowych substancji szarej mózgu [18]. Następstwem destabilizacji szlaku biosyntezy tych związków u ssaków są między innymi zaburzenia neurologiczne włącznie z uszkodzeniem mózgu przy dużych dawkach fumonizyny B₁ [22, 24, 34]. Fumonizyny wykazują ponadto właściwości hepatotoksyczne [14, 30] i nefrotoksyczne [32]. W wymiarze ekologicznym sens biosyntezy fumonizyn przez *Fusarium* spp. jako fitopatogenów związany jest z powszechnym występowaniem sfingolipidów w błonach komórkowych roślin [7, 17, 35]. U *Arabidopsis thaliana* zdecydowaną większość stanowią dwie pochodne: glikolizowa forma inozytolfosforylceramidu (64%) oraz glikozylceramid (34%), które wraz z pozostałymi lipidami tworzą czuły układ sensoryczny komórek roślinnych [21]. Jak stwierdzono ceramidy hamują proliferację komórek oraz uczestniczą w procesie ich zaprogramowanej śmierci [31, 44].

Biosynteza fumonizyn warunkowana jest klastrem złożonym z 15 genów (rys. 2). Poszczególne geny kodują odpowiednio: syntazę poliketydu (*FUM1*, wcześniej opisywany jako *FUM5*), trzy monoooksygenazy cytochromu P450 (*FUM6*, *FUM12*, *FUM15*), dwie dehydrogenazy (*FUM7*, *FUM13*), aminotransferazę (*FUM8*), dioksygenazę (*FUM3*, początkowo nazywany *FUM9*), syntetazę acylo-CoA (*FUM14*), czynniki długowieczności (*FUM17*, *FUM18*) i transpoter ABC (*FUM19*) [2, 26].

Przebieg syntezy podstawowego szkieletu fumonizyn

Pierwszym etapem biosyntezy fumonizyn (rys. 3) jest synteza 18 węglowego fragmentu szkieletu C₃-C₂₀ z octanu, który jest katalizowany przez syntazę poliketydową (PKS) kodowaną przez gen *FUM1* [9, 27]. Syntazy poliketydowe grzybów należą do tak zwanych PKS typu I. Są one enzymami modularnymi składającymi się z pojedynczego zestawu domen [36]. Domeny te działają iteracyjnie, czyli wielokrotnie podczas montowania łańcucha poliketydu.

Do iteracyjnych PKS typu I należy także syntaza fumonizyn, która składa się z bardzo dużego wielofunkcyjnego białka z 7 domenami katalitycznymi [8]. Są nimi w kolejności od N-końca: syntaza ketydowa (KS), acylotransferaza (AT), dehydrataza



Rysunek 3. Szlak biosyntezy fumonizyny ([4] zmienione)

(DH), metylotransferaza (MT), reduktaza enoilowa (ER), ketoreduktaza (KR) i białkowy nośnik reszt acylowych (ACP). Przedstawiony układ domen jest charakterystyczny dla PKS klasy HR (**highly reducing**), które biorą udział w syntezie poliketydów wysoce zredukowanych o dużym stopniu złożoności. W porównaniu z innymi PKS nie występują domeny szablonu produktów (PT, ang. **product template**) i transacylazy białkowego przenośnika reszt acylowych (SAT, ang. **starter unit ACP transacylase**) charakterystyczne dla NR PKS (ang. **non-reducing PKS**) oraz domeny rdzenia obecne w PR PKS (ang. **partially reducing PKS**) [8]. Z uwagi na funkcje, które pełnią domeny syntazy fumonizyn można podzielić na 3 grupy:

- **Domeny biorące udział w reakcjach kondensacji**, do których zalicza się: acylo-transferazę, białkowy przenośnik reszt acylowych oraz syntazę ketydową. Acylo-transferaza odpowiada za ładowanie startera, acylowych jednostek wydłużających i metabolitów pośrednich. Białkowy nośnik reszt acylowych (ACP) utrzymuje rosnący łańcuch poliketydowy w postaci estru tiolowego (kompleks KS-S-poliketyd). Syntaza ketydowa jest domeną odpowiedzialną za katalizę tworzenia wiązań C-C podczas elongacji łańcucha poliketydu między starterem/metabolitami pośrednimi a jednostkami wydłużającymi. Wszystkie syntazy kwasów tłuszczowych (FASs) oraz syntazy poliketydowe (PKSs) muszą mieć aktywność KS [8] aczkolwiek sama domena KS nie wystarcza do kontroli długości produktu [46].
- **Domeny uczestniczące w redukcji grup β -ketonowych** obejmują ketoreduktazę, dehydratazę oraz reduktazę enoilową. Ketoreduktaza redukuje grupy β -ketonowe do grup hydroksylowych. Dehydrataza odpowiada za redukcję grup hydroksylowych do grup enolowych, a reduktaza enoilowa za redukcję grup enolowych do grup alkilowych.
- **Domeny modyfikujące łańcuch po kondensacji**. Rozpoznaną jak dotychczas jest jedynie metylotransferaza, która warunkuje dodawanie grup metylowych do produktów pośrednich. Jak wynika z badań Yu i in. [42] punktowa mutacja miejsca aktywnego domeny MT FUM prowadziła do inaktywacji Fum1p, a w wypadku zachowania aktywności metabolit pośredni wytwarzany przez zmutowany punktowo Fum1p nie był rozpoznawany przez pozostałe enzymy szlaku biosyntezy fumonizyn, takie jak Fum8p i Fum6p lub stawał się substratem w szlakach metabolicznych kwasów tłuszczowych, np. β -oksydacji.

Syntazy poliketydowe są strukturalnie i funkcjonalnie związane z syntazami kwasów tłuszczowych, obie klasy enzymów katalizują kondensację aktywowanych metabolitów pierwotnych (acetylo-CoA i malonylo-CoA) do formy polimerów β -ketoacylowych połączonych z enzymem poprzez wiązanie tioestrowe [1]. PKSs używają tych samych szlaków reakcji chemicznych co FAS. Zarówno FASs jak i PKSs kontrolują długość łańcucha, ale PKSs mają także wpływ na starter i jednostkę wydłużającą, stopień redukcji podczas każdego cyklu kondensacji oraz zakres metylacji łańcucha.

Przebieg syntezy podstawowego szkieletu fumonizyn przy udziale PKS wygląda następująco: Aktywowany acylowy starter jest przenoszony na AT. Podczas tego etapu wiązanie tioestrowe pomiędzy CoA a octanem jest rozrywane, a nowe jest tworzone pomiędzy octanem (grupą acetylową) a domeną AT. Z domeny AT starter jest następnie przenoszony na KS. Transport startera zachodzi przy udziale domeny ACP posiadającej grupę prostetyczną i wymaga utworzenia wiązania tioestrowego pomiędzy grupą acetylową a białkiem [23]. Acetylowy starter obecny na domenie KS reaguje z malonylową jednostką wydłużającą znajdującą się na domenie ACP poprzez atak nukleofilowy. Wskutek tej reakcji następuje utrata CO₂ dodanego do acylo-CoA podczas aktywacji i powstaje wiązanie C-C pomiędzy starterem a jednostką wydłużającą [27]. Kluczowym etapem tworzenia wiązania C-C w biosyntezie poliketydów i kwasów tłuszczowych jest reakcja dekarboksylacji zachodząca pomiędzy tioestrem octanu i tioestrem malonylu [36]. Reakcja ta jest katalizowana przez KS. Utworzony diketyd może być substratem dla KR, która katalizuje reakcję redukcji grupy β-ketonowej (-C(=O)-C) do grupy hydroksylowej (-C(-OH)-C); powstaje alkohol drugorzędowy. Grupa hydroksylowa może podlegać dalszej redukcji przez DH do grupy enolowej (-C=C-), co daje formę nienasyconego tioestru. Po redukcji grupy enolowej do grupy alkilowej (-C-C-) w reakcji katalizowanej przez ER powstaje całkowicie nasycony tioester. Na tym etapie syntezy metabolit pośredni może podlegać metylacji prowadzonej przez MT, co ma miejsce podczas biosyntezy fumonizyn. Grupa metylowa pochodzi z S-adenozylometioniny (SAM). Po zakończeniu reakcji redukcji i modyfikacji diketyd jest przenoszony z domeny ACP z powrotem na domenę KS, ponownie jednostka wydłużająca jest załadowywana na domenę ACP. Proces ten powtarza się określoną ilość razy (determinowaną przez PKS) [8]. Ze względu na iteracyjne i selektywne użycie poszczególnych domen w iteracyjnych PKS typu I obecnie nie jest możliwe przewidywanie liczby podjednostek ketydowych lub ich stanu redukcji jedynie na podstawie wiedzy o białkach PKSs lub sekwencji DNA, aczkolwiek podejmowane są próby analiz *in silico* w celu lepszego poznania mechanizmów biosyntezy poliketydów.

Kondensacja poliketydu C₃-C₂₀ z alaniną

Ponieważ HR PKSs grzybów nie mają domeny tioesterazy/cyklazy zatem uwolnienie kowalentnie związanego poliketydu z PKS musi polegać na mechanizmie innym niż hydroliza zależna od tioesterazy/cyklazy. W biosyntezie fumonizyn funkcję tę pełni syntaza α-oksoaminy, przy udziale którego to enzymu dochodzi do ataku nukleofilowego Cα alaniny na C grupy karbonylowej kompleksu poliketyd acyl-S-PKS. Reakcja ta nie tylko uwalnia łańcuch poliketydu, ale także dodaje dwa końcowe węgle i grupę aminową fumonizyn [3, 45, 46].

Syntaza α -oksoaminy kodowana jest przez *FUM8* i zbudowana z ok. 839 aminokwasów. Białko to wykazuje znaczne podobieństwo sekwencji do grupy aminotransferaz zależnych od pirofosforanu, katalizujących reakcję kondensacji aminokwasu i acylo-CoA. Składa się ono z dwóch domen (domeny A i B). Domena A Fum8p przypomina podjednostkę 2 palmitylotransferazy serynowej, a domena B – podjednostkę 1 tego enzymu [12, 33]. Wiadomo, że białko Fum8p jest prawdopodobnie homologiem palmitylotransferazy serynowej, pierwszego enzymu szlaku biosyntezy sfingolipidów, zaangażowanej w proces syntezy 3-ketosfinganiny z seryny i palmityno-CoA. Przyjęto zatem, że białko Fum8p bierze udział w reakcji kondensacji alaniny i formy pośredniej 10,14-dimetylo-oktadecyloioestru z grupą ketonową C-3 [33]. W wyniku tej reakcji powstawałby substrat dla enzymu kodowanego przez *FUM13* [41].

Udział oksygenaz w procesie syntezy fumonizyn

Procesy hydroksylacji zachodzą na różnych etapach syntezy fumonizyn. Na podstawie badań przeprowadzonych przez Caldas i in. [6] z użyciem $^{18}\text{O}_2$ i H_2^{18}O określono, że atomy tlenu przy C-5, C-10, C-14 i C-15 poliketydu pochodzą z tlenu cząsteczkowego włączanego do łańcucha z udziałem monooksygenaz (*FUM6*, *FUM12* i *FUM15*) i dioksygenazy (*FUM3*). Oksygenazy te zużywają tlen cząsteczkowy do katalizy tworzenia grup hydroksylowych [5, 26]. Fumonizyny FB_3 i FB_4 nie mają tlenu przy C-5, dlatego jest on najprawdopodobniej dodawany po ich syntezie.

FUM6 koduje monooksygenazę cytochromu P450, ale niewiele wiadomo na temat roli genu *FUM6* w biosyntezie fumonizyn, ponieważ jego inaktywacja prowadzi do zablokowania produkcji mykotoksyn bez akumulacji jakichkolwiek metabolitów pośrednich [9]. Jak podają Seo i in. [33] w Fum6p nastąpiło połączenie funkcji monooksygenazy i reduktazy w jednym białku. Jest to zjawisko bardzo rzadkie i występuje jeszcze tylko w trzech przypadkach, tj. P450 foxy u *Fusarium oxysporum*, P450 u *Bacillus megaterium* i YrhJ u *B. subtilis*. Sztuczna fuzja tych dwóch domen zwiększała aktywność enzymów, prawdopodobnie poprzez wytworzenie pomiędzy nimi wiązania kowalencyjnego [37]. Wyniki badań hodowli mutantów *FUM1*, *FUM6* i *FUM8* w kokulturze wskazują, że *FUM6p* jest najprawdopodobniej odpowiedzialny za utlenianie produktu reakcji kondensacji katalizowanej przez Fum8p po stereospecyficznej redukcji grupy ketonowej C-3 powstałego związku pośredniego do grupy hydroksylowej przy udziale reduktazy Fum13p [3]. Hydroksylacji ma ulegać C-14 i C-15 szkieletu fumonizyn. Butchko i in. [4] sugerują, że przed procesem tym ma miejsce redukcja grupy ketonowej C-3.

Innymi genami kodującymi enzymy należące do rodziny monooksygenaz cytochromu P450 i odpowiedzialnymi za reakcje utleniania szkieletu fumonizyn są *FUM12* i *FUM15* [26]. Wiadomo już, że gen *FUM12* odpowiada za reakcję hydroksylacji C-10, a mutanty *FUM12* wytwarzają FB_2 i FB_4 nie mające grupy hydroksylowej przy C-10 [28].

Gen *FUM3* o długości 903 pz koduje dioksygenazę C-5 (ang. fumonisin 5-oxygenase), białko o masie 33 kDa zbudowane z 300 aminokwasów. Enzym ten należy do rodziny dioksygenaz biorących udział w szerokim zakresie przemian substratów, m.in. hydroksylacji, desaturacji i epoksydacji, przy użyciu tlenu cząsteczkowego i 2-ketoglutaranu jako kosubstratów oraz jonów żelaza (II) jako kofaktorów [10]. Enzym ten ma wysoce zakonserwowane wśród rodziny dioksygenaz motywy histydynowe HIS-1 i HIS-2. Reszty aminokwasowe H₁₄₆, D₁₄₈ i H₂₂₁ białka Fum3p mogą stanowić miejsce aktywne enzymu wiążące ligand w postaci Fe²⁺. Inaktywacja tego genu prowadzi do spadku ilości wytwarzanych fumonizyn FB₁ i FB₂ oraz akumulacji FB₃ i FB₄ pozbawionych grupy hydroksylowej przy C-5 [5, 9]. Z badań przeprowadzonych przez Ding i in. [10] wynika, że produkt ekspresji genu *FUM3*, jest dioksygenazą zależną od 2-ketoglutaranu odpowiedzialną za hydroksylację C-5 fumonizyn. Enzym Fum3p był zdolny do konwersji FB₃ do FB₁, ale nie FB₄ do FB₂. Wydaje się, że czynnikiem niezbędnym dla aktywności tej dioksygenazy jest obecność grupy hydroksylowej przy C-10. Enzym odpowiedzialny za dodanie grupy hydroksylowej C-5 FB₂ nie został zidentyfikowany. Ostatnim etapem biosyntezy fumonizyn, jak się przypuszcza jest hydroksylacja C-5 katalizowana przez białko Fum3p, prowadząca do przekształcenia FB₃ do FB₁, a FB₄ do FB₂ [4, 5, 10, 43].

Redukcja grupy ketonowej

Gen *FUM13* koduje reduktazę karbonylową przy C-3 (ang. C3- carbonyl reductase) należąca do rodziny dehydrogenaz/reduktaz łańcuchów krótkich (SDR, ang. short chain dehydrogenases/reductases). Jest to enzym o długości 369 aminokwasów katalizujący reakcję redukcji grupy ketonowej C-3 do grupy hydroksylowej. Proces ten musi mieć miejsce we wczesnym etapie biosyntezy, ponieważ inaktywacja *FUM13* prowadzi do znacznego spadku produkcji fumonizyn oraz akumulacji homologów fumonizyny FB₃ i FB₄ mających grupę ketonową przy C-3, stanowiących w mutantach 60–80% ogólnej liczby fumonizyn FB₁, FB₂ i FB₃ [5]. Ponadto metabolity pośrednie z grupą ketonową C-3 (2-amino-3-okso-12,16-dimetyloeikozan) i z grupą hydroksylową C-3 (2-amino-3-hydroksy-12,16-dimetyloeikozan) były obecne w kokulturach mutantów *FUM1-FUM6* oraz *FUM8-FUM6* [3]. Za występowaniem reakcji ketoredukcji C-3 na wczesnym etapie biosyntezy mykotoksyn przemawia także fakt komplementacji genu *TSC10* drożdży, kodującego reduktazę 3-ketosfinganiny w biosyntezie sfingolipidów, przez *FUM13* [5, 41].

Akumulacja 3-keto FB₃ i 3-keto FB₄, a nie FB₁ ani FB₂, wskazuje, że podczas biosyntezy fumonizyn redukcja grupy ketonowej/karbonylowej C-3 występuje przed hydroksylacją C-5. Grupa hydroksylowa C-5 nie występuje w FB₃, FB₄ i ich 3-keto homologach, ale jest obecna w FB₁ i FB₂. Węgiel 10 szkieletu fumonizyn może być hydroksylowany niezależnie od redukcji grupy hydroksylowej C-3 [5].

Estryfikacja poliketydu

Genami kodującymi białka biorące udział w reakcjach estryfikacji poliketydu są geny *FUM7*, *FUM10*, *FUM11* i *FUM14*. Estry powstają pomiędzy dwoma cząsteczkami kwasu propano-1,2,3-trikarboksylowego a grupami hydroksylowymi C-14 i C-15 poliketydu [43]. Inaktywacja *FUM10*, *FUM11* i *FUM14* powoduje powstawanie homologów fumonizyn FB₃ i FB₄ nie mających jednej lub obu grup trikarboksylowych, co świadczy o roli tych genów w estryfikacji C-14 i C-15 szkieletu fumonizyn [9].

FUM7 koduje białko złożone z 424 aminokwasów o sekwencji zbliżonej do dehydrogenaz alkoholowych. Jego inaktywacja prowadzi do wytwarzania produktów pośrednich szlaku z podwójnymi wiązaniami pomiędzy dwoma atomami węgla w estrach kwasów trikarboksylowych [9]. Butchko i in. [4] zakładają, że jeśli prekursorem grupy estrowej jest cytrynian, dehydrogenaza *FUM7* mogłaby usuwać grupę hydroksylową C-3 cytrynianu i tworzyć w ten sposób formę kwasu trikarboksylowego.

FUM10 koduje białko zbudowane z 493 aminokwasów o sekwencji podobnej do syntetaz acylo-CoA, tak jak gen *FUM16*. Prawdopodobnie katalizują one aktywację albo poliketydu fumonizyn albo prekursora estru trikarboksylowego za pomocą CoA [26].

Gen *FUM11* koduje białko długości 511 aminokwasów pełniące prawdopodobnie funkcję transportera kwasów trikarboksylowych, prekursorów grup estrowych fumonizyn, z wnętrza mitochondriów, gdzie byłyby produkowane w cyklu Krebsa, do cytoplazmy, w której ma miejsce szlak biosyntezy mykotoksyn [4, 9, 26].

Białkiem kodowanym przez *FUM14* jest nierybosomalna syntetaza peptydu (NRPS, ang. **non**ribosomal **p**eptide **s**ynthetase) mająca dwie domeny, domenę PCP (ang. **p**eptidyl **c**arrier **p**rotein) i domenę C (ang. **c**ondensation domain). Produkt genu *FUM14*, białko Fum14p, jest bezpośrednio zaangażowany w reakcję estryfikacji fumonizyn, o czym świadczy fakt występowania u mutantów metabolitów pośrednich HFB₃ i HFB₄ charakteryzujących się brakiem grup estrowych. Ponadto Fum14p stanowi pierwszy przykład białka z rodziny NRPS, którego domena kondensacyjna katalizuje tworzenie wiązania estrowego C-O, zamiast wiązania amidowego C-N peptydów. Zaleta-Rivera i in. [43] sugerują, że geny *FUM7*, *FUM10* i *FUM14* mogą kodować czterodomenowy kompleks NRPS, A-PCP-C-R. Sekwencja aminokwasowa *FUM10* przypomina domenę adenylacji NRPS (A), *FUM14* ma domeny PCP i C, a *FUM7* należy do rodziny dehydrogenaz/reduktaz i może stanowić domenę reduktazy (R). Zaproponowali oni również następujący mechanizm estryfikacji fumonizyn. Białko Fum10p katalizuje reakcję aktywacji zależnej od ATP trikarboksylowego substratu do formy acylo-AMP. Substratem dla Fum10p jest metabolit cyklu Krebsa, najprawdopodobniej kwas cytrynowy. W tej formie grupa acylowa TCA jest przenoszona na domenę PCP białka Fum14p. Następnie domena C łączyłaby acylo-S-PCP i szkielet poliketydowy HFB₃ i HFB₄. Produktem tej kondensacji byłyby didehydro-FB₃ i didehydro-FB₄. Białko Fum7p redukowałoby podwójne

wiązanie w pochodnych didehydro, wytwarzając tym samym FB₃ i FB₄ [43]. Badania in vitro Butchko i in. [4] z tetrahydro-FB₁ wskazują jednak, że produkt *FUM7* musi działać przed estryfikacją zachodzącą przy udziale *FUM14p*.

Aktywność pozostałych genów klastra FUM

Geny *FUM1*, *FUM3*, *FUM6*, *FUM7*, *FUM8*, *FUM10*, *FUM13* i *FUM14* są niezbędne w biosyntezie fumonizyn a ich inaktywacja prowadzi albo do całkowitego zahamowania syntezy albo do znacznej redukcji zawartości metabolitu.

Geny *FUM17*, *FUM18* i *FUM19* pełnią prawdopodobnie funkcje ochronne przed niekorzystnym działaniem wytwarzanych toksyn na struktury grzyba. Z analizy sekwencji genu *FUM19* wynika, że jest to transpoter ABC (ang. ATP-binding cassette). Białko to może działać jako pompa usuwająca fumonizyny z cytoplazmy na zewnątrz komórki [9, 26].

Geny *FUM17* i *FUM18* kodują podobne do siebie białka złożone z 388 aminokwasów i 427 aminokwasów, które swoją sekwencją przypominają gen *ASC-1* pomidora (tomato longevity assurance factor) [9].

Funkcja inaktywowanych genów *FUM17*, *FUM18* i *FUM19* może być przynajmniej częściowo kompensowana przez białka o podobnej funkcji wytwarzane przez *Fusarium verticillioides* [9].

Często klastry genów biosyntezy metabolitów wtórnych grzybów zawierają specyficzne dla szlaku geny regulujące, zwykle są to czynniki transkrypcyjne wiążące DNA. U *F. verticillioides* scharakteryzowano dotychczas dwa geny regulujące transkrypcję, ale znajdują się one poza klastrem. Należą do nich *FCCI* (*Fusarium cyclin* C1) oraz *ZFRI* (Zinc binuclear cluster transcription factor). *FCCI* koduje cyklinę typu C. Inaktywacja genu *FCCI* blokuje wytwarzanie FB₁, ale wpływa również na rozwój grzyba i jego metabolizm wtórny. Gen odpowiada zatem za regulację ekspresji wielu genów, m.in. genów *FUM*, u *F. verticillioides*. Gen *ZFRI* jest za to specyficzny dla szlaku biosyntezy fumonizyn, o czym świadczy 10-krotna redukcja ilości FB₁ w mutantach [2].

Podsumowanie

Fumonizyny to grupa mikotoksyn wytwarzana głównie przez dwa gatunki *Fusarium*: *F. verticillioides* oraz *F. proliferatum*. Pod względem chemicznym są to pochodne diestru kwasu propanotrikarboksylowego oraz ikozanu. Tworzą one rodzinę ponad 25 związków różniących się podstawnikami, przy czym najpowszechniej stwierdza się występowanie fumonizyn z grupy B (FB₁, FB₂ i FB₃). Strukturalne podobieństwo fumonizyn do sfinganiny, będącej składnikiem błon komórkowych, decyduje o ich toksyczności w stosunku do różnych grup organizmów. Biosynteza

tych związków jest warunkowana zespołem funkcjonalnie powiązanych genów tworzących tak zwany klaster FUM. Kompleks ten tworzy 15 genów, przy czym jedynie cztery z nich (*Fum1*, *Fum8*, *Fum10* oraz *Fum16*) odpowiadają za syntezę podstawowego szkieletu fumonizyn. Jego struktura jest następnie enzymatycznie modyfikowana przy udziale monoooksygenaz (*Fum6p*, *Fum12p* i *Fum15p*), dioksygenaz (*Fum3p*) oraz reduktaz (*Fum13p*). Ekspresja genów klastra FUM jest warunkowana wspólnym lokalnym czynnikiem transkrypcyjnym aktywowanym poprzez regulatory globalne, aktywność których jest uzależniona od podaży azotu, węgla oraz stężenia jonów wodorowych.

Literatura

- [1] Bingle L.E.H., Simpson T.J., Lazarus C.M. 1999. Ketosynthase domain probes identify two subclasses of fungal polyketide synthase genes. *Fungal Genet. Biol.* 26: 209–223.
- [2] Bluhm B.H., Woloshuk C.P. 2005. Amylopectin induces fumonisin B1 production by *Fusarium verticillioides* during colonization of maize kernels. *Mol. Plant. Microbe Interact.* 18: 1333–1339.
- [3] Bojja R.S., Cerny R.L., Proctor R.H., Du L. 2004. Determining the biosynthetic sequence in the early steps of the fumonisin pathway by use of three gene-disruption mutants of *Fusarium verticillioides*. *J. Agric. Food Chem.* 52: 2855–2860.
- [4] Butchko R.A.E., Plattner R.D., Proctor R.H. 2006. Deletion analysis of FUM genes involved in tricarballic ester formation during fumonisin biosynthesis. *J. Agric. Food Chem.* 54: 9398–9404.
- [5] Butchko R.A.E., Plattner R.D., Proctor R.H. 2003. *FUM13* encodes a short chain dehydrogenase/reductase required for C-3 carbonyl reduction during fumonisin biosynthesis in *Gibberella moniliformis*. *J. Agric. Food Chem.* 51: 3000–3006.
- [6] Caldas E.D., Sadilcola K., Ward B.L., Jones A.D., Winter C.K., Gilchrist D.G. 1998. Biosynthetic studies of fumonisin B1 and AAL toxins. *J. Agric. Food Chem.* 46: 4734–4743.
- [7] Chen M., Han G., Dietrich C.R., Dunn T.M., Cahoon E.B. 2006. The essential nature of sphingolipids in plants as revealed by the functional identification and characterization of the arabidopsis *lcb1* subunit of serine palmitoyltransferase. *Plant Cell* 18: 3576–3593.
- [8] Cox R.J. 2007. Polyketides, proteins and genes in fungi: programmed nano-machines begin to reveal their secrets. *Org. Biomol. Chem.* 5: 2010–2026.
- [9] Desjardins A.E. 2006. *Fusarium* mycotoxins. Chemistry, genetics, and biology. The American Phytopathological Society (APS Press), St. Paul, Minnesota USA: 260 ss.
- [10] Ding Y., Bojja R.S., Du L. 2004. *Fum3p*, a 2-ketoglutarate-dependent dioxygenase required for C-5 hydroxylation of fumonisins in *Fusarium verticillioides*. *Appl. Environ. Microbiol.* 70: 1931–1934.
- [11] Frisvad J.C., Smedsgaard J., Samson R.A., Larsen T.O., Thrane U. 2007. Fumonisin B2 Production by *Aspergillus niger*. *J. Agric. Food Chem.* 55: 9727–9732.
- [12] Gerber R., Lou L., Du L. 2009. A PLP-dependent polyketide chain releasing mechanism in the biosynthesis of mycotoxin fumonisins in *Fusarium verticillioides*. *J. Am. Chem. Soc.* 131: 3148–3149.
- [13] Ghiasian S.A., Maghsood A.H., Yazdanpanah H., Shephard G.S., Westhuizen Z., Vismer H.F., Rheeder J.P., Marasas W.F.O. 2006. Incidence of *Fusarium verticillioides* and levels of fumonisins in corn from main production areas in Iran. *J. Agric. Food Chem.* 54: 6118–6122.
- [14] He Q., Suzuki H., Sharma N., Sharma R.P. 2006. Ceramide synthase inhibition by Fumonisin B1 treatment activates sphingolipid-metabolizing systems in mouse liver. *Toxicol. Sci.* 94: 388–397.
- [15] Jurado M., Marín P., Callejas C., Moretti A., Vázquez C., González-Jaén M.T. 2010. Genetic variability and fumonisin production by *Fusarium proliferatum*. *Food Microbiol.* 27: 50–57.
- [16] Kohut G., Ádám A.L., Fazekas B., Hornok L. 2009. N-starvation stress induced FUM gene expression and fumonisin production is mediated via the HOG-type MAPK pathway in *Fusarium proliferatum*. *Int. J. Food Microbiol.* 130: 65–69.
- [17] Lynch D.V., Dunn T.M. 2004. An introduction to plant sphingolipids and a review of recent advances in understanding their metabolism and function. *New Phytologist* 161: 677–702.

- [18] Lahiri S., Futerman A.H. 2007. The metabolism and function of sphingolipids and glycosphingolipids. *Cell. Mol. Life Sci.* 64: 2270–2284.
- [19] Logrieco A., Botalico A., Mulé G., Moretti A., Perrone G. 2003. Epidemiology of toxigenic fungi and their associated mycotoxins for some Mediterranean crops. *Eur. J. Plant Pathol.* 109: 645–667.
- [20] Maheshwar P.K., Moharram S.A., Janardhana G.R. 2009. Detection of fumonisin producing *Fusarium verticillioides* in paddy (*Oryza sativa* L.) using polymerase chain reaction (PCR). *Braz. J. Microbiol.* 40: 134–138.
- [21] Markham J.E., Li J., Cahoon E.B., Jaworski J.G. 2006. Separation and identification of major plant sphingolipid classes from leaves. *J. Biol. Chem.* 281: 22684–22694.
- [22] Missmer S.A., Suarez L., Felkner M., Wang E., Merrill A.H.Jr., Rothman K.J., Hendricks K.A. 2006. Exposure to fumonisins and the occurrence of neural tube defects along the Texas-Mexico border. *Environ. Health Perspect.* 114: 237–241.
- [23] Nelson D.L., Cox M.M. 2005. Lehninger Principles of biochemistry, fourth edition. W H Freeman & Co, USA: 1100 ss.
- [24] Osuchowski M.F., Gaylen L.E., Sharma R.P. 2005. Fumonisin B1-induced neurodegeneration in mice after intracerebroventricular infusion is concurrent with disruption of sphingolipid metabolism and activation of proinflammatory signaling. *Neurotoxicology* 26: 211–221.
- [25] Pankova-Kholmyansky I., Futerman A.H. 2006. Ceramide Synthase. W: Hirabayashi Y., Igarashi Y., Merrill A.H.Jr. (red.) Sphingolipid biology. Tokyo, Springer-Verlag: 49–56.
- [26] Proctor R.H., Brown D.W., Plattner R.D., Desjardins A.E. 2003. Co-expression of 15 contiguous genes delineates a fumonisin biosynthetic gene cluster in *Gibberella moniliformis*. *Fungal Genet. Biol.* 38: 237–249.
- [27] Proctor R.H., Desjardins A.E., Plattner R.D., Hohn T.M. 1999. A polyketide synthase gene required for biosynthesis of fumonisin mycotoxins in *Gibberella fujikuroi* mating population A. *Fungal Genet. Biol.* 27: 100–112.
- [28] Proctor R.H., Plattner R.D., Desjardins A.E., Busman M., Butchko R.A.E. 2006. Fumonisin production in the maize pathogen *Fusarium verticillioides*: genetic basis of naturally occurring chemical variation. *J. Agric. Food Chem.* 54: 2424–2430.
- [29] Rheeder J.P., Marasas W.F.O., Vismer H.F. 2002. Production of fumonisin analogs by *Fusarium* species. *Appl. Environ. Microbiol.* 68: 2101–2105.
- [30] Riley R.T., Voss K.A. 2006. Differential sensitivity of rat kidney and liver to fumonisin toxicity: organ-specific differences in toxin accumulation and sphingoid base metabolism. *Toxicol. Sci.* 92: 335–345.
- [31] Savolainen K., Stockmann-Juvala H., Naarala J., Loikkanen J., Vähäkangas K. 2006. Apoptosis in neurotoxicity of fumonisin B1. *Abstracts. Toxicol. Lett.* 164S: S1–S324.
- [32] Segvić Klarić M., Rumora L., Ljubanović D., Pepeljnjak S. 2008. Cytotoxicity and apoptosis induced by fumonisin B1, beauvericin and ochratoxin A in porcine kidney PK15 cells: effects of individual and combined treatment. *Arch. Toxicol.* 82: 247–255.
- [33] Seo J.-A., Proctor R.H., Plattner R.D. 2001. Characterization of four clustered and coregulated genes associated with fumonisin biosynthesis in *Fusarium verticillioides*. *Fungal Genet. Biol.* 34: 155–165.
- [34] Soriano J.M., Gonzalez L., Catala A.I. 2005. Mechanism of action of sphingolipids and their metabolites in the toxicity of fumonisin B1. *Prog. Lipid. Res.* 44: 345–356.
- [35] Sperling P., Franke S., Lüthje S., Heinz E. 2005. Are glucocerebrosides the predominant sphingolipids in plant plasma membranes? *Plant Physiol. Biochem.* 43: 1031–1038.
- [36] Staunton J., Weissman K.J. 2001. Polyketide biosynthesis: a millennium review. *Nat. Prod. Rep.* 18: 380–416.
- [37] van den Brink H.M., van Gorcom R.F., van den Holden C.A., Punt P.J. 1998. Cytochrome P450 enzyme systems in fungi. *Fungal Genet. Biol.* 23: 1–17.
- [38] Vismer H., Snijman P., Marasas W., Schalkwyk D. 2004. Production of fumonisins by *Fusarium verticillioides* strains on solid and in a defined liquid medium – effects of L-methionine and inoculum. *Mycopathologia* 158: 99–106.
- [39] Voss K.A., Smith G.W., Haschek W.M. 2007. Fumonisin: Toxicokinetics, mechanism of action and toxicity. *Anim. Feed Sci. Technol.* 137: 299–325.
- [40] Williams L.D., Glenn A.E., Zimeri A.M., Bacon C.W., Smith M.A., Riley R.T. 2007. Fumonisin disruption of ceramide biosynthesis in maize roots and the effects on plant development and *Fusarium verticillioides*-induced seedling disease. *J. Agric. Food Chem.* 55: 2937–2946.
- [41] Yi H., Bojja R.S., Fu J., Du L. 2005. Direct evidence for the function of FUM13 in 3-ketoreduction of mycotoxin fumonisins in *Fusarium verticillioides*. *J. Agric. Food Chem.* 53: 5456–5460.

- [42] Yu F., Zhu X., Du L. 2005. Developing a genetic system for functional manipulations of FUM1, a polyketide synthase gene for the biosynthesis of fumonisins in *Fusarium verticillioides*. *FEMS Microbiol. Lett.* 248: 257–264.
- [43] Zaleta-Rivera K., Xu C.H., Yu F., Butchko R.A.E., Proctor R.H., Hidalgo-Lara M.E., Raza A., Dussault P.H., Du L. 2006. A bidomain nonribosomal peptide synthetase encoded by FUM14 catalyzes the formation of tricarballic esters in the biosynthesis of fumonisins. *Biochemistry* 45: 2561–2569.
- [44] Zheng W., Kollmeyer J., Symolon H., Momin A., Munter E., Wang E., Kelly S., Allegood J.C., Liu Y., Peng Q., Ramaraju H., Sullards M.C., Cabot M., Merrill A.H.Jr. 2006. Ceramides and other bioactive sphingolipid backbones in health and disease: lipidomic analysis, metabolism and roles in membrane structure, dynamics, signaling and autophagy. *Biochim. Biophys. Acta* 1758: 1864–1884.
- [45] Zhu X., Yu F., Li X.C., Du L. 2007. Production of dihydroisocoumarins in *Fusarium verticillioides* by swapping ketosynthase domain of the fungal iterative polyketide synthase Fum1p with that of lovastatin diketide synthase. *J. Am. Chem. Soc.* 129: 36–37.
- [46] Zhu X., Yu R., Bojja R.S., Zaleta-Rivera K., Du L. 2006. Functional replacement of the ketosynthase domain of FUM1 for the biosynthesis of fumonisins, a group of fungal reduced polyketides. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 33: 859–868.

Molecular basis of fumonisin biosynthesis

Key words: *Fusarium*, fumonisins, FUM genes

Summary

Fumonisin is a group of fungal secondary metabolites biosynthesized primarily by two *Fusarium* species of the *liseola* section i.e. *F. verticillioides* and *F. proliferatum*. Chemically, these are diester derivatives of propanoic acid with icosane and constitute structural analogs of sphinganine. Structural similarity of fumonisins to sphinganine is a direct reason of metabolite toxicity, which reacts with sphingosine synthase and in consequence inhibits ceramide production. Fumonisin biosynthesis is determined by a cluster of FUM genes and the main steps of this metabolite pathway include: synthesis of the polyketide chain, its condensation with alanine, hydroxylation of the carbonyl backbone and polyketide esterification.

Entomopatogeniczne grzyby z rodzaju *Fusarium* i ich znaczenie w regulacji liczebności szkodliwych owadów

Anna Wenda-Piesik

Katedra Podstaw Produkcji Roślinnej i Doświadczalnictwa,
Uniwersytet Technologiczno-Przyrodniczy w Bydgoszczy
ul. Ks. Kordeckiego 20e, 85-225 Bydgoszcz
e-mail: apiesik@utp.edu.pl

Słowa kluczowe: *Fusarium* sp., owady, entomopatogeny, regulacja
szkodników

Wprowadzenie

Fitopatologia i entomologia, zajmujące się oddzielnymi przedmiotami badawczymi w naukach agronomicznych, stanowią odrębne dyscypliny naukowe. Pewnego rodzaju pomostem pomiędzy tymi dyscyplinami są niektóre gatunki z rodzaju *Fusarium*, które mogą odgrywać w układach trójtroficznych (roślina – owad – grzyb) podwójną rolę, zarówno patogenów roślin jak i patogenów roślinożernych owadów. Zagadnienia te nie były dotychczas zbyt szeroko omawiane w literaturze krajowej, są natomiast liczne doniesienia z badań prowadzonych w różnych częściach świata, które dowodzą istnienia takich właśnie powiązań.

Stanowisko systematyczne. Rodzaj *Fusarium* utworzony w roku 1908 przez Linka obejmuje grzyby strzępkowe, których stanowisko w systematyce jest następujące: gromada: Grzyby właściwe (*Eumycota*); podgromada: Grzyby niedoskonałe (*Fungi imperfecti*); klasa: Strzępczaki (*Hyphomycetes*); rząd: Moniliowce (*Moniliales*); rodzina: Gruźelkowate (*Tuberculariaceae*) [47].

Morfologia i rozmnażanie. Grzyby z rodzaju *Fusarium* tworzą obfitą grzybnię o jasnych barwach, z rewersem zabarwionym pomarańczowo, czerwono lub fioletowo, kiedy wzrost kolonii odbywa się na pożywce PDA. Konidiofory są wolno rozmieszczone w strzępkach powietrznych, mogą być rozgałęzione lub proste. Na ich osi głównej powstają fialidy, a na nich konidia w łańcuchach lub skupieniach. Wyróżnia się trzy typy zarodników bezpłciowych, za pomocą których grzyby te

rozprzestrzeniają się w środowisku naturalnym; są to: makrokonidia (sierpiki), mikrokonidia oraz chlamydospory. Wielkość i kształt makrokonidiów jest cechą względnie stałą i służy do identyfikacji gatunkowej. Mikrokonidia, rosnące na pojedynczych fialidach w skupieniach, są mniejsze od makrokonidiów, a ponieważ nie wszystkie gatunki je wytwarzają ich obecność jest cechą diagnostyczną w izolacji i identyfikacji gatunków. Chlamydospory, podobnie jak mikrokonidia, są wytwarzane tylko przez niektóre gatunki [47]. Patogeny z rodzaju *Fusarium* mogą przetrwać i zachować biologiczną aktywność przez lata, nawet w bardzo niekorzystnych warunkach temperatury i wilgotności dzięki zarodnikom makrokonidialnym i chlamydosporom [80]. Niektóre gatunki z rodzaju *Fusarium* przechodzą metagenезę od formy bezpłciowej (niedoskonałej = anamorficznej) do formy płciowej (doskonałej = teleomorficznej). Przykładem jest *Fusarium graminearum* SCHWABE gr. 2, którego stadium doskonałe to workowiec *Gibberella zeae* (typ: *Ascomycota*, klasa: *Ascomycetes*) tworzący perytecja na dojrzałych roślinach pszenicy i resztkach poźniwnych, z których wydostają się askosopry uczestniczące w infekcjach pierwotnych pszenicy [33].

Występowanie i rola w środowisku. Gatunki z rodzaju *Fusarium* występują w różnych szerokościach geograficznych. Ich obecność jest rejestrowana w glebie, na podziemnych i nadziemnych częściach roślin, na materii organicznej pochodzenia roślinnego i zwierzęcego, na żywych stawonogach, kręgowcach i ludziach, w powietrzu oraz jako składnik biofilmu wody [9, 54, 61, 22]. Większość gatunków to saprotroficzne organizmy, mające względnie duży udział w zbiorowości mikroorganizmów glebowych. Saprotroficzne gatunki z rodzaju *Fusarium* „energicznie” kolonizują resztki roślin na polu, dzięki celulolitycznej aktywności wierzchołka strzępki infekcyjnej, co powoduje enzymatyczną degradację ścian komórkowych żywiciela [39]. W sytuacji niedoboru azotu różne gatunki z rodzaju *Fusarium* mogą produkować chitynazę w celu pozyskiwania azotu z chityny oraz innych związków azotowych zawartych w słomie zbóż [63]. Patogeniczne dla roślin gatunki z tego rodzaju wywołują szereg chorób, które nazywane są fuzariozami danego gatunku rośliny, np. fuzarioza kłosa pszenicy czy fuzaryjne więdnienie pomidora. Do najczęściej występujących fuzarioz roślinnych należą: zgorzele siewek, korzeni i różnych części pędu, więdnienia roślin, porażenie kłosa [46, 77]. Przykładami grzybów z rodzaju *Fusarium* o saprotroficznych i patogenicznych właściwościach są gatunki często izolowane z różnych części roślin zbożowych (korzenie, podstawa źdźbła, węzły i źdźbło, kłosa): *F. graminearum* SCHWABE gr.1 (syn. *pseudograminearum*), *F. culmorum* (W.G. SMITH) SACC., *F. avenaceum* (FR.) SACC., *F. equiseti* (CORDA) SACC. SENSU GORDON i *F. acuminatum* ELL. & EV. SENSU GORDON [43, 50].

Istnieją szczepy licznych gatunków z rodzaju *Fusarium*, które są patogeniczne w odniesieniu do zwierząt niższych i wyższych. Wiedza na temat grzybów rodzaju *Fusarium* powiązanych z owadami stale się pogłębia, odkąd Booth [8] sklasyfikował 15 gatunków w 10 sekcjach znalezionych na owadach, a 9 z nich uznał za patogeniczne w stosunku do owadów. W wykazie grzybów entomopatogenicznych Humbera

[40] znajduje się 13 gatunków *Fusarium* sp. opisanych jako patogeny owadów z rzędów: chrząszczy, muchówek, motyli, pluskwiaków równoskrzydłych i błonkówek. Najnowsze odkrycia istotnie przyczyniły się do poszerzenia wiedzy na temat entomopatogenicznych gatunków *Fusarium* sp. jak i żywicielskich owadów – szkodników roślin uprawnych [11, 27, 30, 52, 55, 58, 60, 65, 73, 79].

Metody stosowane w badaniach nad entomopatogenicznymi właściwościami grzybów z rodzaju *Fusarium*

Techniki *in vitro* w doświadczeniach laboratoryjnych ze strukturami grzybów z rodzaju *Fusarium* obejmują:

1. Bezpośrednie stosowanie inokulum grzyba na jaja, larwy, poczwarki lub imago. Inokulum mogą stanowić zawiesiny wodne o określonym stężeniu zarodników konidialnych, zazwyczaj testowane w szerokim zakresie stężeń [79] lub grzybnia powietrzna zarodnikujących kultur do bezpośredniego kontaktu z ciałem owada [76].
2. Stosowanie sztucznej diety do karmienia larw z dodatkiem grzybni lub metabolitów grzybowych, w tym mikotoksyn [1, 71].

Badania *in vivo* polegają na aplikacji inokulum do naturalnego środowiska, w celu sprowokowania bezpośredniej infekcji [66] lub poprzez zakażanie roślin żywicielskich dla owada [78]. Poza tym prowadzone są badania *in situ* polegające na kolekcjonowaniu martwych osobników i monitoringu epizoocji fuzaryjnych w celu określenia ich zasięgu i intensywności [52]. Ważnym aspektem wszystkich badań jest spełnienie czterech postulatów Kocha.

Mikozy i letalne reakcje szkodliwych owadów z różnych rzędów powodowane przez grzyby z rodzaju *Fusarium*

Larwy motyla słonecznicy *Heliothis virescens* F. (*Lepidoptera: Noctuidae*), powszechnie występującego w obydwu Amerykach i na Karaibach szkodnika lucerny, koniczyny, bawełny oraz wielu gatunków roślin ozdobnych i warzyw, są żywicielem dla trzech gatunków z rodzaju *Fusarium*: *F. moniliforme*, *F. oxysporum* i *F. solani* [1]. Larwy słonecznicy karmione sztuczną dietą z dodatkiem grzybni tych gatunków wykazywały szereg nieprawidłowości w rozwoju. Ich masa ciała po 7 dniach karmienia sztuczną dietą z dodatkiem grzybni, była w 90–99% mniejsza niż masa larw karmionych bez dodatku grzyba, a proces przepoczwarczenia został całkowicie zahamowany. Larwom tym podawano także dietę z dodatkiem mikotoksyn T-2 i DAS produkowanych przez *F. moniliforme* i wówczas ograniczenie wzrostu masy ciała wyniosło odpowiednio 87% i 62%, zaś masy poczwarki o jedną trzecią. Ponadto przepoczwarczenie słonecznicy było o tydzień opóźnione [1]. Szczep *F. pallidoroseum* (syn. *F. semitectum*), który wyizolowano z obumarłych gąsienic brudnicy *Lymantria obfus-*

cata WALKER (*Lepidoptera: Noctuidae*), szkodnika lasów oraz upraw wierzby i topoli w Indiach, przebadano, jako potencjalnego wroga naturalnego. Testy, w których zastosowano inokulum zarodników konidialnych w zakresie stężeń od 10^1 do 10^{10} w 1 ml pokazały, że w 4 dniu po aplikacji największego stężenia inokulum na gąsienice, ich śmiertelność wyniosła 43%, natomiast w 9 dobie wyniosła 100% [60]. Inny szczep *F. pallidroseum* badano także pod kątem ograniczenia populacji komara *Culex quinquefasciatus* SAY (*Diptera: Culicidae*), wektora filariozy limfatycznej (choroby znanej pod nazwą słoniowatości) i japońskiego zapalenia mózgu. Obydwie choroby są poważnym problemem dużych skupisk ludności w Azji. Poszukując wrogów naturalnych niebezpiecznych komarów odkryto w ciele obumarłych muchówek szczep *F. pallidroseum* wyjątkowo wirulentny w stosunku do dorosłych osobników. Powodował on śmiertelność połowy badanej populacji (LT_{50}) w ciągu 2 dni przy 4-godzinowym kontakcie owadów z inokulum grzyba, natomiast podczas godzinnej inokulacji LT_{50} populacji komarów wyniosło 12 dni. Podobnie jak w poprzednich badaniach, stężenie zarodników konidialnych w roztworze do aplikacji na komary musiało być wysokie, co najmniej 10^{10} w 1 ml cieczy. Jest to pierwszy przypadek grzyba entomopatogenicznego, którego zarodniki efektywnie uśmiercają owada w czasie krótszym niż okres inkubacji filariozy limfatycznej i japońskiego zapalenia mózgu u ludzi (13–22 dni) [58]. *F. proliferatum*, *F. larvarum* i *F. semitectum* były badane pod kątem patogeniczności w stosunku do różnych stadiów rozwojowych mszycy zbożowej *Schizaphis graminum* ROND (*Homoptera: Aphididae*). Najszybszą reakcję letalną wywołały szczepy *F. proliferatum*, które spowodowały śmierć 5-dniowych nimf, 5-dniowych bezskrzydłych mszyc oraz 15-godzinowych nimf już po 10 minutach od zastosowania zawiesiny inokulum w wodzie [30]. W ramach poszukiwań grzybów entomopatogenicznych dla różnych szkodników trzciny cukrowej, odkryto w Azji szczep z gatunku *Fusarium oxysporum* SCHLECHT. Pozyskano go z obumarłych larw *Chilo auricilius* DUDGEON (*Lepidoptera: Pyralidae*) i przebadano w stosunku do 11 szkodników trzciny cukrowej [76]. W testach laboratoryjnych wykorzystano metodę bezpośredniego kontaktu larw oraz osobników dorosłych z zarodnikującymi kulturami grzyba, umożliwiając im poruszanie się po grzybni w ciągu 20 minut. *F. oxysporum* wywołało reakcje letalne w odniesieniu do 4 gatunków szkodników, powodując po 7 dniach od zakażenia 100% śmiertelności larw L_1 i 50% larw L_5 *Chilo auricilius* DUDGEON (*Lepidoptera: Pyralidae*) [76]. *Fusarium verticillioides* okazało się patogeniczne dla konika polnego *Tropidacris collaris* STOLL (*Orthoptera: Acridoidea*). Śmiertelność nimf L_3 po zastosowaniu stężenia zarodników w dawce 10^6 osiągnęła po 10 dniach poziom 58% populacji [65]. Przebieg mikoz fuzaryjnych u diapauzujących larw ździeblarza pszenicznego *Cephus cinctus* NORTON (*Hymenoptera: Cephidae*) był różny w zależności od gatunku grzyba *Fusarium*, którego zarodniki aplikowano bezpośrednio na ciało larw, a dotyczyły one stopnia i tempa przebarwień ciała, rozwoju mycelium na integumencie, sztywnienia ciała i w konsekwencji zamierania larw ździeblarza. Bardzo silną korelację między tempem tworzenia się

przebarwień integumentu a śmiertelnością larw żdzieblarza stwierdzono pod wpływem zarodników konidialnych gatunków: *F. culmorum* i *F. avenaceum* [79]. Wywoływanie reakcji śmiertelnych u owadów zależy od czynników leżących zarówno po stronie owada, jak i grzyba. Stadium rozwojowe owada i możliwość kontaktu z grzybem patogenicznym oraz stężenie inokulum i sposób wnikania w struktury ciała żywiciela są najczęściej badanymi aspektami patogenezy. Fuzariozy zostały zidentyfikowane również u innych stawonogów (np. homarów i krewetek), robaków (pijawki) oraz zwierząt wyższych (myszy, psy), a także ludzi [26, 48, 66]. Infekcje fuzaryjne u ludzi rozwijają się na paznokciach, na rogówce oka (keriatitis), a także wewnątrzustrojowo głównie u osób z zaburzeniami układu odpornościowego [62].

Mechanizmy wywoływania entomopatogenezy przez różne gatunki grzybów z rodzaju *Fusarium*

Entomopatogeniczne grzyby mogły wyewoluować od fitopatogenicznych form poprzez dostosowanie zewnątrzkomórkowych enzymów hydrolitycznych tak, aby przeprowadzały hydrolizę związków proteinowych zawartych w kutikuli owadów. Wiele z patogenów roślin posiada adaptację strukturalną i behawioralną, które są bardzo podobne do tych, jakie wykazują entomopatogeny. Dlatego mechanizmy grzybowej patogenezy mogą być podobne u owadów i u roślin. Gatunki z rodzaju *Fusarium* produkują szerokie spektrum enzymów rozpuszczających białka i polisacharydy, które są użyteczne w rozkładzie złożonych substancji organicznych zarówno żywych jak i martwych ścianek komórkowych roślin oraz kutikuli owadów. Wszechstronność grzybów z rodzaju *Fusarium* w przekształcaniu się z roślinnych patogenów na owadzie umożliwia tym organizmom wywoływanie chorób roślin i epizootji owadów w warunkach polowych [68]. Poza aktywnością enzymatyczną istotną rolę w wywoływaniu reakcji letalnych owadów odgrywają mikotoksyny, które są specyficznymi produktami metabolizmu wielu gatunków z rodzaju *Fusarium*. W środowisku naturalnym wykrywa się obecność kilku klas mikotoksyn fuzaryjnych: trichotecenów, zearalenonu, fumonizyn, moniliforminy oraz bowarycyny. Związki te są wytwarzane przeważnie przez: *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum*, *F. nivale*, *F. oxysporum*, *F. sporotrichoides*, *F. poae* i *F. verticillioides* [56], a do szybkiej oceny ich obecności służą techniki molekularne oparte o reakcję PCR [72]. Niektóre z wymienionych toksyn, np. z grupy trichotecen, fumonizyn czy bowerycyna są aktywne zarówno w stosunku do roślin jak i owadów [1, 19, 30]. Wykaz gatunków entomopatogenicznych oraz mikotoksyn przez nie produkowanych, znajduje się w tabeli 1. Przykładem gatunku o uzdolnieniach entomopatogenicznych jest *Fusarium graminearum* SCHWABE. Jest on także odpowiedzialny m.in. za zgorzel koronową (ang. crown rot) pszenicy, przyczynia się do kompleksu zgorzeli korzeni (ang. root rot complex) różnych gatunków zbóż oraz wywołuje fuzariozę kłosów (ang. head blight) w strefie

Tabela 1. Wykaz entomopatogenicznych gatunków z rodzaju *Fusarium* oraz produkowanych toksyn o działaniu owadobójczym

Gatunek	Toksyna	Działanie owadobójcze w stosunku do:	Źródło
<i>F. acuminatum</i>	HT-2, T-2	mącznik młynarek (<i>Tenebrio molitor</i>) Col., <i>Tenebrionidae</i>	[16]
<i>F. avenaceum</i>	enniatyna, bowercyna	zwójki (<i>Choristoneura fumiferana</i>) Lep., <i>Tortricidae</i>	[70]
<i>F. culmorum</i>	DON, AcDON zearalenon	ździeblarz pszeniczny (<i>Cephus cinctus</i>) Hym. <i>Cephidae</i>	[73]
<i>F. equiseti</i>	trichoteceny, zearalenon	motyle (<i>Lepidoptera</i>)	[41]
<i>F. graminearum</i>	DON, kulmoryna, zearalenon, dihydroksykalonektryna	rolnica gwoździówka (<i>Spodoptera frugiperda</i>) Lep., <i>Noctuidae</i> , słonecznica (<i>Heliothis zea</i>) Lep., <i>Noctuidae</i> , trojszyk ulec (<i>Tribolium confusum</i>) Col., <i>Tenebrionidae</i> ździeblarz pszeniczny (<i>Cephus cinctus</i>) Hym. <i>Cephidae</i>	[21, 37, 25, 73]
<i>F. lateritium</i>	enniatyna, trichoteceny	skrzypionka błękitek (<i>Oulema gallaeciana</i>) Col., <i>Chrysomelidae</i> tarczniczki (<i>Hemiberlesia rapax</i>) Hem. <i>Diaspididae</i> mucha zielona (<i>Lucilla sericata</i>) Dipt., <i>Calliphoridae</i>	[57, 10,14]
<i>F. larvarum</i>	fusarenon, monoceryn, dihydroisokumaryna, 6-metyl eteru, 6,7-dimetyl eteru	ochojnik jodłowy korowy (<i>Adelges piceae</i>) <i>Homopt.</i> , <i>Chermesidae</i> mszyca zbożowa (<i>Schizaphis graminum</i>)	[13, 30]
<i>F. moniliforme</i>	bowercyna, DAS	stonka ziemniaczana (<i>Leptinotarsa decemlineata</i>) Col., <i>Chrysomelidae</i> , chrząszcze z rodz. majkowate (<i>Mylabris pustulata</i>) Col., <i>Meloidae</i> omacnica (<i>Leucinodes orbonalis</i>) Lep., <i>Pyralidae</i> (<i>Scirpophaga incertulas</i>) Lep., <i>Crambidae</i> słonecznica (<i>Heliothis virescens</i>) Lep., <i>Noctuidae</i>	[7, 34, 81, 1]
<i>F. nivale</i>	DON, T-2	mącznik młynarek (<i>Tenebrio molitor</i>) Col., <i>Tenebrionidae</i>	[16]
<i>F. oxysporum</i>	trichoteceny, T-2, AAL, DAS, moniliformina	komar (<i>Aedes detritus</i>), Dipt., <i>Culicidae</i> omacnica prosowianka (<i>Ostrinia nubilalis</i>), Lep., <i>Pyralidae</i> słonecznica (<i>Heliothis virescens</i>) Lep., <i>Noctuidae</i> , <i>Chilo auricilius</i> , <i>Ch. infuscatellus</i> , Lep., <i>Pyralidae</i> <i>Sesamia inferens</i> , Lep., <i>Noctuidae</i>	[38, 51, 1, 76]
<i>F. polyphialidicum</i>	fumonizyny	brudnica nieparka (<i>Lymantria dispar</i>) Lep., <i>Lymantriidae</i>	[35]
<i>F. proliferatum</i>	fumonizyna B1, bowercyna	mszyca zbożowa południowa (<i>Schizaphis graminum</i>), <i>Homopt.</i> <i>Aphididae</i>	[30]
<i>F. sambacinum</i>	trichoteceny	brudnica nieparka (<i>Lymantria dispar</i>) Lep., <i>Lymantriidae</i>	[36]
<i>F. semitectum</i>	bowercyna	stonka ziemniaczana (<i>Leptinotarsa decemlineata</i>) Col., <i>Chrysomelidae</i> różne owady z rzędów <i>Hymenoptera</i> i <i>Lepidoptera</i>	[32, 41]
<i>F. solani</i>	fusarubina, jawanicyna, kwas fuzariowy, DAS	Ogłodek wiązowiec (<i>Scolytus scolytus</i>) Col., <i>Scolytidae</i> plujka rudogłowa (<i>Calliphora erythrocephala</i>) Dipt., <i>Calliphoridae</i> słonecznica (<i>Heliothis virescens</i>) Lep., <i>Noctuidae</i>	[5, 12, 1, 66]
<i>F. sporotrichoides</i>	trichoteceny, T-2	zwójki (<i>Choristoneura fumiferana</i>) Lep., <i>Tortricidae</i> , mącznik młynarek (<i>Tenebrio molitor</i>) Col., <i>Tenebrionidae</i>	[71, 17]
<i>F. verticillioides</i>	fumonizyny	omacnica (<i>Eldana saccharina</i>) Lep., <i>Pyralidae</i>	[55]

klimatu umiarkowanego, również w Polsce [15, 53]. Porażenie kłosów przez ten gatunek obniża jakość ziarna pszenicy ze względu na produkowane fitotoksyny, włączając trichoteceny (DON), zearalenon i około 40 innych wtórnych metabolitów, które są toksyczne zarówno dla roślin jak i owadów [20, 44]. Zawartość DON produkowanego przez izolaty *F. graminearum* w częściach wegetatywnych pszenicy (głównie węzłów krzewienia) może osiągać $111 \mu\text{g} \cdot \text{ml}^{-1}$ zainfekowanej tkanki [59]. Wysoką toksyczność DON wykazał m.in. Fornelli i in. [27] w odniesieniu do larw motyli rolnicy gwoździówki (*Spodoptera frugiperda* (SMITH) *Lepidoptera: Noctuidae*). Ogólnie uważa się, że trichoteceny (w tym DON) są najsilniejszymi toksynami, które hamują odporność komórkową i humoralną w organizmach zwierzęcych, a także prowadzą do rozpadu tkanek żywiciela [61]. Bowerycyna, cykliczny heksadepsipeptyd, izolowana z gatunków *F. semitectum* BREK. ex. RAV. i *F. subglutinans* (WOLLENW. et REINKING) była stosowana przeciwko stonce ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* SAY *Coleoptera: Chrysomelidae*). Ma ona silne właściwości owadobójcze, ale odgrywa również istotną rolę w etiologii chorób roślinnych, ponieważ jest toksyczna dla protoplastów i powoduje śmierć komórek roślinnych [49, 64]. Kwas fuzaryjny jest dobrze rozpoznaną fitotoksyną produkowaną przez gatunki z rodzaju *Fusarium* odpowiedzialne za więdnienie wielu rodzajów roślin wyższych. Ma on słabe właściwości insektycydowe, ale może oddziaływać synergicznie wraz ze związkami allelochemicznymi [20]. Dowd wykazał, że kwas fuzaryjny uwydatnia toksyczne działanie gossypolu (pigmentującego polifenolu $\text{C}_{30}\text{H}_{30}\text{O}_8$ [28]). Obydwa związki obecne w bawelnie spowodowały wysoką śmiertelność larw słonecznicy *Heliothis zea* (BODDIE) *Lepidoptera: Noctuide*. Najprawdopodobniej kwas fuzaryjny hamował enzymy oksydacyjne odpowiedzialne za detoksykację gossypolu w ciele larw owada [20]. Śmiertelność u różnych stadiów mszycy została spowodowana zarówno działaniem fitotoksycznej fumonizyny FB1, jak i enzymów proteolitycznych oraz chitynazy. Niektóre szczepy gatunku *F. proliferatum* produkowały tę toksynę w ilości $1250 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$, efekt letalny dla mszyc zaś był całkowity [30]. Odmianą reakcję opisano dla szczepów *F. larvarum*, które w zależności od pochodzenia powodowały różną śmiertelność u różnych stadiów mszyc. Szczep, który w najsilniejszym stopniu przyczyniał się do śmierci nimf mszycy, produkował substancje wtórne o silnych właściwościach insektycydowych, tj. dihydroisokumarynę, 6-metylu eteru oraz 6,7-dimetylu eteru i został także opisany jako patogeniczny dla *Saissetia oleae* (OLIVIER) *Hemiptera: Coccidae* [69]. Ważnym aspektem, podkreślanym przez badaczy, wykorzystania tego grzyba w praktyce jest fakt, że jego metabolity nie są toksyczne ani dla ludzi, ani dla zwierząt kręgowych. *F. avenaceum* to gatunek występujący w glebie i powodujący zgorzele korzeni i źdźbła wielu roślin zbożowych, mający także zdolności saprotroficzne [9, 54]. O tym, że izolowano go z ciała szkodników zbóż donosili Miczulski i Machowicz-Stefaniak [57], a jego entomopatogeniczne właściwości zostały potwierdzone w późniejszych pracach [70, 79]. Testy laboratoryjne, w których karmiono larwy zwójki (*Choristoneura fumiferana* (CLEMENS) *Lepidoptera: Tortricidae*) pożywką z dodatkami grzybni *F. avenaceum* lub ekstraktem z tej

grzybni, wykazały dużą aktywność insektycydową. Za najbardziej toksyczną substancję uznano enniatynę, antybiotyk z grupy cykloheksadepsipeptydów, który produkowany jest przez kilka gatunków, w tym *F. lateritium* i *F. sambacinum*. Enniatyna podawana w ilości 400 ppm do diety larw zwójki spowodowała zatrucie u 60% osobników i zahamowanie rozwoju larw od 3 pokolenia. Stwierdzono istotne zaburzenia w przewodzie trawiennym larw, które doprowadziły do reakcji deterrentnych [70]. Owady nie pozostają bierne na ataki ze strony grzybów patogenicznych. W miarę ewolucyjnego rozwoju one także rozwinęły wiele mechanizmów odpornościowych. W pewnym stopniu ich odporność na toksyny patogena zależy od rezerwy tłuszczu w ciele. Interesujący opis tych zagadnień można znaleźć w pracy Schmidt-Hampel [67].

Dualistyczne właściwości różnych gatunków z rodzaju *Fusarium* w relacjach trójtroficznych (roślina – owad – patogen)

Wśród saprotrofów, niektóre gatunki wykazują selektywne właściwości patogeniczne w stosunku do określonych gatunków roślin czy zwierząt (w tym owadów), jeśli napotkają odpowiedniego żywiciela. Przykładem jest gatunek *F. oxysporum* SCHLECHTEND. FR., saprotrof glebowy, który od ponad 50 lat zwraca szczególną uwagę zarówno fitopatologów jak i entomologów ze względu na swoje dualistyczne właściwości – patogena roślin, a także niektórych stawonogów, w tym owadów. Reakcją różnych gatunków roślin na porażenie przez ten grzyb jest naczyniowe wędnięcie lub choroba zgorzelowa korzeni [31]. Szczegółowy przegląd genetycznego zróżnicowania form specjalistycznych tego gatunku oraz patogenicznych właściwości znajduje się w pracy Kistler [42]. Niektóre szczepy *Fusarium oxysporum* f. sp. *orthoceras* okazały się selektywnie wirulentne dla chwastów w uprawach rolniczych, głównie dla zarazy *Orobanche cumana* WALLR., pasożyta korzeniowego słonecznika, którego populację próbowano ograniczać poprzez inokulację gleby *Fusarium oxysporum* f. sp. *orthoceras* [75]. Dalsze badania nad miko-herbicydowym zastosowaniem szczepów *F. oxysporum* w ochronie roślin przed zarazą i szpecinką *Striga hermonthica* (DEL.) BENTH. z rodziny *Scrophulariaceae* (szpecinki) prowadzono na szeroką skalę w Afryce i w Azji (tab. 2), w stosunku do tych chwastów wykazują bowiem selektywną wirulencję [24]. O zdolnościach niepatogenicznego szczepu *F. oxysporum*

Tabela 2. Izolaty *Fusarium oxysporum* stosowane w biologicznym zwalczaniu różnych gatunków chwastów z rodzaju *Striga* i *Orobanche*

Izolat <i>Fusarium oxysporum</i>	Gatunek zwalczanego chwastu	Źródło
M12-4A	<i>S. hermonthica</i>	[11]
Foxy 2	<i>S. hermonthica</i> , <i>S. asiatica</i>	[23, 45]
FOO	<i>O. cumana</i> , <i>O. cernua</i> , <i>O. aegyptiaca</i>	[6]
FOXY	<i>O. aegyptiaca</i> , <i>O. ramosa</i> , <i>O. cernua</i>	[2]

do ochrony pomidorów przeciwko fuzaryjnemu wędnięciu donoszą Fuchs i in. [29] podkreślając jednak, że skuteczność ochrony przez ten czynnik biologiczny jest możliwa i opłacalna tylko w umiarkowanym natężeniu czynnika chorobotwórczego. *F. oxysporum* było również przedmiotem badań w biologicznym zwalczaniu larw komarów [38], okazało się bowiem że gatunek ten ma szczepy wyjątkowo wirulentne dla niektórych komarów występujących we Francji, Indiach i w Rosji. Natomiast Athman i in. [3] odkryli w Afryce szczep *F. oxysporum*, który występował bezobjawowo (endofitycznie) na populacji bananów, a powodował śmiertelność nicieni *Radopholus similis*, które uszkadzają banany. Inne gatunki z rodzaju *Fusarium* również występują na roślinach jako endofity i prawdopodobnie mogą wzmagać wzrost zainfekowanych roślin [4, 82].

Współpatogeniczność grzybów z rodzaju *Fusarium* w stosunku do rośliny i jej szkodnika była przedmiotem badań na pszenicy zwyczajnej i ździeblarzu pszenicznym [78, 79]. Kilkanaście izolatów 5 gatunków: *F. graminearum* SCHWABE gr.1 (syn. *pseudograminearum*), *F. culmorum* (W.G. SMITH) SACC., *F. avenaceum* (FR.), *F. equiseti* (CORDA) SACC. sensu GORDON oraz *F. acuminatum* ELL. & EV. sensu GORDON pochodzących z obumarłych larw ździeblarza pszenicznego, poddano ocenie patogeniczności w stosunku do larw tegoż szkodnika w warunkach *in vivo*. Ponieważ larwy ździeblarza przez cały okres rozwoju żerują wewnątrz źdźbła pszenicy, stąd jedyną możliwością sprowokowania ich bezpośredniego kontaktu z patogenem jest zakażenie rośliny żywicielskiej. W doświadczeniach szklarniowych i polowych, w których wprowadzano dogłębowo inokulum badanych izolatów, określano wpływ zakażenia zarówno na rośliny pszenicy, jak i na larwy ździeblarza. Śmiertelność larw w roślinach zainfekowanych w szklarni wynosiła, odpowiednio dla gatunków *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum*, *F. equiseti* i *F. acuminatum*: 99%, 89%, 78%, 77%, 78%, 59%, przy naturalnej śmiertelności larw 8%. Stwierdzono, że gatunki z rodzaju *Fusarium* w różnym stopniu wykazują właściwości patogeniczne w stosunku do roślin pszenicy. Szczepy *F. culmorum* i *F. graminearum* okazały się silnymi patogenami zarówno pszenicy jak i ździeblarza. W warunkach polowych rozwój zgorzeli na pszenicy (ang. crown rot disease) w bardzo wysokim stopniu korespondował ze śmiertelnością larw ździeblarza żyjących wewnątrz chorych źdźbeł sięgającą 49% i 46% odpowiednio dla gatunków *F. graminearum* i *F. culmorum* [78].

Czy gatunki z rodzaju *Fusarium* mogą mieć praktyczne zastosowanie w regulacji szkodliwych owadów?

Strategie w zastosowaniu grzybów entomopatogenicznych w ograniczaniu populacji szkodników są takie same jak w przypadku wszystkich innych wrogów naturalnych. Mogą to być zabiegi stosowane w celu powiększenia jego populacji, poprzez wprowadzanie dodatkowego inokulum grzyba do środowiska, w którym żyje szkodnik. Inne zabiegi mogą służyć zachowaniu zasobów populacji grzyba, czyli różnego

rodzaju praktyki podtrzymujące jego inokulum w środowisku. W celu rozszerzenia spektrum wrogów naturalnych szkodnika praktykuje się także introdukcję nowego gatunku grzyba entomopatogenicznego do środowiska, w którym występuje żywiciel-szkodnik [60]. Spektakularnym przykładem wprowadzenia dodatkowego inokulum do środowiska żywiciela jest *F. solani*, które skutecznie ograniczyło populację pijawek *Haemadipsa zeylanica* var. *japonica* WHITMAN w ich naturalnym siedlisku leśno-bagiennym [66]. Obiecujące są próby zastosowania w praktyce szczepu ARSEF 7382 *F. solani* przeciwko larwom muchówki *Tetanops myopaeformis* (RODER) w uprawach buraka cukrowego [52] a także aplikacja *F. pallidoroseum* w Tanzanii w celu redukcji komarów *Culex* sp. [58].

Wnioski

Biorąc pod uwagę potencjalne możliwości grzybów z rodzaju *Fusarium* i bezpieczeństwo podczas ewentualnej introdukcji do środowiska naturalnego lub agrocenoz należy rozważyć korzyści i zagrożenia:

Korzyści. W wielu przypadkach testy na patogeniczność pokazują, że szczepy różnych gatunków z rodzaju *Fusarium* są silnymi patogenami owadów oraz że różne stadia rozwojowe danego gatunku owada są na nie podatne. Masowa hodowla grzybni i zarodników gatunków z rodzaju *Fusarium* jest stosunkowo łatwa, należy jednak odpowiednio pasażować kultury i sprawdzać wirulentność odmładzanych kultur. Przy obecnie dostępnym instrumentarium zaawansowanych technik biologii molekularnej real-time PCR możliwe są badania nad podniesieniem wirulencji szczepów entomopatogenicznych. Szczepy selektywnie patogeniczne dla owadów, które nie są patogenami roślin, lub prowadzą endofityczny tryb życia dają potencjalnie największą szansę w komercyjnym zastosowaniu. Fakultatywne patogeny z tego rodzaju mają zapewne ogromne znaczenie w naturalnej regulacji agrocenoz. Bez monitoringu i badań *in situ* trudno jest nawet oszacować jej skalę.

Zagrożenia. Każdy wykryty przypadek szczepu gatunków z rodzaju *Fusarium* znalezione go na owadach musi zostać dokładnie przebadany testami na patogeniczność w celu potwierdzenia (postulaty Kocha) reakcji letalnej u owada, a wykluczenia saprotroficznego zasiedlenia. Gatunki o właściwościach współpatogenicznych (owad-roślina) nie mogą być brane pod uwagę w aktywnej regulacji szkodników roślin uprawnych. Fitotoksyny produkowane przez wiele gatunków z rodzaju *Fusarium* są niebezpieczne dla ludzi i zwierząt, stąd należy wykluczać szczepy entomopatogeniczne produkujące związki toksyczne dla zwierząt, a poszukiwać i badać takie, które szkodzą jedynie owadom.

Literatura

- [1] Abbas H.K., Mulrooney J.E. 1994. Effect of some phytopathogenic fungi and their metabolites on growth of *Heliothis virescens* (F.) and its host plants. *Biocontrol Sci. Techn.* 4: 77–87.
- [2] Amsellem Z., Kleinfeld Y., Kerenyi Z., Hornok L., Goldwasser Y., Gressel, J. 2001. Isolation, identification, and activity of mycoherbicide pathogens from juvenile broomrape plants. *Biol. Control* 21: 274–284.
- [3] Athman S.Y., Dubois T., Coyne D., Gold C.S., Labuschagne N., Viljoen, A. 2006. Effect of endophytic *Fusarium oxysporum* on host preference of *Radopholus similis* to tissue culture banana plants. *J. Nematol.* 38: 455–460.
- [4] Bacon C.W., Hinton D.M. 1996. Symptomless endophytic colonization of maize by *Fusarium moniliforme*. *Can. J. Botany* 74: 1195–1202.
- [5] Barson G. 1976. *Fusarium solani*, a weak pathogen of the larval stages of the large elm bark beetle *Scolytus scolytus* (Coleoptera: Scolytidae). *J. Invertebr. Path.* 27: 307–309.
- [6] Bedi J.S., Donchev N. 1991. Results on mycoherbicides control of sunflower broomrape (*Orobancha cumana* WALL.) under glasshouse and field conditions. W: Ransom J.K., Musselman L.J., Worsham A.D., Parker C. (red.) Proc. 5th Int. Symp. on Parasitic Weeds. CIMMYT, Nairobi, Kenya: 76–82.
- [7] Beevi S.N., Jacob A. 1982. Susceptibility of different pests and plants to infection by *Fusarium moniliformae* var. *subglutinans*. Department of Entomology, College of Agriculture, Vellayani, Kerala, India. *Entomon.* 7: 235–236.
- [8] Booth C. 1971. The genus *Fusarium*. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey: 237 ss.
- [9] Burgess L.W. 1981. General ecology of the fusaria. W: P.E. Nelson, T.A. Toussoun, R.J. Cook (red.), *Fusarium: diseases, biology, and taxonomy*. Pennsylvania State University Press, Philadelphia, PA: 225–235.
- [10] Burmeister H.K., Plattner R.D. 1987. Enniatin production by *Fusarium tricinctum* and its effect on germinating wheat seeds. *Phytopathology* 77: 1483–1487.
- [11] Ciotola M., Di Tommaso A., Watson A.K. 2000. Chlamydospore production, inoculation methods and pathogenicity of *Fusarium oxysporum* M12-4A, a biocontrol for *Striga hermonthica*. *Biocontrol Sci. Techn.* 10: 129–145.
- [12] Claydon N., Grove J.F., Pople M. 1976. Insecticidal secondary metabolic products from the entomogenous fungus *Fusarium solani*. *J. Invertebr. Path.* 30: 216–223.
- [13] Claydon N., Grove J.F., Pople M. 1979. Insecticidal secondary metabolic products from the entomogenous fungus *Fusarium larvarum*. *J. Invertebr. Path.* 33: 364–367.
- [14] Cole M., Rolinson G.N. 1972. Microbial metabolites with insecticidal properties. *Appl. Microbiol.* 24: 660–662.
- [15] Cook R.J. 1980. *Fusarium* foot rot of wheat and its control in the Pacific Northwest. *Plant Dis.* 64: 1061–1066.
- [16] Davis G.R.F., Smith J.D. 1977. Effect of temperature on production of fungal metabolites toxic to larvae of *Tenebrio molitor*. *J. Invertebr. Path.* 30: 325–329.
- [17] Davis G.R.F., Smith J.D. 1981. Effect of light and incubation temperature on production by species of *Fusarium* of metabolites toxic to larvae of *Tenebrio molitor* L. *Arch. Int. Physiol. Bio.* 89: 81–84.
- [18] Davis G.R.F., Smith J.D., Schiefer B., Loew F.M. 1975. Screening for mycotoxins with larvae of *Tenebrio molitor*. *J. Invertebr. Path.* 26: 299–303.
- [19] Diener U.L., Cole R.J., Sanders T.H., Payne G.A., Lee S.S., Klich M.A. 1987. Epidemiology of aflatoxin formation by *Aspergillus flavus*. *Ann. Rev. Phytopathol.* 25: 249–270.
- [20] Dowd J.F. 1989. Fusaric acid a secondary fungal metabolites that synergizes toxicity of co-occurring host allelochemicals to corn earworm, *Heliothis zea* (Lepidoptera). *J. Chem. Ecol.* 15: 249–254.
- [21] Dowd P.F., Miller J.D., Greenhalgh R. 1989. Toxicity and interactions of some *Fusarium graminearum* metabolites to caterpillars. *Mycologia* 81: 646–650.
- [22] Elvers K.T., Leeming K., Moore C.P., Lappin-Scott H.M. 1998. Bacterial-fungal biofilms in flowing water photo-processing tanks. *J. Appl. Microbiol.* 84: 607–618.
- [23] Elzein A., Kroschel J. 2006. Development and efficacy of granular formulations of *Fusarium oxysporum* Foxy 2 for *Striga* control: an essential step towards practical field application in Africa. *J. Plant Dis. Protect.* 20: 889–905.
- [24] Elzein A., Kroschel J., Leth V. 2006. Seed treatment technology: An attractive delivery system for controlling root parasitic weed *Striga* with mycoherbicide. *Biocontrol Sci. Techn.* 16: 3–26.
- [25] Eugenio C., De las Casas E., Harein P.K., Mirocha C.J. 1970. Detection of the mycotoxin F-2 in the confused flour beetle and the lesser mealworm. *J. Econ. Entomol.* 63: 412–415.

- [26] Evans J., Levesque L.A., Jensen H.E. 2004. Intracranial fusariosis: a novel cause of fungal meningoencephalitis in a dog. *Vet. Pathol.* 41: 510–514.
- [27] Fornelli F., Minervini F., Logrieco A. 2004. Cytotoxicity of fungal metabolites to *Lepidopteran* (*Spodoptera frugiperda*) cell line (SF-9). *J. Invertebr. Path.* 85: 74–79.
- [28] Francis G., Makkar H.P.S., Becker K. 2001. Antinutritional factors present in plant-derived alternate fish feed ingredients and their effects in fish. *Aquaculture* 199: 197–227.
- [29] Fuchs J.G., Moenne-Loccoz Y., Defago G. 1999. Ability of nonpathogenic *Fusarium oxysporum* Fo47 to protect tomato against *Fusarium* wilt. *Biol. Control* 14: 105–110.
- [30] Ganassi S., Moretti A., Stornelli C., Fratello B., Bonvicini P.A.M., Logrieco A., Sabatini M.A. 2001. Effect of *Fusarium paecilomyces* and *Trichoderma* formulations against aphid *Schizapis graminum*. *Mycopathologia* 151: 131–138.
- [31] Gordon T.R., Martyn R.D. 1997. The evolutionary biology of *Fusarium oxysporum*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 35: 111–128.
- [32] Grove J.F., Pople M. 1980. The insecticidal activity of beauvericin and the enniatin complex. *Mycopathologia* 70: 103–105.
- [33] Guenther J.C., Trail F. 2005. The development and differentiation of *Gibberella zeae* (anamorph: *Fusarium graminearum*) during colonization of wheat. *Mycologia* 97: 229–237.
- [34] Gupta S., Krasnoff S.B., Underwood N.L., Renwick J.A.A., Roberts D.W. 1991. Isolation of beauvericin as an insect toxin from *Fusarium semitectum* and *Fusarium moniliforme* var. *subglutinans*. *Mycopathologia* 115: 185–189.
- [35] Hajek A.E., Carruthers R.I., Soper R.S. 1990. Temperature and moisture relation of sporulation and germination by *Entomophaga maimaiga* (*Zygomycetes: Entomophthoraceae*), a fungal pathogen of *Lymantria dispar* (*Lepidoptera: Lymantriidae*). *Environ. Entomol.* 19: 85–90.
- [36] Hajek A.E., Nelson P.E., Humber R.A. 1993. 2 *Fusarium* species pathogenic to gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Mycologia* 85: 937–940.
- [37] Harein P.K., De Las Casa E., Eugenio C.P., Mirocha C.J. 1970. Reproduction and survival of confused flour beetles exposed to metabolites produced by *Fusarium roseum* var. *graminearum*. *J. Econ. Entomol.* 64: 975–976.
- [38] Hasan S., Vago C. 1972. The pathogenicity of *Fusarium oxysporum* to mosquito larvae. *J. Invertebr. Path.* 20: 268–271.
- [39] Hogg A.C., Johnston R.H., Dyer A.T. 2007. Applying real-time PCR to *Fusarium* crown rot of wheat. *Plant Dis.* 91: 1021–1028.
- [40] Humber R.A. 1992. Collection of entomopathogenic fungal cultures: catalog of strains. U.S. department of Agriculture, Agricultural Research Service, Bulletin ARS–110.
- [41] Kalvish T.K. 1979. Entomophilous fungi of pests from protective forest belts of Kulanda steppe. *Entomology Abstracts* 6478.
- [42] Kistler H.C. 1997. Genetic diversity in the plant pathogenic fungus *Fusarium oxysporum*. *Phytopathology* 87: 474–479.
- [43] Klaasen J.A., Matthee F.N., Marasas W.F.O., Schalkwyk D.J. 1991. Comparative isolation of *Fusarium* species from plant debris in soil and wheat stubble and crowns at different locations in the southern and western Cape. *Phytophylactica* 23: 299–307.
- [44] Korbas M., Horoszkiewicz-Janka J. 2007. Znaczenie i możliwości ograniczania szkodliwych metabolitów pochodzenia grzybowego. *Prog. in Plant Prot./Post w Ochr. Rośl.* 47: 141–148.
- [45] Kroschel J., Mueller-Stoeber D., Elzein A., Sauerborn J. 2000. The development of mycoherbicides for the management of parasitic weeds of the genus *Striga* and *Orobanche* – a review and recent results. W: Spencer, N.R. (red.) Proc. of the Xth Int. Symposium on Biological Control of Weeds. 4–14 July 1999, Bozeman, Montana, USA: 139 ss.
- [46] Kurowski T.P. 2002. Studia nad chorobami podsuszkowymi zbóż uprawianych w wieloletnich monokulturach. Wyd. UWM Olsztyn, Rozpr. Monog. 56: 86 ss.
- [47] Leslie J.F., Summerell B.A. 2006. The *Fusarium* Laboratory Manual. Blackwell Pub. Prof. first ed.: 369 ss.
- [48] Lightner D.V., Fontaine C.T. 1975. A mycosis of the American lobster, *Homarus americanus*. *Ann. Invertebrate Pathol.* 25: 239–245.
- [49] Logrieco A., Moretti A., Castella G., Kostecki M., Golinski P., Ritieni A., Chelkowski J. 1998. Beauvericin production by *Fusarium* species. *J. Appl. Environ. Microbiol.* 64: 3084–3088.

- [50] Luque A.G., Pioli R., Bonel B., Alvarez E.P. 2005. Cellulolytic fungi populations in stubble and soil as affected by agricultural management practices. *Biol. Agric. Hortic.* 23: 121–142.
- [51] Lynch R.E., Lewis L.C. 1978. Fungi associated with eggs and first instar larvae of the European corn borer. *J. Invertebr. Path.* 32: 6–11.
- [52] Majumdar A., Boetel M.A., Jaronski S.T. 2008. Discovery of *Fusarium solani* as a naturally occurring pathogen of sugarbeet root maggot (*Diptera: Ulidiidae*) pupae: prevalence and baseline susceptibility. *J. Invertebr. Path.* 97: 1–8.
- [53] Mańka M., Chełkowski J., Brayford D., Visconti A., Kwaśna H., Perkowski J. 1989. *Fusarium graminearum* SCHWABE (Telomorph *Gibberella zeae* SCHW. PETCH) – cultural characteristics, pathogenicity towards cereal seedlings and ability to produce mycotoxins. *J. Phytopathology* 124: 143–148.
- [54] Marasas W.F.O., Nelson P.E., Toussoun T.A. 1984. Toxigenic *Fusarium* species: identity and mycotoxicology. Pennsylvania State University Press, University Park, PA: 328 ss.
- [55] McFarlane S.A., Rutherford R.S. 2005. *Fusarium* species isolated from sugarcane in KwaZulu-Natal and their effect on *Eldana saccharina* (*Lepidoptera: Pyralidae*) development in vitro. Proc. of the 79th Annual Congress of South African Sugar Technologists' Association: 120–123.
- [56] Megan N., Hope R., Colleate A., Baxter E.S. 2002. Relationships between growth and mycotoxin production by *Fusarium* species, biocides and environment. *Eur. J. Plant Pathol.* 108: 685–690.
- [57] Miczulski B., Machowicz-Stefaniak Z. 1977. Fungi associated with the cereal leaf beetle, *Oulema gallaeciana* (*Coleoptera: Chrysomelidae*). *J. Invertebr. Path.* 29: 386–387.
- [58] Mohanty S.S., Raghavendra K., Rai U., Dash A.P. 2008. Efficacy of female *Culex quinquefasciatus* with entomopathogenic fungus *Fusarium pallidoroseum*. *Parasitol. Res.* 103: 171–174.
- [59] Mudge A.M., Dill-Macky R., Dong Y.H., Gardiner D.M., White R.G., Manners J.M. 2006. A role for the mycotoxin deoxynivalenol in stem colonization during crown rot disease of wheat caused by *Fusarium graminearum* and *Fusarium pseudograminearum*. *Physiol. Mol. Plant P.* 69: 73–85.
- [60] Munshi N.A., Hussain B., Malik G.N., Yousuf M., Fatima N. 2008. Efficacy of entomopathogenic fungus *Fusarium pallidoroseum* (COOKE) SACC. against gypsy moth (*Lymantria obfusca* WALKER). *J. Entomol.* 5: 59–61.
- [61] Nelson P.E., Dignani M.C., Anaissie E.J. 1994. Taxonomy, biology, and clinical aspects of *Fusarium* species. *Clin. Microbiol. Rev.* 7: 479–504.
- [62] Nucci M., Anaissie E. 2007. *Fusarium* infections in immunocompromised patients. *Clin. Microbiol. Rev.* 4: 695–704.
- [63] Nuero O.M. 1995. Production of chitinase by *Fusarium* species. *Curr. Microbiol.* 30: 287–289.
- [64] Paciolla C., Dipierro N., Mule G., Logrieco A., Dipierro S. 2004. The mycotoxins beauvericin and T-2 induce cell death and alteration to the ascorbate metabolism in tomato protoplasts. *Physiol. Mol. Plant P.* 65: 49–56.
- [65] Pelizza S.A., Stenglein S.A., Cabello M.N., Dinolfo M.I., Lange C.E. 2010. First record of *Fusarium verticillioides* as an entomopathogenic fungus of grasshoppers. *J. Insect Sci.* 11: 1–8.
- [66] Sasaki O., Tani S. 1997. Chemical and biological control of land-dwelling leech, *Haemadipsa japonica*. *Med. Entomol. Zool.* 48: 303–309.
- [67] Schmid-Hempel P. 2005. Evolutionary ecology of insect immune defenses. *Annu. Rev. Entomol.* 50: 529–551.
- [68] St Leger R.J., Joshi L., Roberts D.W. 1997. Adaptation of proteases and carbohydrases of saprophytic, phytopathogenic and entomopathogenic fungi to the requirements of their ecological niches. *Microbiology* 143: 1983–1992.
- [69] Stornelli C., Porcelli F., Moretti A., Logrieco A. 1998. Prove di controllo delle popolazioni di *Saissetia oleae* (OLIVIER) in Puglia, mediante distribuzione di funghi isolate nell'area mediterranea. *Micol. Ital.* 2: 11–18.
- [70] Strongman D.B., Strunz G.M., Gogiere P., Yu C.M., Calhoun L. 1988. Enniatins from *Fusarium avenaceum* isolated from balsam fir foliage and their toxicity to spruce budworm larvae, *Choristoneura fumiferana* (CLEM.) (*Lepidoptera: Tortricidae*). *J. Chem. Ecol.* 14: 753–764.
- [71] Strongman D.B., Strunz G.M., Yu C.M. 1990. Trichothecene mycotoxins produced by *Fusarium sporotrichioides* Daom 197255 and their effects on spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *J. Chem. Ecol.* 16: 1605–1609.
- [72] Suchorzyńska M., Misiewicz A. 2009. Mikotoksynotwórcze grzyby fitopatogeniczne z rodzaju *Fusarium* i ich wykrywanie technikami PCR. *Post. Mikrobiol.* 48: 221–230.
- [73] Sun Z. 2008. Toxicity and sublethal effects of deoxynivalenol to larvae of the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus* NORTON. W: The pathogenicity of *Fusarium* spp. to wheat stem sawfly, *Cephus cinctus* NORTON (*Hymenoptera: Cephidae*), MSU, Bozeman: 154.

- [74] Teetor-Barsch G.H., Roberts D.W. 1983. Entomogenous *Fusarium* species. *Mycopathologia* 84: 3–16.
- [75] Thomas H., Sauerborn J., Muller-Stover D., Ziegler A., Bedi J. S., Kroschel J. 1998. The potential of *Fusarium oxysporum* f. sp. *orthoceras* as a biological control agent for *Orobanche cumana* in sunflower. *Biol. Control* 13: 41–48.
- [76] Varma A., Tandan B.K. 1996. Pathogenicity of three entomogenous fungi against insect pests of sugarcane. *J. Biol. Control* 10: 87–91.
- [77] Weber R. 2007. Zagrożenie i sposoby ograniczania chorób fuzaryjnych pszenicy. *Post. Nauk Rol.* 2: 19–31.
- [78] Wenda-Piesik A., Morrill W.L., Grey W.E., Weaver D.K. 2006. Patogeniczne właściwości zgorzelowych fuzariów pszenicy dla źdźzielarza pszenicznego. *Progr. in Plant Protect./Post. w Ochr. Rośl.* 46: 339–347.
- [79] Wenda-Piesik A., Sun Z., Grey W.E., Weaver D.K., Morrill W.L. 2009. Mycoses of wheat stem sawfly (*Hymenoptera: Cephidae*) larvae by *Fusarium* spp. isolates. *Environ. Entomol.* 38: 387–394.
- [80] Wilcock J., Megan N. 2001. Impact of environmental factors on fungal respiration and dry matter losses in wheat straw. *J. Stored Prod. Res.* 37: 35–45.
- [81] Yasodha P., Narayanasamy P. 2004. Report of entomopathogenic fungi on adults of Lepidopteran pests in rice. *J. Biol. Control* 18: 87–90.
- [82] Yate I.E., Bacon C.W., Hinton D.M. 1997. Effects of endophytic infection by *Fusarium moniliforme* on corn growth and cellular morphology. *Plant Dis.* 81: 723–728.

Entomopathogenic fungi of *Fusarium* sp. and their role in pest control

Key words: *Fusarium* sp., insects, entomopathogens, pest control

Summary

The purpose of this paper was to refer the literature review on entomopathogenic abilities of fungi from *Fusarium* genera. Plant pathology and entomology have been traditionally pursued as independent disciplines although certain *Fusarium* spp. possess the dual role of acting as both plant and insect pathogens. The mycosis and lethal responses of insects from many orders e.g.: *Diptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Heteroptera*, *Orthoptera* have been reported all over the world by various *Fusarium* species. The mechanisms of pathogenesis caused by *Fusariums* proved that many of the plant pathogens possess structural and behavioral adaptations which are very similar to entomopathogens, and the underlying mechanisms of fungal pathogenesis may be similar in insects and plants. *Fusarium* spp. are known to produce the protein and polysaccharide-hydrolysing enzymes, which could be useful in complete hydrolysis of complex organic substances, including plant cell walls and insect cuticles. They also produce a broad spectrum of insecticidal mycotoxins that are toxic to invertebrates and humans. The use of *Fusarium* sp. as insect control agents require of the scientists to consider the advantages as well as potential threats.

Rośliny uprawne stanowiące dla człowieka źródło cukru

Małgorzata Rochalska, Agnieszka Michalska

*Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolnictwa i Biologii,
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
ul. Nowoursynowska 159, 02-686 Warszawa
e-mail: malgorzata_rochalska@sggw.pl*

Słowa kluczowe: rośliny cukrodajne, burak cukrowy, trzcina cukrowa, klon cukrowy, palmy cukrowe, daktylowiec leśny, nipa krzewinkowa, arenga pierzasta, winodań wachlarzowata, kariota parząca

Wprowadzenie

Cukier (sacharoza) jest najczęściej na świecie używaną substancją słodzącą. Przed jego odkryciem do słodzenia potraw służył miód. Trzcina cukrowa, jedna z roślin cukrodajnych, była uprawiana na Nowej Gwinei i innych wyspach Pacyfiku już 8000 lat temu. Stamtąd trafiła do Indii i Chin, gdzie rozpoczęto jej uprawę około 1000 roku p.n.e. Około 700 roku p.n.e. w Indiach opracowano technologię otrzymywania czystego cukru z trzciny cukrowej. W Europie do XVIII wieku do słodzenia używano miodu. Cukier, chociaż znany był już w starożytnej Grecji i Rzymie, miał jedynie zastosowanie medyczne i do końca XVII wieku sprzedawano go wyłącznie w aptekach. Na południu Europy uprawę trzciny cukrowej rozpoczęto w końcu XV wieku. Początkowo używano tylko wyciśniętego z niej soku. Dopiero w XVI wieku weneccjanie po raz pierwszy otrzymali z soku krystaliczny cukier. W tym samym wieku, najpierw we Włoszech, a następnie w Niemczech, powstały rafinerie cukru trzcinowego.

Blokada portów europejskich podczas wojen napoleońskich uniemożliwiła dostarczanie surowca do europejskich rafinerii. Zaczęto szukać alternatywnych źródeł cukru. Wtedy zwrócono uwagę na nieco zapomniane odkrycie niemieckiego botanika Marggrafa, który stwierdził w 1747 roku, że w korzeniu buraka zawarta jest słodka substancja identyczna jak w trzcinie cukrowej. [39]. Jednak ówczesne buraki zawierały bardzo niewiele cukru – około 1,5% i dlatego wkrótce rozpoczęto intensywne prace hodowlane mające na celu podwyższenie jego zawartości. W połowie XIX wieku korzenie buraka, trudno jeszcze mówić, że cukrowego, zawierały 6%

sacharozy. Na początku XIX wieku uczeń Marggrafa – Achard zbudował w Konarach na Dolnym Śląsku pierwszą w świecie cukrownię produkującą cukier z buraków. Pierwsza kampania cukrownicza miała miejsce w 1802 roku.

Oprócz wykorzystywania do celów spożywczych sacharoza znajduje zastosowanie także w innych dziedzinach. W przemyśle spirytusowym służy do wytwarzania różnorodnych alkoholi. W wielu krajach mających niedobory paliw wytwarzany jest na dużą skalę bioetanol, zwykle z trzciny cukrowej i buraków cukrowych.

Rośliny, z których pozyskuje się sacharozę, to trzcina cukrowa, burak cukrowy, klon cukrowy oraz palmy cukrowe – najczęściej arenga pierzasta i winodań wachlarzowata.

Trzcina cukrowa (*Saccharum officinarum* L.)

Zwana jest również cukrowcem lekarskim. A jej nazw angielska to sugarcane, a francuska canne a sucre. Łacińska nazwa *Saccharum* pochodzi z sanskrytu. W tym języku słowo sarkara oznacza „biały cukier”.

Trzcina cukrowa była uprawiana przez człowieka już w starożytności. Pliniusz w swoich pismach opisał medykament – białą sól indyjską – o słodkim smaku wytwarzany w Indiach z trzciny cukrowej [33]. Była ona pierwszą rośliną uprawną, którą portugalscy odkrywcy przywieźli do Europy, konkretnie do hiszpańskiej Andaluzji, z plantacji na Wyspach Kanaryjskich.

Trzcina cukrowa pochodzi prawdopodobnie z Nowej Gwinei. Na wyspie tej nawet współcześnie rośnie wiele różniących się morfologicznie odmian tej rośliny. W różnych krajach uprawiane są odmienne gatunki trzciny cukrowej, np. w Indiach *Saccharum barberi* JESWIET i *S. edule* HASSK, a w Chinach *S. sinensis* ROXB.

Rodzaj *Saccharum* ma wysoki stopień ploidalności. *S. officinarum* jest oktoploidem o $2n=80$ chromosomów. Natomiast dzika trzcina cukrowa (*Saccharum spontaneum* L.) ma w jądrze 56 chromosomów, *S. sinensis* 58 do 60 chromosomów, *S. barberi* 45 lub 46 [27]. Odmiany uprawne trzciny cukrowej są allopoliploidami najczęściej posiadającymi podwojone 2 genomy *S. officinarum* i jeden genom *S. spontaneum*. Badania genetyczne – hybrydyzacja in situ wykazały, że współczesne odmiany uprawne zawierają 10–20% chromosomów *S. spontaneum*, 5–17% chromosomów rekombinowanych, a pozostałą część genomu stanowią chromosomy *S. officinarum* [12].

Trzcina cukrowa rośnie w klimacie tropikalnym, w temperaturze powyżej 20°C, jest bowiem rośliną typu C4. W temperaturze poniżej 20°C jej wzrost ulega zahamowaniu. Wymaga ona żyznych gleb o pH 5–8 i uregulowanych stosunkach wodnych. Lubi stanowiska słoneczne. Najlepiej rośnie na terenach, gdzie opady przewyższają 1525 mm rocznie. Toleruje czasowe podtopienia. Niektóre odmiany uprawne współżyją z bakterią *Glucoacetobacter diotrophicus*, która bytuje w przestrzeniach międzykomórkowych liści, i mogą, podobnie jak rośliny motylkowe, wiązać azot atmosferyczny [15]. Plony zbiera się w zależności od warunków klimatycznych po

12–20 miesiącach od posadzenia. Jeżeli w glebie pozostawione zostaną korzenie roślina odrasta i wydaje plony jeszcze przez kolejne 3–4, a czasami nawet 8 lat [4].

Plony wynoszą 20–150 t · ha⁻¹, a w przypadku właściwie prowadzonych plantacji wieloletnich nawet 250 t · ha⁻¹. W gorącym i wilgotnym klimacie po zbiorze następuje szybki spadek zawartości cukru i dlatego źdźbła należy jak najszybciej dostarczyć do cukrowni lub przerobić na miejscu.

Trzcina cukrowa należy do traw z rodziny wiechlinowatych. Odmiany uprawne wytwarzają źdźbła o wysokości do 6 m i średnicy 2–7 cm. Barwa łodygi może być jasnozielona, ciemnozielona, ciemnożółta, czerwona, purpurowa lub fioletowa, czasami z jaśniejszym prążkowaniem. Międzywęzła mają około 20 cm długości. W dolnej części źdźbła międzywęzła są krótsze. Liście są równowąskie o długości 0,5–2 m i szerokości 4–10 cm. Opadają po 2 miesiącach wegetacji odsłaniając stopniowo łodygę. Kwiatostanem jest wiecha o długości do 80 cm, zawierająca kilka tysięcy jednokwiatowych kłosek z długimi, jedwabistymi włosami przykwiatowymi. Owocem natomiast jest ziarniak. Rośliny bardzo rzadko wydają płodne nasiona. Roślina rozmnaża się wegetatywnie poprzez sadzonki pędowe. Ponieważ podczas kwitnienia wzrost roślin ulega zahamowaniu, a po zakończeniu kwitnienia roślina wykształca w górnej części pędy boczne, co powoduje straty cukru, kwitnienie roślin trzciny cukrowej na plantacjach przemysłowych nie jest pożądane [37]. Plony zbiera się najczęściej, tradycyjnie, ręcznie chociaż coraz częściej stosuje się zbiór mechaniczny.

Źdźbło trzciny cukrowej zawiera soczysty miąższ bogaty w sacharozę. Zawartość cukru dochodzi do 20% i jest zależna od warunków klimatycznych, zwłaszcza dostępności wody. Światowe plony wynoszą 1,7 mld ton (dane z roku 2010). Dla wielu społeczeństw, np. na Kubie, czy w Brazylii, zbiory trzciny cukrowej, zwane zafra, stanowią ważne wydarzenie co roku. Główni producenci trzciny cukrowej to: Brazylia, Indie, Chiny, Tajlandia, Pakistan, Meksyk, Kolumbia, Australia i Argentyna.

Źdźbło trzciny cukrowej, poza sacharozą, zawiera 0,6% białka, 0,1% tłuszczu, a także 8 mg wapnia, 6 mg fosforu, 1,4 mg żelaza, 3 mg kwasu askorbinowego i 0,13 mg witamin grupy B w 100 g świeżej masy [18]. Trzcina cukrowa zawiera kwas cyjanowodorowy. Jest to związek teratogeny stymulujący mutacje somatyczne u innych roślin. Surowa trzcina cukrowa oraz powstająca w procesie wytwarzania cukru melasa, zjadane w większych ilościach, są szkodliwe, a nawet letalne dla zwierząt, szczególnie dla koni [47].

Trzcina cukrowa jest głównie surowcem do wyrobu cukru. Poza tym wykorzystuje ją w dużym zakresie przemysł spirytusowy. Jest ona podstawowym surowcem do produkcji rumu w takich krajach jak Kuba, Dominikana, Jamajka, Puerto Rico, Martynika, Madera, Madagaskar oraz cachaca w Brazylii. Kawałki źdźbła, czasami kandyzowane, spożywane są jako słodycze. Świeży sok z trzciny cukrowej jest podstawą wielu narodowych napojów.

W procesie wytwarzania cukru powstaje melasa używana szeroko w przemyśle spożywczym. Produkuje się z niej syrop cukrowy [48]. Trzcina cukrowa nadaje się

także do wyrobu biodegradowalnego plastiku, znajduje zastosowanie w przemyśle papierniczym (wytłoki po uzyskaniu soku to prawie czysta celuloza), farmaceutycznym i kosmetycznym. Do produkcji bioetanolu napędzającego samochody, a także samoloty. W Brazylii większość plonów, wynoszących rocznie około 645 mln ton przeznaczona jest do produkcji biopaliwa. Ze 135 kg sacharozy otrzymuje się 70 litrów etanolu o energii 1,7 GJ. Czyli 1 ha plantacji trzciny cukrowej pozwala uzyskać rocznie około 4000 litrów etanolu. Zatem wydajność konwersji energia słoneczna – etanol wynosi u tej rośliny 0,13% [11, 30].

Łodyga trzciny cukrowej pokryta jest nalotem woskowym. Przy produkcji cukru wosk jest oddzielany i służy potem do produkcji kosmetyków, świec oraz substancji do pielęgnacji i impregnacji drewna.

Trzcina cukrowa i cukier trzcinowy stosowane są w medycynie ludowej w przypadku wielu schorzeń, takich jak biegunka, gorączka, infekcje bakteryjne, a także w przypadku chorób serca i nerek, a nawet nowotworów, szczególnie żołądka. Zewnętrzne stosowanie znajdują w przypadku trudnogojących się owrzodzeń oraz złamań [47].

Burak cukrowy (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris* convar. *crassa* ALEF var. *altissima* DÖLL.)

Burak cukrowy jest najważniejszym surowcem do produkcji cukru w krajach o klimacie umiarkowanym. Około 24% światowej produkcji to cukier buraczany. Roślina należy do rodziny komosowatych (*Chenopodiaceae*). Jego przodkiem był prawdopodobnie *Beta vulgaris* subsp. *maritima* rosnący dziko w krajach śródziemnomorskich, na atlantyckim wybrzeżu Europy, w Iranie i w Indiach. Burak został udomowiony prawdopodobnie w Babilonie i niezależnie w Chinach [24, 26]. Jest to roślina dwuletnia. W pierwszym roku tworzy mięsisty, zgrubiały, stożkowaty korzeń o masie 0,5–1 kg i białawej lub żółtawej barwie oraz rozetę liści o wysokości 60–120 cm. Liście są duże, jajowate na brzegu karbowane. W okresie zimowym, przy temperaturze nieco powyżej 0°C burak przechodzi proces jarowizacji i w następnym roku wydaje pęd kwiatowy [29]. Jasnożółte, bezszypułkowe, opatrzone podkwiatkami kwiaty u odmian wielonasiennych są zrosnięte po 2–6 w kłębiki, u odmian jednonasiennych wyrastają pojedynczo lub w towarzystwie 2 kwiatów niecałkowicie wykształconych, tworzą okazałą wiechę. Okwiat jest zielonkawy, 5-działkowy, drewniejący i zrastający się z owocem, który otacza. Kwiaty mają 5 pręcików i pojedynczy słupek. Owoce suche, u większości odmian jednonasienne, z bardzo grubą okrywą nasienną pękającą wieczkiem, zaliczane są do orzeszków lub uważane za formę przejściową między torebką a orzeszkiem [19, 21]. Optymalna dla kiełkowania nasion i wzrostu roślin buraka cukrowego temperatura wynosi 20–25°C. Siewki tolerują krótkotrwałe przymrozki nawet do –6°C. W zakresie temperatur 10–25°C zdolność kiełkowania nasion nie wykazuje znaczących różnic, ale w wyższych temperaturach nasiona kiełkują szybciej. Długość okresu wegetacyjnego buraka

cukrowego wynosi w pierwszym roku 160–180 dni, a w drugim roku wegetacji 160–170 dni [21].

Burak jest diploidem o $2n=18$. Odmiany uprawne są diploidami lub triploidami. Dobrze rośnie na glebach żyznych, próchnicznych, zasobnych w wodę i niezakwaszonych (pH 6,5–7). Wymaga wysokiego nawożenia. Zawartość cukru w korzeniach wzrasta, w przypadku długiej, ciepłej i słonecznej jesieni. Plony zbiera się po około 6 miesiącach od siewu.

Światowa produkcja buraka cukrowego wynosi 242 mln ton (dane z roku 2008) [10]. Najwięksi producenci to Francja, Rosja, Stany Zjednoczone, Niemcy, Turcja, Ukraina, Chiny, Polska, Wielka Brytania i Holandia. Przeciętny plon korzeni to $40 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, ale w korzystnych warunkach może dochodzić nawet do $100 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$. Zawartość cukru w korzeniach buraka cukrowego zależna jest od odmiany oraz warunków panujących w okresie wegetacji i wynosi 17–19,5%, ale znane są przypadki, gdy osiąga 22%. Cukier nie gromadzi się w korzeniu równomiernie. Najwyższa zawartość jest w środkowej części korzenia [28].

Skład chemiczny korzeni buraka cukrowego jest zmienny i zależy zarówno od odmiany jak i warunków pogodowych w okresie wegetacji oraz stosowanej agrotechniki. Poza sacharozą zawierają 0,17% tłuszczu, 1,6% białka, 20 μg karotenu, 0,62 mg witamin z grupy B, 4,9 mg kwasu askorbinowego, 16 mg wapnia, 0,8 mg żelaza, 23 mg magnezu, 40 mg fosforu, 325 mg potasu i 0,35 mg cynku w 100 g świeżej masy [1]. Ze 100 kg korzeni buraka cukrowego uzyskuje się przeciętnie 15 kg cukru, 2,5 kg melasy i 5,5 kg wysuszonych wysłodków [14]. W medycynie ludowej już w starożytnym Rzymie burak był używany jako lek przeciwgorączkowy i przeczyszczający. Zalecał to sam Hipokrates. Sok z buraków uważany był za afrodyzjak. Buraki zawierają ponadto kwas salicylowy, który zwiększa możliwość powstawania kamieni w nerkach i pęcherzu moczowym. Z zasobnych w białko i tłuszcze liści oraz z melasy i wysłodków będących produktami odpadowymi produkcji cukru wytwarza się pasze szczególnie przydatne w żywieniu bydła. Z melasy uzyskuje się wiele użytecznych związków chemicznych, takich jak gliceryna i kwas cytrynowy.

Pierwsze „białe buraki” zawierały 1,3–1,6% cukru w korzeniach. Achard wybrał 23 odmiany o najwyższej zawartości cukru i rozpoczął hodowlę w celu zwiększenia zawartości tej substancji. Cukier był pierwszą niemorfologiczną cechą selekcyjną w hodowli roślin. W wyniku działań hodowlanych powstał biały burak śląski o zawartości cukru około 6% [25]. To właśnie z tego buraka wyprodukowano pierwszy cukier w cukrowni w Konarach. Uprawę tego typu buraka wprowadzono we Francji dekretem Napoleona. W 1840 roku 5% światowej produkcji cukru stanowił cukier buraczany. Do 1880 roku udział cukru buraczanego w produkcji światowej zwiększył się do prawie 50%. Do Ameryki burak cukrowy trafił po 1830 roku. Pierwsza cukrownia rozpoczęła produkcję w Alvarado w Kalifornii w 1879 roku. Osadnicy z Niemiec przywieźli burak cukrowy do Chile około 1850 roku [25].

W Stanach Zjednoczonych wytworzono i wprowadzono do uprawy w 2005 roku genetycznie modyfikowane odmiany buraków cukrowych tolerancyjne na glifosat. Cukier z genetycznie modyfikowanych buraków nie różni się od uzyskanego z roślin tradycyjnych. W 2010 roku 95% plantacji w USA stanowiły transgeniczne buraki. Wskazuje to na istotne znaczenie walki z chwastami w uprawie buraka i pojawienie się możliwości znacznego ograniczenia kosztów uprawy.

Poza bezpośrednim spożyciem cukier buraczany używany jest w przemyśle spożywczym, cukierniczym, kosmetycznym, farmaceutycznym i gorzelnictwie. W procesie uzyskiwania cukru wytwarza się betainę i urydynę. Betaina (N,N,N,-trimetyloglicyna) jest istotnym składnikiem pasz dla zwierząt rzeźnych przyspieszającym przyrost masy mięśniowej. Urydyna wraz z kwasami omega-3 stanowi środek antydepresyjny [8]. Buraki cukrowe są także surowcem do produkcji bioetanolu.

Klon cukrowy (*Acer saccharum* MARSCH.)

Północnoamerykańskie drzewo z rodziny klonowatych (*Aceraceae*). W 1965 roku ustanowione narodowym drzewem Kanady. Liść tego drzewa znajduje się na kanadyjskiej fladze, a sama Kanada nazywana jest „krajem klonowego liścia”. Angielskie nazwy tej rośliny to: Sugar maple i Rock maple.

Drzewo osiąga wysokość do 40 metrów i średnicę pnia 50–90 cm. Pień pokryty jest korą barwy od jasnoszarej do ciemnoszarej tworzącą długie, nieregularne pasy. Natomiast gałęzie mają gładką, błyszczącą korę barwy czerwono-brązowej. Liście podobne są kształtem do liści klonu zwyczajnego (*Acer platanoides* L.), ale po spodniej stronie mają barwę siną, osadzone są na gałęziach parami. Jesienią liście zmieniają barwę na żółtą lub czerwoną. Osadzone na długich szypułkach, drobne, rozdzielнопłciowe kwiaty, zebrane w zwieszające się kwiatostany, mają kielich złożony z 5 działek, ale pozbawione są płatków korony. Kwiaty męskie zawierają 6 pręcików, a żeńskie pojedynczy słupek o 2 długich znamionach. Owocem jest uskrzydłony orzeszek długości 2,5–3,5 cm dojrzewający we wrześniu [6, 32]. Drzewo może żyć nawet 400 lat. Pokrój drzewa zależny jest od miejsca w którym rośnie. W lasach lub skupieniach ma prosty pień, a korona znajduje się w dwóch trzecich jego wysokości lub wyżej. Pojedynczo rosnące drzewa mają krótszy pień i szeroką, dobrze rozwiniętą koronę.

Klon cukrowy jest niezwykle ważnym gatunkiem dla ekologii wielu lasów w Ameryce Północnej [5]. Szacuje się, że zasięg jego występowania wynosi 12,5 mln ha. Jest to roślina wysoce zróżnicowana genetycznie. Botanicy wyróżniają 3–6 różnych morfologicznie form uznawanych na ogół za podgatunki. Kriebel uważa, że gatunek ten należy podzielić na trzy główne ekotypy, z których każdy zawiera szereg odmiennych form. Klon cukrowy tworzy płodne mieszańce z klonem czerwonym i klonem czarnym. Można zatem uzyskać płodne nasiona w przypadku zapylenia klonu cukrowego pyłkiem innych gatunków [22].

Klon cukrowy lubi gleby wilgotne, próchnicze. Ponieważ wytwarza płytki system korzeniowy jest wrażliwy na suszę. Nie toleruje gleb zasolonych. Może rosnąć na glebach kwaśnych (nawet o pH 3,7) i alkalicznych (pH 7,3), ale preferuje gleby o pH 5,5–7,0. Rośnie szybko. Najlepiej w półcieniu, na przykład w cieniu większych drzew, ale może rosnąć także w pełnym słońcu. Na zajmowanych przez drzewo terenach opady wynoszą od 510 mm na zachodnim krańcu zasięgu, do 2030 mm w południowych Apalachach. Jest rośliną odporną na mróz [7]. Rozmnaża się przez wysiew nasion. Generalnie klon cukrowy jest odporny na choroby i szkodniki, ale plantacje są czasami atakowane przez chorobę grzybową – zgorzel pędów oraz szkodniki – opuchlaka truskawkowca (*Otiorchynchus sulcatus* HBST) oraz naliściaka drzewoszka, zwanego też drzewoszkciem klonowcem (*Phyllobius arborator* HBST.) [17].

Wyhodowano szereg odmian tej rośliny różniących się pokrojem (np. odmiana ‘Arrowhead’ ma koronę w kształcie piramidy) oraz wymaganiami środowiskowymi (np. odmiana ‘Astis’ dobrze toleruje wysokie temperatury) [31].

Liście klonu cukrowego zawierają w suchej masie: 1,81% wapnia, 0,24% magnezu, 0,75% potasu, 0,11% fosforu i 0,67% azotu. Sok klonu cukrowego zawiera 3–8% cukru. Zbiera się go przez 6 tygodni w roku, w okresie od połowy lutego do końca marca, z drzew starszych niż 40 lat. W celu pozyskania soku wierci się w pniu drzewa, na wysokości około 1 m., niewielkie otwory o głębokości 5–8 cm, w które wkłada się plastikowe rurki przez które sok płynie do podstawionych pojemników. Z jednego drzewa uzyskuje się dziennie 0,5–1 litrów soku. Czyli ogólna objętość soku pozyskanego z 1 drzewa wynosi 20–70 litrów. Przy prawidłowym pozyskiwaniu soku z drzewa usuwa się około 10% cukru, co nie przynosi szkody zdrowemu drzewu w normalnych warunkach środowiska. Z klonu cukrowego pozyskuje się 75% światowej produkcji soku. Pozostałe 25% pochodzi z innych gatunków: klonu czerwonego (*Acer rubrum* L.), klonu srebrzystego (*Acer saccharinum* L.), klonu jesionolistnego (*Acer negundo* L.) i klonu czarnego (*Acer nigrum* L.) [32, 45]. Sok pozyskuje się wtedy kiedy drzewa pozostają jeszcze w stanie spoczynku zimowego, ale temperatura powietrza wzrasta w dzień powyżej 0°C, a nocą spada poniżej 0°C. Wahania temperatury utrzymują przepływ soku w pniu drzewa. Gdy temperatura wzrasta powyżej 0°C ciśnienie płynu w pniu wywołuje wypływ soku przez wywiercone otwory. Gdy temperatura jest ujemna siła ssąca wymusza przemieszczanie się wody z korzeni do części nadziemnych. Woda uzupełnia objętość znajdującego się w pniu soku. Sok wytwarzają wiosną wszystkie drzewa, ale sok klonowy ma w porównaniu z innymi drzewami wysokie stężenie cukru i dlatego jest najlepszym surowcem do produkcji syropu lub cukru klonowego [3].

Pozyskany z drzewa syrop klonowy jest zagęszczany aż zawartość wody spadnie do około 34%. Powstaje w ten sposób syrop klonowy. Poprzez dalsze zagęszczenie i krystalizację można uzyskać cukier klonowy. Proces ten jest nieopłacalny ekonomicznie i najczęściej produkcja ogranicza się do etapu syropu [34]. Światowa produkcja syropu klonowego wynosiła (dane z roku 2010) 17,177 mln litrów.

Głównymi producentami są Kanada, USA i Anglia. Klon cukrowy jako źródło słodkiej substancji użytkowali rdzenni mieszkańcy Kanady, a od nich nauczyli się tego osadnicy z Europy. Podczas wojny z Anglią syrop klonowy pozwolił na uniezależnienie się kolonii od dostaw cukru trzcinowego. Syrop klonowy, poza bezpośrednią konsumpcją, stosowany jest do produkcji wyrobów cukierniczych, napojów i różnych potraw.

Klon cukrowy, poza Kanadą, występuje również w USA i w Anglii. W innych krajach sadzony jest w parkach i ogrodach botanicznych. W Europie jednak słabo kwitnie i owocuje. Ma bardzo cenne, ciężkie, twarde i wytrzymałe drewno użytkowane w meblarstwie i stolarstwie. Wytwarza się z niego parkiety, boazerie, pudła rezonansowe instrumentów muzycznych oraz obudowy fortepianów. Służy także do intarsjowania mebli. W Stanach Zjednoczonych i Kanadzie jest popularnym drzewem ozdobnym sadzonym w parkach i ogrodach. Obsadzone są nim także ulice.

Palmy cukrowe

Sok palm cukrowych zawiera 10–16% sacharozy i był stosowany jako substancja słodząca wcześniej niż sok z trzciny cukrowej. Daktylowiec leśny (*Phoenix sylvestris* ROXB.) znany był w starożytnym Egipcie, Sumerze i Mezopotamii w II wieku p.n.e. Kariota parząca (*Caryota urens* L.) uprawiana była od dawna w Indiach, Nepalu, Birmie i Sri Lance, podobnie jak winodań wachlarzowata (*Borassus flabelliformis* L.). Na Sumatrze, Indonezji, Malezji, Filipinach i Australii źródłem cukru jest także nipa krzewinkowa (*Nipa fruticans* WURMB.).

Daktylowiec leśny – *Phoenix sylvestris* L. (ang. sugar date palm, india date, silver date palm, nakhl baori) osiąga wysokość 4–15 m i średnicę kłodziny 40 cm. Wytwarza pierzaste, ostro zakończone liście o długości 3–5 m, skupione głównie na szczycie pnia. Drzewo o wysokości 10 m może wytworzyć do 100 liści. Drobne kwiaty tworzące miotlaste kwiatostany początkowo ukryte w długich, sztywnych pochwach są rozdzielнопłciowe. Kwiaty męskie są liczne (do 2000 w kwiatostanie), żółtawe, mające 6-działkowy okwiat i 6 pręcików. Kwiaty żeńskie, występujące w kwiatostanie w znacznie mniejszej liczbie, podobnie jak męskie mają 6-działkowy okwiat i 3 słupki, z których dojrzeewa tylko jeden. Owocem jest żółtawa lub czerwona 1-nasienna, niejadalna, ale bardzo efektowna jagoda [2, 42]. Roślina rośnie dziko w Indiach, Pakistanie i Bangladeszu, a uprawiana jest w Indiach [36].

Gdy młode liście są już w pełni wykształcone, czyli pod koniec okresu wegetacyjnego fotosynteza jest najbardziej intensywna i sok zawiera 3–6% cukru. Wtedy rozpoczyna się pozyskiwanie soku. Po usunięciu najstarszych liści i nacięciu pnia wypływa z niego słodki sok, z którego otrzymuje się cukier lub przerabia na alkohol, tak zwane wino palmowe – tari. Z jednego drzewa można pozyskać około 9 litrów soku dziennie. Zbiór soku trwa około 50 dni. Z zagęszczonego soku powstaje brunatny, ciągnący się cukier zwany jaggery.

Daktylowiec leśny sadzony jest w parkach i ogrodach jako roślina ozdobna [16].

Kariota parząca (*Caryota urens* L.) zwana inaczej kłapidłem parzącym, kłapidłą parzącą, orzechem palmowym (ang. wine palm, toddy palm, jaggery palm, toddy fishtail palm, kitu palm, solitary fishtail palm, find quick palm, indian sago palm, cola de pascado, mari baini, minbaw, moha-karini, kithul) jest to drzewo wysokości do 20 m. Na szczycie kłodziny wytwarza skupienie nieparzystopierzastych, ostro ząbkowanych liści długości do 4 m składających się z trójkątnych listków. Kształt liści kojarzy się z rybem ogonem i stąd kilka zwyczajowych nazw tej rośliny. Miotlasty, zwieszający się, kwiatostan chroniony jest u podstawy kilkoma pochwami. Kwiaty kremowe, rozdzielнопłciowe są zgromadzone w skupienia długości 20 cm zawierające dwa kwiaty męskie i jeden żeński. Kwiaty mają 3-działkowy kielich i 3-płatkową koronę. Męskie są wielopęcikowe, a w żeńskich znajduje się pojedynczy słupek. Owocem jest niewielka (1,5 cm średnicy), żółtawa lub czerwonawa jagoda otaczająca 1 lub 2 okrągłe, szare nasiona. Owoce są kwaśne i parzące stąd nazwa rośliny. Zawierają liczne kryształki kwasu szczawiowego, drażniącego zarówno skórę jak i przewód pokarmowy. Po wydaniu owoców z najwyższego kwiatostanu roślina obumiera.

Kariota parząca uprawiana jest w Indiach, południowej Australii i na Malajach. Lubi klimat ciepły, ale znosi krótkie przymrozki do -3°C . Lubi stanowisko znajdujące się w półcieniu, np. w cieniu większych drzew, nie toleruje pełnego słońca. Nasiona kiełkują przez okres od 4 miesięcy do roku zanim wydadzą siewki. Roślina osiąga pełny rozwój po 10–15 latach. Kwitnie w wieku 15–30 lat. Gdy owoce dojrzeją roślina obumiera.

Górne części pędu karioty parzącej użytkowane są jako jarzyna. Z rdzenia wytwarza się mączkę skrobiową – sago. Ze słodkiego soku otrzymuje się cukier, alkohol – wino palmowe – lub ocet. Drewno użytkowane jest w budownictwie.

Podobnie jak daktylowiec leśny kariota parząca jest sadzona w parkach i ogrodach krajów tropikalnych jako roślina ozdobna [43].

Nipa krzewinkowa *Nypa fruticans* WURMB, zwana również niedoroślą krzewinkową, tęporoślą krzewinkową (ang. nipa palm, water coconut, atappalme, anipa, lasa, panid, pinok, saga, sasa, tata, golpata, gulga i buah atap) jest rośliną bardzo długo rozwijającą się na Ziemi, gdyż najstarsze znane jej nasiona pochodzą sprzed 70 mln lat. Roślina pozbawiona jest kłodziny lub jest ona krótka, najwyżej do 1 m wysokości. Ma duże, pierzaste liście długości do 6 m. Kwiatostany, chronione licznymi pochwami, są rozgałęzione. Gałęzie dolne zawierają kwiaty męskie, odgałęzienia środkowe i górne – kwiaty żeńskie. Kwiaty męskie mają 3-działkowy kielich, 3-płatkową koronę i 3 zrośnięte pęciki. Kwiaty żeńskie pozbawione okwiatu zawierają pojedynczy słupek. Owocem jest pestkowiec o twardej, włóknistej śródowni. Owoce zrośnięte są w kulisty owocostan [40]. Rośnie dziko w Sri Lance, Indiach, Malezji, Filipinach i Australii. Uprawiana jest właściwie tylko na Sumatrze [20]. Nipa jest jedyną palmą rosnącą w ekosystemie mangrowym.

Liście nipy krzewinkowej używane są do krycia dachów chat i do wyrobu różnego rodzaju plecionek i mat. Wysuszona i wybielona skóra z liści służy do owijania cygar.

Słodki sok wypływający z naciętych kwiatostanów używany jest do wyrobu cukru, alkoholu – wina palmowego zwanego tuba – i octu. Młode pędy mogą być spożywane. Niedojrzałe owoce są w Tajlandii i Singapurze używane do wyrobu lokalnych deserów. Niedojrzałe nasiona zjadane są na surowo lub kandyzowane. Z soku wytwarza się bioetanol. Z 1 ha plantacji można uzyskać rocznie 6500–15600 litrów bioetanolu, podczas gdy trzcina cukrowa daje rocznie 5000–8000 litrów bioetanolu. Na niektórych wyspach sok służy do żywienia trzody chlewnej w okresach suchych. Uważa się, że tak żywione zwierzęta mają mięso wyższej jakości i smaku. Świeże liście używane są jako opatrunki na trudno gojące się owrzodzenia. Na Malajach z młodych korzeni sporządza się napój łagodzący skutki ukąszenia węży. Popiół ze spalonych korzeni i liści jest na Borneo stosowany w przypadku bólu głowy i żołądka [23].

Obecnie najpopularniejszymi roślinami cukrodajnymi klimatu tropikalnego należącymi do rodziny palm są: arenga pierzasta i winodań wachlarzowata.

Arenga pierzasta (*Arenga pinnata* WURMB.), zwana inaczej areną cukrową, słoczą cukrową, słoczą pierzastą, winosłoczą cukrową, winosłoczą pierzastą, palmą cukrową, (ang. sugarpalm, sagueer palm, sangwine, blackfiber palm, gomuti sugarpalm, aren, gomuti, gomuti palm, sago palm, jagghery, black fiber palm, enanu, irok i kaong), roślina nazwana przez arabskiego botanika Abu Hanifa, została odkryta podczas pierwszej wyprawy Vasco da Gamy [39].

Drzewo osiąga wysokość do 20 m i średnicę kłodziny 30–60 cm. Cykl życiowy wynosi 15–22 lata. Ma płytki system korzeniowy sięgający 3 m. Korzenie są małe, czarne i jest ich 10 u jednej rośliny. Liście długości do 5 m, nieparzystopierzaste, o klinowatych na szczycie ząbkowanych blaszkach skupione są na szczycie kłodziny i osadzone na ogonkach pokrytych czarnymi włóknami. Otaczające kłodzinę pochwy liściowe także mają na końcach czarne włókna. Rozdzielнопłciowe kwiaty skupione są w duże (do 1,2 m), zwieszające się, rozgałęzione kwiatostany chronione u podstawy licznymi pochwami. Kwiaty mają 3-działkowy kielich i 3-płatkową koronę. Kwiaty męskie są wielopęcikowe, żeńskie mają pojedynczy słupek. Owocem jest dość duża (7 cm średnicy), żółtawa jagoda otaczająca 2–3 czarne nasiona. Nasiona dojrzewają 1 rok. Niedojrzałe owoce zawierają substancje toksyczne powodujące infekcje skóry. Roślina jest ponadto bogata w kryształ szczawianu wapnia, substancji drażniącej przewód pokarmowy. Palma zakwita najwcześniej w 5 roku życia, ale zwykle w wieku 10–12 lat. Pierwszy kwiatostan tworzy się na szczycie, a kolejne od dołu do góry kłodziny. Gdy dojrzeją owoce ze wszystkich kwiatostanów, co trwa zwykle 2 lata, drzewo obumiera. W przypadku usuwania kwiatostanów, żyje 12–20 lat w zależności od warunków klimatycznych [35].

Arenga pierzasta rośnie dziko i jest uprawiana od Indii po Malezję. Wymaga dobrze zdrenowanej, średnio wilgotnej gleby. Lubi stanowiska słoneczne lub półcień. Słodki sok pozyskuje się z naciętych, młodych kwiatostanów męskich. Z jednego kwiatostanu można uzyskać dziennie 5–12 litrów soku. Dla zwiększenia objętości uzyskanego soku można palmę lekko obstukiwać drewnianym młotkiem. Pobieranie

soku rozpoczyna się, gdy kwiaty są tylko lekko, a nie w pełni rozwinięte. Sok pozyskuje się tylko z kwiatostanów męskich, bowiem kwiatostany żeńskie produkują sok gorszej jakości. Zbiór soku trwa przez 1–2 miesiące. Z soku uzyskuje się cukier, alkohol lub ocet. Cukier, zwany w Indiach gur, wytwarza się poprzez zagęszczanie jednodniowego soku aż do krystalizacji. Z 1 tony soku uzyskuje się 100–120 kg cukru. Z 1 ha plantacji pozyskać można 70 kg cukru dziennie czyli 25 ton na rok.

Z pnia pojedynczego drzewa wytwarza się 100–150 kg mączki skrobiowej – sago wschodnioindyjskiego. Włókna z pochew liściowych służą do wyrobu wodoodpornych lin, sznurów i mat. Młode nasiona, po termicznym usunięciu twardej okrywy nasiennej, są surowcem do sporządzania słodczy. Opadłe liście stanowią pokarm gąsienic jadalnych, hodowlanych chrząszczy. Drewno, o pięknej brązowej barwie ze złocistymi prążkami znajduje zastosowanie w przemyśle meblarskim i w budownictwie [44].

Winodań wachlarzowata (*Borassus flabellifer* L.) zwana inaczej borassusem wachlarzowatym, winną palmą, (ang. palmyra palm, brab-tree, rondier, tala, siwalan, rontal, lontar, talauriksha palm i odia). Nazwa łacińska pochodzi od greckiego słowa *borassos* oznaczającego okrywę lub pochwę. Winodań wachlarzowata osiąga wysokość do 30 m i wiek nawet 100 lat. Wachlarzowate, skórzaste, szarozielone liście, osadzone na długich ogonkach, otaczają pień w formie 3 spiral. Na roślinie może występować jednocześnie 25–40 liści. Palma rozgałęzia się w części wierzchołkowej tworząc do 6 odgałęzień. Roślina zakwita w wieku około 20 lat. Kwiaty są rozdzielнопłciowe. Kwiatostany męskie otoczone licznymi, niepełnymi pochwami, są mięsiste, kolbowate i w zagłębieniach zawierają zgrupowane po kilka kwiaty o 3-działkowym kielichu, 3-płatkowej zrosniętej u podstawy koronie i 6 pręcikach. Rozwinięte kwiaty wychylają się z zagłębień. Kwiatostany żeńskie mają mniejszą średnicę niż męskie. Zawierają nieliczne, kuliste kwiaty o pojedynczym słupku, otoczonym grubymi przysadkami. Owocem jest wielki (do 20 cm średnicy i 2 kg masy) pestkowiec zawierający 3 brązowe nasiona [46]. Nasiona wydają siewki po 2–3 miesiącach kiełkowania.

Dziki przodek rośliny nie jest znany. Uprawiana ona jest w suchych, gorących regionach Azji i Afryki. Największe plantacje znajdują się w Indiach, i Malezji. Winodań nie lubi wilgotnego, gorącego klimatu panującego w wielu krajach Azji. Lubi stanowiska słoneczne. Nie toleruje temperatury poniżej 0°C. Słodki sok pozyskuje się z naciętych kwiatostanów męskich, rzadziej z kwiatostanów żeńskich, które są mniej wydajne. Sok zbiera się przez 5 miesięcy w roku. Pojedyncza palma dostarcza w tym okresie 200–350 litrów soku, a może być eksploatowana przez 30–40 lat. Wydajność soku zależna jest od odmiany, warunków glebowo-klimatycznych oraz stosowanych metod uprawy. Z soku otrzymuje się cukier – jaggery i alkohol – toddy podobny do araku. Z miąższu owoców wyciska się sok podawany jako napój chłodzący, a same owoce po obróbce termicznej są spożywane lub stanowią surowiec

do wyrobu ciast. Spożywane są także nasiona i kielki. Młode rośliny, po ugotowaniu, traktowane są jak jarzyny [38].

W medycynie ludowej świeży sok winodani wachlarzowatej stosowany jako środek moczopędny i przeczyszczający. Liście służą jako lek na choroby gastryczne, a stosowane zewnętrznie jako okłady leczą trudno gojące się owrzodzenia. Roślina zawiera saponiny – borassoidy A-F, które u zwierząt doświadczalnych znacząco obniżają poziom glukozy w surowicy krwi [41].

Twarde, odporne, brązowe drewno użytkowane jest w budownictwie i przemyśle meblowym. Włókno pozyskane z liści zwane piassawą indyjską służy do wyrobu mat, plecionek, koszy szczotek, mioteł, pędzli, worków i parasolek. Jest również surowcem dla przemysłu celulozowego i papierniczego. Sadzona w parkach i ogrodach jako roślina ozdobna.

Podsumowanie

Do XIX wieku cukier produkowany był prawie wyłącznie z trzciny cukrowej. Współczesna gospodarka tą substancją polega głównie na konkurencji cukru trzcinowego i buraczanego. Syrop czy cukier klonowy oraz cukier palmowy, chociaż stanowią podstawowe źródło słodczy dla wielu lokalnych społeczności, w gospodarce globalnej odgrywają niewielką rolę.

Trzcina cukrowa jest bardziej ekonomiczna w produkcji cukru niż burak cukrowy. Dlatego udział cukru trzcinowego w ogólnym rynku światowym systematycznie rośnie. Cukier produkowany jest w większości krajów świata, ale od kilkudziesięciu lat 70% produkcji realizuje 10 krajów. Od 2004 roku pierwsze miejsce w światowej produkcji zajmuje Brazylia i jest największym eksporterem cukru na świecie. Drugie miejsce zajmuje Unia Europejska jako całość [9]. Ogólna produkcja cukru również wzrasta z roku na rok. W 2004 roku wynosiła 144,0 mln ton a w roku 2008/2009 już 167 mln ton [10].

Literatura

- [1] Alechniewicz M. 2008. W świecie cukru. *Biul. IHAR* 1: 12.
- [2] Barrow S.C. 1998. A monograph of *Phoenix sylvestris* (Palmae. Coryphoidae). *Kew. Bull.* 53: 513–545.
- [3] Blum M., Barton M. 1974. Relation to sap yields to physical characteristics of sugar maple trees. *Forest Sci.* 19: 175–179.
- [4] Boardman N.K. 1980. Energy from the biological conversion of solar energy. *Phil. Trans. R. Soc. London A.* 295: 477–489.
- [5] Brisson J., Bergson Y., Bouchard A., Leduc A. 1994. Beech-maple dynamics in an old-growth forest in southern Quebec, Canada. *Ecoscience* 1: 40–46.
- [6] Bugała W. 2000. Drzewa i krzewy. PWRiL Warszawa: 145–146.
- [7] Canham C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548–550.
- [8] Carlezonir W., Mague S., Parow A., Stoll A., Cohen B., Renshaw P. 2005. Antidepressant-like effects of uridine and omega-3 fatty acids are potentiated by combined treatment in rats. *Biol. Psychiatry* 57: 343–350.

- [9] Chudoba Ł. 2004. Wpływ systemu regulacji cukru na przemysł cukrowniczy w Polsce i w 15 krajach Unii Europejskiej. IERiGŻ Warszawa: 5 ss.
- [10] Cypelt E. 2009. Wyniki produkcji roślinnej Wyd. GUS Warszawa: 55–57.
- [11] Da Rosa A. 2005. Fundamentals of renewable energy process. Elsevier: 501–502.
- [12] D'Hont A., Grivet L., Feldman P., Rao S., Berding N., Glaszmann J.C. 1996. Characterisation of the double structure of modern sugarcane cultivars by molecular cytogenetics. *Mol. Gen. Genet.* 250: 405–413.
- [13] Dobrzycki J. 1984. Chemiczne podstawy technologii cukru. Wyd. Naukowo-Techniczne Warszawa: 12 ss.
- [14] Dobrzycki J. 1984. Chemiczne podstawy technologii cukru. Wyd. Naukowo-Techniczne Warszawa: 11–13.
- [15] Dong Z. 1994. A Nitrogen-fixing endophyte of sugarcane stems. *Plant Physiol.* 105: 1139–1147.
- [16] Dransfield J., Uhl N.W. 1986. An outline of a classification of palms. *Principles* 30: 3–11.
- [17] Duchesne L. Ouimet R., Houle D. 2002. Basal area growth of sugar maple in relation to acid deposition, stand, health and soil nutrients. *J. Environ Quality* 31: 1676–1683.
- [18] Duke J.A., Atchley A.A. 1984. Proximate analysis. W Christie B.R. (red.) The handbook of plant science in agriculture. CRC Press Inc. Boca Raton FL.: 49–58.
- [19] Filitowicz A. (red) 1980. Burak cukrowy PWRiL, Warszawa: 20–67.
- [20] Fong F.W. 1992. Perspectives of sustainable resource utilization and management of nipa vegetation. *Econ. Bot.* 46: 45–54.
- [21] Francis S.A. 2006. Development of sugar beet. Sugar beet Draycott A.P. (red.) Wiley-Blackwell Press: 28–30.
- [22] Grisez T.J. 1975. Flowering and seed production in seven hardwood species. USDA Forest Service. Research paper NE-315. Northeastern Forest Experiment Station. Upper Darby PA: 8 ss.
- [23] Hamilton L.S., Murphy D.H. 1988. Used and management of nipa-palm *Nypa fruticans*. *Areaceae. Rev. Econ. Bot.* 42: 206–213.
- [24] Hanelt P., Buttner R., Mansfeld R., Kilian R. 2001. Mansfeld's encyclopedia of agricultural and horticultural crops. Springer: 235–241.
- [25] Hill G., Langer R.H.M. 1991. Agricultural plants. Cambridge Univ. Press: 197–199.
- [26] Hopf M., Zohary D. 2000. Domestication of plants in the old world: the origin and spread of cultivated plants in West Asia, Europe and Nilly Valey. Oxford Press: 200–210.
- [27] Irvine J.E. 1981. Sugarcane. Saccharum hybrids. W: McLure T.A., Lipinsky E.S. (red.) CRC handbook of biosolar resources vol. II Resource materials. CRC Press. Inc. Boca Raton FL
- [28] Jasińska Z., Kotecki A (red). 2003. Szczegółowa uprawa roślin. Wyd. Akademii Rolniczej we Wrocławiu T.I: 395–430.
- [29] Jassem M. 1978. Uprawa buraka cukrowego na nasiona. PWRiL Poznań: 13–15.
- [30] Jenkins B.M., Ebeling J.M. 1985. Thermochemical properties of biomass fuel. *Calf. Agric.* 39: 14–16.
- [31] Kallio E., Tubbs C.H. 1980. Sugar maple: an american wood. USDA Forest Service, FS-246. Washington DC: 5–8.
- [32] Kriebel H.B., Gabriel W.J. 1969. Genetics of sugar maple. Res. Pap. WO-7. Washington D.C. US Dep. of Agriculture Forest Service 17: 127–150.
- [33] Łuczak C. 1981. Dzieje cukrownictwa w Polsce. Wyd. Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza w Poznaniu: 7–8.
- [34] Marvin J.W., Mariafranca M., Faing F.M. 1967. A correlation between sugar concentration and volume yields in sugar maple. An 18-year study. *Forest Sci.* 13: 34–51.
- [35] Moga J., Seibert B. 1991. Multipurpose palms: the sugar palm (*Arenga pinnata* WURMB.). *Agroforestry Systems* 13: 113–115.
- [36] Moore H.E. 1973. The major groups of palms and their distribution. *Genet. Herb.* 11: 27–141.
- [37] Moore P.H., Osgood R.V. 1989. Prevention of flowering and increasing yield of sugarcane by application of ethephon. *J. Plant. Growth. Regul.* 8: 205–210.
- [38] Morton J.F. 1988. Notes on distribution, propagation and products of *Borassus* palms (*Areaceae*). New York Botanic Garden, Bronx NY: 422–424.
- [39] Orlewski J. 1974. Dzieje cukru. Książka i Wiedza Warszawa: 5–15.
- [40] Paivoke A.E. 1984. Trapping patens in nipa palm *Nypa fruticans*. *Principles* 28: 132–133
- [41] Paschapur M.S. 2009. Evaluation of anti-inflammatory activity of ethanolic extract of *Borassus flabellifer* L. male flowers in experimental animals. *J. Med. and Med. Plants Res.* 3: 49–54.
- [42] Riffle R.L., Craft P. 2003. An encyclopedia of cultivated palms. Timber Press. Portland: 405–406.
- [43] Riffle R.L., Craft P. 2003 An encyclopedia of cultivated palms. Timber Press. Portland: 292–293.

- [44] Riffle R.L., Craft P. 2003. An encyclopedia of cultivated palms. Timber Press. Portland: 276–277.
- [45] Seneta W. 1991. Drzewa i krzewy liściaste. PWN Warszawa: 144–146.
- [46] Vaughan J.G., Geissler C.A. 2001. Rośliny jadalne. Wyd. Prószyński i S-ka Warszawa: 18.
- [47] Watt J.M., Breyer-Brandwijk M.G. 1962. The medicinal and poisonous plant of southern and eastern Africa. E&S. Livingstone Ltd Edinburg: 286–297.
- [48] Yacoubou J. 2007. An update on sugar processing practices. *Vegetarian J.* 26: 16–20.

Cultivated sugary plants which are the source of sugar for human population

Summary

Key words; sugary plants, sugar beet, sugar cane, sugar maple, sugar palms, sugar date palm, nipa palm, solitary sugar palm, asian palmyra palm, fishtail wine palm

Till XIX century sugar was produced almost entirely from sugar cane. Modern economy of this product generally consist in concurrency between sugar cane sugar and beet root sugar. Syrup or sugar from sugar maple and palm, although the main source of sweet for many local societies, in global economy are not so important.

Sugar cane is more economic in sugar production than sugar beet root. Therefore the share of sugar from sugar cane in global sugar market systematically increases.

Sugar is produced in most of countries but for many years 70% of production is done by only 10 countries. Since 2004 the main world sugar producer is Brazil. Brazil is also the main sugar exporter. Second place holds European Union like all out [9]. World's sugar production increases each year. In 2004 it brought up 144.0 M tons, in 2008/2009 167 M tons already [10].

Łuskwiak nameko – *Pholiota nameko* (T. ITO) S. ITO et IMAI charakterystyka gatunku oraz możliwości uprawy w Polsce

Krzysztof Sobieralski, Marek Siwulski, Jolanta Lisiecka, Agnieszka Jasińska,
Iwona Sas-Golak

Katedra Warzywnictwa, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu
ul. Dąbrowskiego 159, 60-594 Poznań
e-mail: sobieralski@up.poznan.pl

Słowa kluczowe: łuskwiak nameko, wartość odżywcza, właściwości
lecnicze, uprawa

Wstęp

Grzyb *Pholiota nameko* został po raz pierwszy opisany przez Tokurato Ito w 1929 r. [19]. Pierwotnie zaliczono go do rodzaju *Collybia*, a w wyniku dalszych badań do rodzaju *Pholiota* [29]. Jak podają Stamets [45] i Neda [29] „nameko” to powszechnie używana nazwa dla określenia japońskich grzybów tworzących lepkie kapelusze.

Pholiota nameko w stanie naturalnym występuje na terenie Chin, Tajwanu, a także na wyspach północnej Japonii. Gatunek ten najczęściej można spotkać na drewnie dębowym i bukowym [45]. Owocniki występują kępami, niekiedy pokrywając całą dostępną powierzchnię [14]. Tworzą kapelusze średnicy od 2 do 8 cm, barwy miodowobrazowej, z nieco jaśniejszym brzegiem. Kapelusze początkowo są wypukłe, ale w miarę dorastania stają się płaskie i mają pofalowane brzegi. Są pokryte cienką warstwą kleistej substancji. Trzon owocników łuskwiaka jest gładki, długości od 5 do 8 cm i średnicy od 0,5 do 1 cm, niekiedy wewnątrz jest pusty [19] i rozszerza się u podstawy [45]. Łuskwiak jest jednym z najpopularniejszych grzybów w Japonii [50]. Natomiast, prawdopodobnie ze względu na kleistą warstwę pokrywającą kapelusze, nie jest zbyt chętnie kupowany przez Amerykanów i Europejczyków [45]. Jak podają Stamets [45] oraz Pegler [32] w trakcie gotowania ta niezbyt atrakcyjna dla wielu konsumentów warstwa zupełnie zanika.



Rysunek 1. Owocniki *Pholiota nameko*

Zarodniki łuskwiaka powstają przeważnie w sterygmach podstawki owocnika [1] albo tworzą się bezpośrednio na grzybni [45]. Mają brązowocynamonową barwę, elipsoidalny kształt i wielkość $5-6 \times 2,5-3 \mu\text{m}$. Łuskwiak to wyjątkowy gatunek, którego pojedynczy zarodnik tworzy homokariotyczną grzybnię, wydającą owocniki z homokariotycznymi zarodnikami. Grzybnia jest barwy białej, z czasem od środka staje się jasnopomarańczowa lub żółtobrązowa [45]. W uprawie używana jest grzybnia dwujądrowa. Niekiedy taka grzybnia może ulegać dedikariotyzacji; charakteryzuje się wówczas szybszym wzrostem, ale nie ma zdolności tworzenia owocników [3].

Wartość odżywcza i właściwości lecznicze

Od wieków grzyby są cenione przez człowieka nie tylko ze względu na swoje właściwości odżywcze, ale także lecznicze [5, 7, 10, 28, 33, 36, 46, 47, 48, 49]. Stanowią one bowiem bogate źródło witamin z grupy B, zwłaszcza pirydoksyny (B_6), niacyny (B_3), ryboflawiny (B_2) i tiaminy (B_1). Ponadto zawierają szereg cennych pierwiastków, takich jak: żelazo, potas, fosfor, magnez, cynk, miedź, mangan, selen [16, 25]. Dostarczają także niezbędnych aminokwasów [27] i wielu związków bioaktywnych [11, 24, 34]. Zgodnie z definicją przyjętą przez Unię Europejską zalicza się je do żywności funkcjonalnej, czyli produktów wykazujących, udokumentowany badaniami naukowymi, wpływ na zdrowie człowieka [4, 8, 26, 44, 48]. Grzyby wykorzystuje się także w przemyśle kosmetycznym [18].

Łuskwiak charakteryzuje się wartością zbliżoną do wartości odżywczej innych grzybów. Ponadto zawiera duże ilości witamin i związków mineralnych [45] oraz wielocukry działające przeciwzapalnie [22] i obniżające stężenie cholesterolu we frakcji LDL [23]. Jest także bogaty w magnez [14] i fitosterole [12]. Liczne badania wskazują, że działa antybakteryjnie i przeciwnowotworowo [13, 53]. Badania Kalbarczyka i in. [20] wykazały, że owocniki łuskwiaka stanowią również cenny dodatek do konserw mięsnych.

Uprawa

Jednym z podstawowych czynników warunkujących powodzenie uprawy łuskwiaka jest skład i sposób przygotowania podłoża, zastosowana metoda uprawy oraz warunki jej prowadzenia [9, 30]. Badania przeprowadzone przez Yamasaki i Tabata [51] wykazały, że podłoże decyduje także o składzie chemicznym i smaku owocników.

Jak podają Atsushi i Takashi [2], początkowo łuskwiaka uprawiano na kłódach drewna, w roku 1931 po raz pierwszy użyto trocin, a w latach 60. jako dodatek do podłoża uprawowego zaczęto stosować otręby pszenne. Podłoże pakowano w folię polipropylenową i umieszczano w drewnianych skrzynkach o pojemności 6–8 kg. Obecnie w Japonii łuskwiak nameko najczęściej jest uprawiany w plastikowych butelkach o pojemności 800 ml, z otworem o średnicy 80 mm, wypełnionych trocinami wzbogaconymi w otręby pszenne i kukurydziane [50].

W wielu krajach prowadzone są badania mające na celu opracowanie technologii uprawy łuskwiaka, przede wszystkim z wykorzystaniem tanich, lokalnych materiałów [6, 31,40]. Jak podają Shinso i in. [38] oraz Yokota i in. [52], podłoże po uprawie łuskwiaka może być z powodzeniem stosowane jako nawóz organiczny.

Uprawę łuskwiaka prowadzi się na podłożu z trocin różnych gatunków drzew [6, 50], najczęściej z dodatkiem otrąb ryżowych [45]. Kong i in. [21] do uprawy łuskwiaka stosowali trociny z topoli oraz 20% dodatek otrąb ryżowych. W badaniach przeprowadzonych w Polsce przez Fukuzumi i in. [15], szczególnie przydatne do uprawy łuskwiaka nameko okazały się podłoża będące mieszaniną trocin bukowych (75%) i otrąb pszennych (25%) lub mieszaniną słomy pszennej (50%), trocin bukowych (30%) i otrąb pszennych (20%). Uprawa na takim podłożu pozwoliła uzyskać plon owocników stanowiący 30% świeżej masy podłoża. W badaniach przeprowadzonych przez Sobieralskiego i Ławicką [41] najlepszymi podłożami w uprawie łuskwiaka okazała się słoma żytnia lub pszena z 20% dodatkiem śruty żytniej.

Czynniki wpływające na przebieg uprawy

Odmiany *Pholiota nameko* mają zróżnicowane wymagania odnośnie czynników uprawowych, które decydują o wielkości plonu, zawartości suchej masy owocników, wpływają także na ich cechy morfologiczne, takie jak średnica kapelusza i długość trzonu [31].

Optymalne pH dla wzrostu grzybni i owocowania *Pholiota nameko* zawiera się w zakresie 3,5–6,5. W trakcie plonowania grzybnia ma zdolność zmiany pH podłoża, które przeważnie osiąga ostateczną wartość zbliżoną do pH 4,5 [17].

Badania prowadzone w kraju i za granicą wykazały, że uprawa łuskwiaka nameko może być prowadzona zarówno na podłożu pasteryzowanym, jak i sterylizowanym [30, 35]. Sobieralski i Ławicka [41] najlepsze rezultaty uzyskali stosując pasteryzację podłoża w temperaturze 60°C przez 24 lub 48 godzin.

Pholiota nameko jest gatunkiem, który wymaga wysokiej wilgotności podłoża uprawowego [37, 45]. W badaniach przeprowadzonych przez Siwulskiego i Pawłaka [39] najkorzystniejsza wilgotność podłoża w uprawie łuskwiaka *nameko* wynosiła od 60 do 65%. Niższa wilgotność powodowała znaczne obniżenie plonowania.

Wymagania termiczne łuskwiaka *nameko* zależą od fazy rozwojowej. Optymalna temperatura dla wzrostu grzybni wynosi 24–29°C, zawiązki owocników powstają w temperaturze 10–15,6°C, natomiast rozwój owocników następuje w temperaturze 13–18°C [45]. Temperatura w znacznym stopniu wpływa na jakość owocników. Uzyskaniu owocników wysokiej jakości sprzyja temperatura w przedziale 12–18°C [30, 45]. W badaniach Sobieralskiego i Ławickiej [42] optymalna temperatura dla plonowania odmian PN 03 i PN 05 mieściła się w zakresie 15–20°C.

Łuskwiak *nameko* wymaga również zróżnicowanej wilgotności powietrza w trakcie cyklu rozwojowego. Wzrost grzybni jest optymalny, gdy wilgotność powietrza wynosi 95–100%. Podczas formowania owocników wymagana jest wilgotność 98–100%, a w trakcie dalszego ich wzrostu wilgotność powinna być obniżona do 90–95%. Duże wymagania co do wilgotności powietrza sprawiają, że w uprawie łuskwiaka *nameko* często pojawiają się zielone pleśnie *Trichoderma* [45].

Podobnie jak temperatura i wilgotność, stężenie dwutlenku węgla w uprawie łuskwiaka zależy od fazy rozwojowej. Największe wymagania (powyżej 5000 ppm) gatunek ten wykazuje w czasie rozrastania się grzybni. Podczas formowania się zawiązków owocników stężenie dwutlenku węgla powinno wynosić od 500 do 1000 ppm, a podczas wzrostu owocników od 800 do 1200 ppm [45].

Wzrost grzybni *Pholiota nameko* zachodzi w ciemności. Natomiast dla tworzenia i wzrostu owocników konieczne jest światło, którego natężenie powinno wynosić od 500 do 1000 luksów [45]. Doświadczenia krajowe przeprowadzone przez Sobieralskiego i Ławicką [43] wykazały, że badane odmiany najlepiej plonowały przy natężeniu światła 800 i 1200 luksów.

Jak podaje Stamets [45], cykl uprawowy łuskwiaka trwa 60 dni i składa się z dwóch rzutów w odstępach 10–14 dni. Według Yamanaki [50] z jednej butelki wypełnionej 800 ml podłoża można uzyskać od 120 do 140 g owocników łuskwiaka. Badania prowadzone w kraju wykazały, że plon odmiany PN 05 wynosił 0,5 kg z 1 kg suchej masy podłoża [41].

Podsumowanie

Łuskwiak *nameko* jest cennym gatunkiem grzyba, zarówno ze względu na wartość odżywczą jak i właściwości lecznicze. Owocniki łuskwiaka stanowią źródło witamin i składników mineralnych. Działają również przeciwzapalnie, antybakteryjnie i przeciwnowotworowo. Mają zdolność obniżania poziomu cholesterolu LDL we krwi.

Uprawa tego gatunku jest szeroko rozpowszechniona w Japonii. Podłoże uprawowe stanowią pniaki lub trociny różnych gatunków drzew, najczęściej z dodatkiem otrąb. W wielu krajach prowadzone są badania mające na celu opracowanie technologii uprawy łuskwiaka, przede wszystkim z wykorzystaniem tanich, lokalnych materiałów.

W Polsce łuskwiak nameko jest mało popularny. Ze względu na nieskomplikowaną uprawę i wysokie walory smakowe oraz prozdrowotne gatunek ten zasługuje na rozpowszechnienie. Od kilku lat w Katedrze Warzywnictwa Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu prowadzone są intensywne badania nad tym gatunkiem.

Literatura

- [1] Arita I. 1978. *Pholiota nameko*. W: The biology and cultivation of edible mushrooms. Chang S.T., Hayes W.A. (red.). Academic Press, New York: 475–496.
- [2] Atsushi K., Takashi T. 1999. Phenomena of changes in yields of fruiting bodies in the commercial cultivation of *Pholiota nameko*. *J. Japan Tech. Sci. Tech. Inf.* 32: 27–36.
- [3] Babasaki K., Masuno K., Murata H. 2003. Interactions of heterologous mycelia colonized in the substrate govern fruit body production in the cultivated *Homobasidiomycete Pholiota nameko*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 67: 100–106.
- [4] Barros L., Cruz T., Babbista P., Estevinho L.M., Ferreira I.C.F.R. 2008. Wild and commercial mushrooms as source of nutrients and nutraceuticals. *Food Chem. Toxicol.* 46: 2742–2747.
- [5] Breene W.M. 1990. Nutritional and medicinal value of specialty mushroom. *J. Food Protection* 53(10): 883–894.
- [6] Cha J.Y., Fukui T., Matsumoto H., Chun K.W., Lee S.Y., Ohga S. 2010. Thinned wood of *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa* for production of *Pholiota nameko* mushrooms in Japan. *J. Fac. Agr., Kyushu Univ.* 55(1): 7–10.
- [7] Chang S.T. 1996. Mushroom research and development – equality and mutual benefit. W: *Mushroom Biology and Mushroom Products*, Roysse D.J. (red.). Penn. State Univ.: 1–10.
- [8] Chang S.T., Buswell J.A. 1996. Mushroom nutraceuticals. *J. Microb. Biotechnol.* 12: 473–476.
- [9] Chen A.W., Arnold N., Stamets P. 2000. Shiitake cultivation systems. Science and cultivation of edible fungi. L.J.L.D. Van Griensven (red.). Balkema, Rotterdam: 771–787.
- [10] Cheung P.C.K. 2010. The nutritional and health benefits of mushrooms. *Nutrition Bulletin* 35: 292–299.
- [11] Cheung L.M., Cheung P.C.K., Ooi V.E.C. 2003. Antioxidant activity and total phenolics of edible mushroom extracts. *Food Chem.* 81: 249–255.
- [12] Cho S.M., Seo G.S., Kim M.K., Lee J.S. 2009. Content of phytosterol composition of *Pholiota* spp. *Korean J. Mycology* 37(2): 195–197.
- [13] Dulger B. 2004. Antimicrobial activity of the macrofungus *Pholiota adiposa*. *Fitoterapia* 75: 395–397.
- [14] Florczak J., Niedzwiecka E., Wędzisz A. 2009. Skład chemiczny i aktywność celulozy łuskwiaka nameko – *Pholiota nameko*. *Bromat. Chem. Toksykol.* XLII(1): 65–69.
- [15] Fukuzumi T., Woytowicz B., Jaszek M., Leonowicz A., Kalbarczyk J., Mikule M. 1996. Biotechnologia rozkładu ligninocelulozy w zastosowaniu do produkcji pasz i żywności. Mikologia stosowana w ochronie środowiska naturalnego. *Problemy Higieny* 53: 132–139.
- [16] Furlani R.P.Z., Godoy H.T. 2008. Vitamins B₁ and B₂ contents in cultivated mushrooms. *Food Chem.* 106: 816–819.
- [17] Hashimoto K. 1996. Biochemical studies on the mushroom. V. Production of mushroom mycelium submerged culture. *Rep. Toyo Jr. Coll. Food Technol. Toyo Inst. Food Technol.* 7: 227–233.
- [18] Hyde K.D., Bahkali A.H., Moslem M.A. 2010. Fungi – an unusual source for cosmetics. *Fungal Diversity* 43: 1–9.
- [19] Ito T. 1929. *Collybia nameko*, sp. Nov. A new edible fungus of Japan. *Proc. Imp. Academy. Tokyo* 5: 145–147.
- [20] Kalbarczyk J., Radzki W., Sławińska A., Koc. W. 2007. Właściwości proszków grzybowych jako składnika konserw mięsno-grzybowych. *Nauka Przyroda Technologie* 1(4): 1–5.

- [21] Kong W.S., Cho Y.H., Jhune C.S., You Y.B., Chung I.M., Kim K.H. 2005. Cultivation and antioxidative activities of a new functional mushroom, *Pholiota* spp. Fifth Conference on Mushroom Biology and Mushroom Products, 4 Aug. – 4 Dec., Shanghai: 12 Supplement: 140–149.
- [22] Li H., Lu X., Zhang S., Lu S., Liu H. 2008. Anti-inflammatory activity of polysaccharide from *Pholiota nameko*. *Biochemistry* 73(6): 669–675.
- [23] Li H., Zhang M., Ma G. 2010. Hypolipidemic effect of the polysaccharide from *Pholiota nameko*. *Nutrition* 26(5): 556–562.
- [24] Lull C., Wichers H.J., Savelkoul H.F.J. 2005. Antiinflammatory and immunomodulating properties of fungal metabolites. *Mediators of Inflammation* 2: 63–80.
- [25] Mattila P., Konko K., Eurola M., Pihlva J.A., Astola J., Vahteristo L., Hietaniemi V., Kumpulainen J., Valtonen M., Piironen V. 2001. Contents of vitamins, mineral elements, and some phenolic compounds in cultivated mushrooms. *J. Agric. Food Chem.* 49: 2343–2348.
- [26] Mattila P., Suonpaa K., Piironen V. 2000. Functional properties of edible mushrooms. *Nutrition* 16(7/8): 694–696.
- [27] Mattila P., Vaananen S.P., Konko K., Aroy H., Jalava T. 2002. Basic composition and amino acid contents of mushrooms cultivated in Finland. *J. Agric. Food Chem.* 50: 6419–6422.
- [28] Mizuno T. 1999. The extraction and development of antitumor-active poly-saccharides from medicinal mushrooms in Japan. *Int. J. Med. Mushrooms* 1: 9–30.
- [29] Neda H. 2008. The correct name for „nameko”. *J. Mycoscience* 49: 88–91.
- [30] Oei P. 2003. Mushroom cultivation, appropriate technology for mushroom growers. Backhuys Publishers, Leiden The Netherlands: 429 ss.
- [31] Pawlak R., Siwulski M. 1999. Porównanie plonowania różnych odmian łuskwiaka nameko. Mat. Ogól. Symp. „Grzyby – technologia uprawy i przetwarzanie”, 15 września, Poznań: 129–137.
- [32] Pegler D.N. 2003. Useful fungi of the world: the Shii-take, Shimeji, Enoki-take, and Nameko mushrooms. *J. Mycology* 17: 3–5.
- [33] Rajewska J., Bałasińska B. 2004. Związki biologicznie aktywne zawarte w grzybach jadalnych i ich korzystny wpływ na zdrowie. *Post. Hig. Med. Dośw.* 58: 352–357.
- [34] Robaszekiewicz A., Bartosz G., Ławrynowicz M., Soszyński M. 2010. The role of polyphenols, β -carotene, and lycopene in the antioxidative action of the extracts of dried, edible mushrooms. *J. Nutr. Metab.* 2010, Article ID 173274: 9 ss.
- [35] Royse D.J. 1996. Specialty mushrooms. Progress in new crops: Proceedings of the Third National Symposium, Indianapolis, Indiana, USA, 22–25 October, 1995, Janick J. (red.): 464–475.
- [36] Sadler M. 2003. Nutritional properties of edible fungi. *Nutrition Bulletin* 28(3): 305–308.
- [37] Sanchez C. 2010. Cultivation of *Pleurotus ostreatus* and other edible mushrooms. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 85: 1321–1337.
- [38] Shinso Y., Hanako Y., Futoshi I., Takeshi O., Kazuya I., Nobuo Y. 2006. Biodegradation and composting of nameko (*Pholiota nameko* (T. ITO) S. ITO) cultural wastes. *J. Soc. High Technol. in Agriculture* 18(4): 290–298.
- [39] Siwulski M., Pawlak R. 2000. Wpływ wilgotności podłoża uprawowego na zawartość suchej substancji w owocnikach łuskwiaka nameko. *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej im. H. Kollątaja w Krakowie* 364(71): 183–185.
- [40] Siwulski M., Sobieralski K., Mańkowski J. 2010. Comparison of mycelium growth of selected species of cultivated mushrooms on textile industry waste. *Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus* 9(3): 37–43.
- [41] Sobieralski K., Ławicka K. 2003. Wpływ rodzaju podłoża i długości okresu pasteryzacji na plonowanie łuskwiaka nameko *Pholiota nameko* (T. ITO) S. ITO et IMAI. *Folia Horticulturae Supplement* 2003/2: 388–390.
- [42] Sobieralski K., Ławicka K. 2003. Wpływ temperatury na plonowanie łuskwiaka nameko *Pholiota nameko* (T. ITO) S. ITO et IMAI. *Folia Horticulturae Supplement* 2003/2: 391–393.
- [43] Sobieralski K., Ławicka K. 2003. Wpływ światła na plonowanie łuskwiaka nameko *Pholiota nameko* (T. ITO) S. ITO et IMAI. *Folia Horticulturae Supplement* 2003/2: 394–396.
- [44] Solomon P., Wasser S.P., Weis A. 1999. Therapeutic effects of substances occurring in higher *Basidiomycetes* mushrooms: a modern perspective. *Critical Rev. Immunol.* 19: 65–96.
- [45] Stamets P. 2000. Growing gourmet and medicinal mushrooms. Ten Speed Press, Berkeley: 574 ss.
- [46] Wani B.A., Bodha R.H., Wani A.H. 2010. Nutritional and medicinal importance of mushrooms. *J. Medicinal Plants Res.* 4(24): 2598–2604.
- [47] Wasser S.P. 2002. Nutraceuticals and bio pharmaceuticals from edible and medicinal mushrooms. *Int. J. Med. Mushrooms* 8: 1–17.

- [48] Wasser S.P. 2002. Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulating polysaccharides. *J. Appl. Microbiol. Biotechnol.* 60: 258–274.
- [49] Wasser S.P. 2011. Current findings, future trends, and unsolved problems in studies of medicinal mushrooms. *J. Appl. Microbiol. Biotechnol.* 89: 1323–1332.
- [50] Yamanaka K. 2011. Mushroom cultivation in Japan. *WSMBMP Bulletin* 4: 1–10.
- [51] Yamasaki Y., Tabata T. 2002. Comparison of the chemical and free amino acid composition of nameko [*Pholiota nameko* (T. Ito)] cultivated on logs and in sawdust substrate beds. *J. Home Econom. Japan* 53(12): 1193–1196.
- [52] Yokota S., Yamaya H., Ishiguri F., Oku T., Iizuka K., Yoshizawa N. 2006. Biodegradation and composting of nameko (*Pholiota nameko* (Y. Ito) S. Ito) cultural wastes. *J. Sci. High Technol. Agric.* 18(4): 290–298.
- [53] Zhang G.Q., Sun J., Wang H.X., Ng T.B. 2009. A novel lectin with antiproliferative activity from the medicinal mushroom *Pholiota adiposa*. *Acta Biochimica Polonica* 56(3): 415–421.

Nameko mushroom (*Pholiota nameko*) – characteristics of the species and cultivation possibilities in Poland

Key words: *Pholiota nameko*, nutritional value, medicinal properties, cultivation

Summary

Pholiota nameko is appreciated not only for flavor and nutritional value but also for its medicinal properties. Fruit bodies of this species are a source of vitamins and minerals. *Pholiota* is reported to have anti-inflammatory and antibacterial properties, as well as anti-tumor activity. Cholesterol lowering by *Pholiota* is also well documented.

Cultivation of *Pholiota nameko* is well established in Japan. This mushroom is grown on logs or sawdust of different kind of wood with bran addition. The aim of many studies is to explore the cultivation possibilities of *Pholiota nameko* on different cheap, local substrates.

In Poland *Pholiota nameko* is not widely grown. Due to not complicated cultivation, its flavor and health-promoting effects nameko deserves wider attention. For several years, at the Department of Vegetable Crops of the Poznań University of Life Sciences, studies on nameko are carried out.

Biologia, właściwości żywieniowe oraz uprawa twardziaka jadalnego *Lentinula edodes* (BERK.) SING.

Marek Siwulski, Jolanta Lisiecka, Krzysztof Sobieralski, Iwona Sas-Golak,
Agnieszka Jasińska

Katedra Warzywnictwa, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu
ul. Dąbrowskiego 159, 60-594 Poznań
e-mail: fungus@up.poznan.pl

Słowa kluczowe: shiitake, właściwości lecznicze, warunki wzrostu, uprawa

Wstęp

Twardziak jadalny – *Lentinula edodes* (BERK.) SING. występuje na Dalekim Wschodzie, głównie w Japonii, Korei i Chinach. Spotkać go można także w Wietnamie, Tajlandii, Birmie, w północnej części Borneo, Filipinach, na Tajwanie i w Papui Nowej Gwinei [91, 97]. Powszechnie znany jest pod japońską nazwą – „shiitake”. Nazwa ta wywodzi się od słów: „shii” – japońskiej nazwy drzewa, na którym w warunkach naturalnych grzyb ten występuje oraz „take”, co po japońsku znaczy „grzyb” [82, 97]. Twardziak jadalny, w najnowszej polskiej nomenklaturze nazywany twardnikiem japońskim, należy do królestwa grzybów *Fungi*, klasy podstawczaków – *Basidiomycetes*, rodziny twardzioszkowatych – *Marasmiaceae*, należącej do rzędu pieczarkowców – *Agaricales* [82]. Shiitake tworzy okrągłe owocniki średnicy od 5 do 25 cm. Początkowo są one wypukłe, z podwiniętymi brzegami, w miarę dojrzewania stają się płaskie. Barwa kapelusza młodych owocników jest ciemnobrązowa do prawie czarnej, u starszych jest znacznie jaśniejsza. Powierzchnia kapelusza jest pozbawiona śluzu i pokryta charakterystycznymi białymi kosmkami. Długość trzonu, na którym jest osadzony kapelusz twardziaka, wynosi 2–4 cm, a średnica 0,8–1,3 cm [82, 91].

Odmiany produkcyjne twardziaka różnią się wzrostem grzybni, wielkością plonu i przebiegiem plonowania, a także cechami morfologicznymi owocników [8, 80, 81, 83, 84, 86, 89, 90].

Twardziak cieszy się bardzo dużym zainteresowaniem konsumentów. Zainteresowanie to wynika z jego wyjątkowych walorów smakowych, dużej wartości odżyw-

czej, a także udokumentowanych badaniami klinicznymi właściwości leczniczych [91, 97]. W ostatnich latach obserwuje się dynamiczny wzrost produkcji shiitake, także poza głównymi obszarami uprawy (Chiny i Japonia), między innymi w Stanach Zjednoczonych [30, 76]. W Europie produkcja shiitake prowadzona jest na stosunkowo małą skalę. W Polsce grzyb ten należy do gatunków mało znanych, a jego roczna produkcja nie przekracza kilku ton [82].

Wartość odżywcza i właściwości lecznicze

Od dawna ludzie doceniają grzyby zarówno ze względu na ich właściwości odżywcze jak i lecznicze [14, 20, 55, 63, 71, 94, 96, 98]. Stanowią one bowiem bogate źródło wielu witamin i pierwiastków [7, 29, 50]. Dostarczają również niezbędnych aminokwasów [52] oraz wielu związków bioaktywnych [19, 46, 65]. Grzyby zalicza się do żywności funkcjonalnej czyli produktów wykazujących, udokumentowany licznymi badaniami naukowymi, wpływ na zdrowie człowieka [5, 9, 10, 15, 46, 51, 54, 95, 101, 104]. Jak podają Hyde i in. [33], grzyby znalazły także zastosowanie w przemyśle kosmetycznym.

Twardziak charakteryzuje się zarówno wysokimi właściwościami odżywczymi, jak i leczniczymi [42, 97]. Świeże owocniki tego grzyba zawierają 88–92% wody, białko, tłuszcze, cukry oraz witaminy i związki mineralne, natomiast suszone są szczególnie bogate w węglowodany i białko [97]. Zawarte w nich wielocukry działają antynowotworowo [34, 54]. Przeprowadzone badania wykazały, że szczególnie silne działanie antynowotworowe ma wyizolowany z twardziaka β -glukan o nazwie lentinan [92, 105, 106]. Jak wykazują liczne badania, zawartość substancji czynnych zależy między innymi od warunków uprawy, odmiany i fazy dojrzałości owocników twardziaka [2, 11, 39] oraz przechowywania i sposobu przyrządzania owocników [23, 35, 53]. Badania wykazały, że preparaty z ekstraktów grzybni twardziaka mają bardzo silne właściwości przeciwnowotworowe, a ich działanie polega na aktywowaniu systemu odpornościowego [41, 99]. Niektórzy badacze twierdzą, że hamują namnażanie wirusa HIV [91, 97]. W innych badaniach stwierdzono, że wyciągi z twardziaka działają antybakteryjnie [13, 32, 40] i mogą być między innymi wykorzystywane w ochronie roślin [22, 27, 61, 79]. Jak wykazały badania, zawarta w twardziaku eritadenina wpływa na obniżenie stężenia frakcji cholesterolu LDL we krwi [25]. Owocniki tego grzyba są także bogate w antyoksydanty [19]. Badania Kalbarczyka i in. [36] wykazały przydatność owocników twardziaka jako cennego dodatku do konserw mięsnych. Hyde i in. [33] podają, że jest on składnikiem wielu kosmetyków o działaniu odmładzającym.

Czynniki wpływające na wzrost i rozwój twardziaka jadalnego

Jak wykazały liczne badania jednym z najważniejszych czynników wpływających na wzrost i rozwój oraz plonowanie twardziaka jest podłoże [1, 4, 56, 76, 81, 100]. Rozwój grzybni i plonowanie twardziaka uzależnione są także od odmiany [47, 80, 81, 83, 84, 86, 87, 88, 89, 90] oraz szeregu czynników klimatycznych [17, 58, 91].

Oei [58] wyróżnia pięć podstawowych faz w uprawie twardziaka: wzrost grzybni (inkubacja), zawiązywanie owocników, zbiór owocników pierwszego rzutu, regeneracja oraz zbiór następnego rzutu. Według tego samego autora, inkubacja grzybni trwa 30–120 dni, indukcja owocników 2–4 dni, a pierwszy zbiór 7–14 dni. Zbiór drugi jest krótszy i trwa 2–4 dni. Na regenerację grzybni potrzebuje 7–21 dni. Natomiast Stamets [91] podaje, że inkubacja grzybni twardziaka trwa 35–70 dni, indukcja owocników 5–7 dni, a owocniki tworzą się i dorastają w okresie 5–8 dni. Przerwa między zbiorami trwa 2–3 tygodnie. W badaniach Salmones i in. [72], w zależności od zastosowanego podłoża, inkubacja grzybni trwała 30–62 dni.

Podstawowym czynnikiem klimatycznym, decydującym o powodzeniu uprawy jest temperatura. Twardziak rozwija się w szerokim zakresie temperatur, tj. 5–32°C [16, 17, 58]. Zbyt niska temperatura ogranicza pobieranie składników pokarmowych, spowalnia procesy enzymatyczne i hamuje oddychanie. Natomiast w zbyt wysokiej temperaturze może nastąpić denaturacja białek [17]. Optymalna temperatura w okresie wzrostu grzybni to 24–27°C, a w okresie owocowania około 15°C ($\pm 1-2^\circ\text{C}$ w zależności od odmiany) [17]. Oei [58] podaje, że w okresie inkubacji i regeneracji grzybni temperatura powinna wynosić 20–30°C, w okresie indukcji owocników 10–20°C, w czasie I cyklu zbiorów 12–18°C, natomiast podczas II cyklu zbiorów 10–20°C. Według Stametsa [91] w okresie inkubacji należy utrzymywać temperaturę 21–27°C, w okresie formowania zawiązków owocników 10–16°C, a dla pełni owocowania najkorzystniejsza temperatura to 16–18°C. Lee i in. [43] najwyższy wzrost grzybni uzyskali w temperaturze 24,7°C.

Chen i in. [16], uwzględniając wymagania termiczne podczas owocowania, podzielili odmiany twardziaka na 4 grupy. Odmiany wymagające najniższej temperatury, tj. ok. 10°C zaliczyli do grupy pierwszej. W drugiej grupie znalazły się odmiany o nieco wyższych wymaganiach termicznych, tj. 10–18°C, a w trzeciej – 20°C lub więcej. Czwartą grupę tworzą odmiany, u których owocniki powstają w bardzo szerokim zakresie temperatur, tj. 5–35°C. Stamets [91] wyróżnia dwie grupy odmian twardziaka, tj. odmiany klimatu zimnego oraz ciepłego. Odmiany klimatu zimnego zawiązują owocniki w temperaturze 10–16°C, a ich wzrost przebiega najlepiej w temperaturze 16–18°C. Odmiany klimatu ciepłego wiążą natomiast owocniki w temperaturze 16–21°C, a optymalna temperatura rozwoju owocników to 21–27°C.

Istotnym czynnikiem w uprawie twardziaka jest odpowiednie sterowanie przebiegiem temperatury w trakcie cyklu uprawowego. Zdaniem szeregu autorów, moczenie

bloków podłoża w wodzie jest bardzo dobrą metodą stymulacji twardziaka do owocowania. Według Stametsa [91] optymalna temperatura wody użyta do moczenia bloków powinna wynosić 7–13°C, a moczenie powinno trwać 48 godzin. Według tego autora, można do moczenia użyć także wody o temperaturze 15–16°C przez 24 godziny. Royse [67] zaleca moczenie bloków podłoża w temperaturze 12°C przez 3–4 godziny. W ostatnich latach bada się szereg innych metod stymulacji twardziaka w celu spowodowania owocowania. Stosuje się m.in. metodę odwracania bloków podłoża o 180°, a także nakłuwanie igłami metalowymi i iniekcje wodą [16].

Kolejnym czynnikiem decydującym o wzroście i rozwoju twardziaka jest wilgotność podłoża. Optymalna wilgotność podłoża waha się w przedziale 57–70% [91]. Według Royse i Sanchez [68] oraz Royse [67] wilgotność podłoża do uprawy powinna wynosić około 60%, a według Oei [58] optymalna wilgotność to 55–65%. Chen [17] podaje, że wilgotność podłoża w czasie wzrostu grzybni powinna wynosić 55%, a w czasie owocowania 50–55%. Shen i in. [76] największe plony uzyskali przy wilgotności podłoża około 55%.

W czasie uprawy ważne jest utrzymywanie odpowiedniej wilgotności powietrza. Według Chen [17] wilgotność względna powietrza w czasie wzrostu grzybni powinna wynosić poniżej 75%, a w czasie owocowania 85–95%. Oei [58] za optymalną wilgotność powietrza w okresie inkubacji uważa 65–70%, w czasie zawiązywania owocników 85–95%, natomiast w czasie zbiorów I cyklu – 60–80% i II cyklu – 85–95%. W czasie regeneracji grzybni wilgotność względna powietrza, według tego autora, powinna wynosić 65–70%. Stamets [91] jako optymalne dla poszczególnych faz uprawy zaleca nieco wyższe wartości, tj. dla wzrostu grzybni i tworzenia zawiązków owocników 95–100%, a dla owocowania 60–80%, natomiast Siwulski i in. [82] odpowiednio 75–95% i 60–80%.

Twardziak jest gatunkiem grzyba, który dla prawidłowego wzrostu i rozwoju potrzebuje światła. Stamets [91] uważa, że światło jest niezbędne tak podczas inkubacji jak i owocowania. W czasie inkubacji optymalne natężenie światła powinno wynosić 50–100 lx, a w okresie zawiązywania i dorastania owocników 200–2000 lx. Oei [58] podaje, że światło nie jest potrzebne w okresie inkubacji oraz regeneracji grzybni. Natomiast w czasie tworzenia owocników i owocowania natężenie światła powinno wynosić 500–1000 lx. W badaniach Siwulskiego [81] zastosowane natężenie światła w zakresie 50–1000 lx, nie miało istotnego wpływu na wielkość plonu i cechy morfologiczne owocników twardziaka. Natomiast światło o natężeniu 2000 lx spowodowało nieznaczne zmniejszenie plonu.

Chen [17] podaje, że wzrost grzybni twardziaka w podłożu uzależniony jest między innymi od jego odczynu. Według tej samej autorki, twardziak preferuje kwaśne środowisko, ale grzybnia może rozwijać się w szerokim zakresie pH = 3–7, jednak optymalny wzrost obserwuje się przy pH wynoszącym 4,5–5,5. Natomiast na początku uprawy podłoże powinno mieć pH 5–6. Siwulski i in. [82] podają, że grzybnia może rosnać zarówno w środowisku kwaśnym, jak i zasadowym. Za

optymalną dla rozwoju grzybni autorzy podają wartość pH od 3,5 do 4,3. W badaniach Hassegawa i in. [31] najkorzystniejszym dla rozwoju grzybni było pH 3,0–3,5, natomiast w badaniach Lee i in. [43] pH 4,7.

Niezwykle ważnym czynnikiem w uprawie twardziaka jest stężenie dwutlenku węgla. Według Stametsa [91] w czasie wzrostu grzybni toleruje stężenie dwutlenku węgla nawet powyżej 10 000 ppm. Jednak zbyt wysokie stężenie dwutlenku węgla w okresie inkubacji może mieć negatywny wpływ na wielkość plonu twardziaka, zwłaszcza podczas I cyklu zbioru owocników [37]. Według Royse [67], w czasie dojrzewania grzybni w końcowej fazie inkubacji optymalne stężenie CO₂ powinno wynosić od 2200 do 3000 ppm, natomiast w czasie owocowania powinno być znacznie mniejsze. Według Stametsa [91] i Royse [66], do prawidłowego zawiązywania owocników wystarcza stężenie dwutlenku węgla w powietrzu nieprzekraczające 1200 ppm. Siwulski [81] uzyskał owocniki o najkorzystniejszych cechach przy stężeniu 300–600 ppm.

W podłożu stosowanym w uprawie twardziaka mogą znajdować się szkodliwe organizmy, np. grzyby z rodzaju *Trichoderma*, które mogą ograniczać, a nawet całkowicie zahamować wzrost grzybni i spowodować znaczne straty w uprawie [74, 78]. Najskuteczniejszą metodą ograniczenia lub też całkowitego wyeliminowania wymienionych mikroorganizmów jest proces sterylizacji. W uprawie twardziaka podłoże sterylizuje się w temperaturze 121°C w czasie 2 godzin [67, 81] lub 1 godziny [75]. Oei [58] podaje, że na Tajwanie skuteczną sterylizację uzyskuje się już w temperaturze 96–98°C. Mata i in. [47] w swoich badaniach utrzymywali temperaturę 121°C przez 1,5 godziny, a Siwulski [81] przez 2 godziny. Innym sposobem zwalczania szkodliwych grzybów, a także innych organizmów, jest pasteryzacja. Savoie i Mata [75] oraz Mata i Savoie [48] zalecają utrzymywanie temperatury 65°C przez 12–24 godziny. Siwulski [81] wykazał, że pasteryzacja jest znacznie mniej skuteczna od sterylizacji w ograniczeniu występowania zakażeń podłoża grzybami rodzaju *Trichoderma*, a uzyskiwany plon jest mniejszy na podłożu pasteryzowanym. Mata i in. [49] podali, że znaczne ograniczenie występowania *Trichoderma* spp. w uprawie twardziaka można uzyskać stosując 10% dodatek torfu wysokiego do podłoża uprawowego. Według Shulga [78] mniej narażone na zakażenia są odmiany charakteryzujące się szybkim wzrostem grzybni.

Uprawa

Uprawa twardziaka jadalnego ma bardzo długą historię. Rozpoczęto ją w Chinach około roku 1100 n.e., a następnie została rozpropagowana w Japonii [17, 67]. Obecnie największym producentem twardziaka na świecie są Chiny [17, 93]. Duże zainteresowanie konsumentów, postęp biologiczny i techniczny w uprawie sprzyjają wzrostowi produkcji grzybów, w tym twardziaka, na świecie [73].

Najstarszą historycznie jest ekstensywna uprawa twardziaka, prowadzona na drewnie różnych gatunków drzew. Początkowo twardziaka uprawiano na drewnie gatunku *Castanopsis cuspidata*, a później drewnie innych gatunków drzew, między innymi z rodzaju *Quercus*, *Lithocarpus*, *Carpinus*, *Acer*, *Prunus*, *Sassafras* oraz *Platanus* [24, 67, 70]. W niektórych krajach do uprawy ekstensywnej twardziaka dość powszechnie wykorzystywane jest drewno eukaliptusa [2, 3, 38, 62].

W Japonii, Korei oraz Chinach do dziś prowadzi się ekstensywną uprawę twardziaka, stosując różne metody szczepienia drewna grzybnią [16]. Jak podają Chen i in. [16] oraz Tokimoto [93] w produkcji twardziaka na drewnie w warunkach naturalnych przoduje Japonia.

Do uprawy ekstensywnej wykorzystuje się pnie drzew pocięte na okrągłaki o długości około 1 m i średnicy 7–15 cm, w których wykonuje się niewielkie otwory i zaszczepia grzybnią. Zaszczepione okrągłaki umieszcza się najczęściej w warunkach naturalnych, w których w zależności od wielkości okrągłaków, rodzaju drewna, odmiany twardziaka oraz temperatury i wilgotności wzrost grzybni trwa 6–18 miesięcy [67, 77].

Plonowanie tego gatunku uzależnione jest przede wszystkim od warunków uprawy [12]. Owocniki zbiera się dwukrotnie, najczęściej wiosną i jesienią, kiedy warunki klimatyczne sprzyjają ich tworzeniu. Według Yamanaka [103] plony owocników zebrane z upraw prowadzonych metodami ekstensywnymi wynoszą 30–35% s.m. drewna, a według Royse [67] około 33%. Tokimoto [93] podaje, że z 10 000 cm³ okrągłaków można uzyskać około 2,5 kg owocników.

W ostatnich latach uprawa ekstensywna jest wypierana przez uprawę intensywną, umożliwiającą zbiory w ciągu całego roku oraz dającą znacznie wyższe plony [6, 17, 67, 73]. W uprawie tej wykorzystuje się różne rodzaje trocin drzew liściastych, przeważnie dębu i klonu [16], a w niektórych krajach eukaliptusa [1, 17]. W uprawie twardziaka można użyć także trocin bukowych, topolowych, brzoźowych oraz olszowych [81, 84]. Drewno dobrej jakości może być wykorzystane w postaci świeżej. Aby wykorzystać trociny pochodzące z drewna o słabej jakości należy poddać je naturalnemu procesowi kompostowania, który powinien trwać przez okres od kilku do kilkunastu miesięcy. Trociny poddawane procesowi kompostowania układa się w przyzmy w warunkach naturalnych na odkrytym terenie [91]. Jak wykazały badania Chen i in. [16] oraz Siwulskiego [81], do uprawy twardziaka mało przydatne są trociny drzew iglastych.

W wielu krajach trwają badania nad przydatnością tanich, lokalnych, często odpadowych, materiałów do uprawy twardziaka [4, 21, 26, 44, 45, 48, 59, 60, 64, 72, 85]. Trociny, które mają być użyte w uprawie twardziaka, nawilża się wodą, a następnie umieszcza w workach foliowych. W zależności od metody uprawy, worki foliowe mogą mieć różną pojemność. Podstawowym zabiegiem decydującym o powodzeniu uprawy jest właściwie przeprowadzona sterylizacja lub pasteryzacja. Odpowiednio przygotowane podłoża szczepi się następnie grzybnią, która przerasta je w czasie 1–4

miesiący. Przerastanie podłoża grzybnią uzależnione jest od jego składu, wilgotności, temperatury, rodzaju i ilości dodatków, a także od odmiany twardziaka [67, 91].

Plonowanie twardziaka następuje w kilku rzutach w okresie 3–6 miesięcy. Całkowity plon owocników uzyskany w uprawie intensywnej może wynosić według różnych autorów: ponad 110% s.m. [6], 75–125% s.m. [67] lub 60–100% s.m. [103]. Salmones i in. [72], w zależności od zastosowanego podłoża, uzyskali plon od 36 do 133% suchej masy podłoża.

W uprawie grzybów podłoże z trocin, często także ze słomy, wzbogaca się różnymi dodatkami w celu zwiększenia ilości azotu oraz łatwo dostępnych węglowodanów. Są to najczęściej odpady rolnicze (otręby, łuski nasienne bawełny, osadki kukurydzy, plewy zbożowe, słoma, wytloki z trzciny cukrowej) lub materiały odpadowe powstające w różnych przemysłowych procesach technologicznych np. odpady z produkcji owoców cytrusowych, kawy i kakao [8, 56, 66, 67, 68, 102, 103]. Ilość stosowanych dodatków jest zróżnicowana i waha się w granicach od 10 do 60% s.m. trocin [67]. Dodatkami wnoszonymi do podłoża jest także kreda albo gips. Substancje te pozwalają na uzyskanie odpowiedniego odczynu oraz poprawiają właściwości fizyczne podłoża [57, 64, 67, 69, 91].

Podsumowanie

Twardziak jadalny, powszechnie znany jako „shiitake”, należy do grzybów uprawnych charakteryzujących się wyjątkowymi właściwościami kulinarnymi i leczniczymi. Prozdrowotne działanie substancji biologicznie czynnych zawartych w owocnikach tego gatunku grzyba zostało szczegółowo przebadane i udowodnione w szeregu badań klinicznych. Obecnie w krajach wysokorozwiniętych istnieje bardzo duże zainteresowanie twardziakiem i następuje dynamiczny rozwój jego uprawy. W Europie zainteresowanie to skupia się głównie na grzybach świeżych, co stanowić może dobry prognostyk dla rozwoju uprawy twardziaka w Polsce oraz jego eksportu. Możliwość wykorzystania w jego uprawie materiałów łatwo dostępnych i odpadowych przemysłu drzewnego oraz rolnictwa skłania do rozwijania badań nad zastosowaniem podłoży przygotowanych na bazie tanich surowców rodzimych. Wiąże się to również z koniecznością prowadzenia dalszych doświadczeń zmierzających do opracowania zaleceń dla intensywnej produkcji wielkotowarowej w naszym kraju.

Literatura

- [1] Andrade M.C.N., da Silva J.H., Minihoni M.T.A., Zied D.C. 2008. Mycelial growth of two *Lentinula edodes* strains in culture media prepared with sawdust extracts from seven eucalyptus species and three eucalyptus clones. *Acta Sci. Agron.* 30(3): 333–337.
- [2] Andrade M.C.N., Minihoni M.T.A., Zied D.C. 2008. Nutritional evaluation of shiitake mushroom [*Lentinula edodes* (BERK.) PEGLER] in function of the strain and type of cultivated eucalyptus. *Ciencia e Tecnologia de Alimentos* 28(4): 916–921.

- [3] Andrade M.C.N., Minhoni M.T.A., Zied D.C. 2008. Bromatological characterisation of *Lentinula edodes* strains (Shiitake) grown on *Eucalyptus grandis* logs. *Ciencia e Tecnologia de Alimentos* 28(4): 793–797.
- [4] Ashrafuzzaman M., Kamruzzaman A.K.M., Razi M., Shahidullah S.M., Fakir S.A. 2009. Substrate affects growth and yield of shiitake mushroom. *African J. Biotechnol.* 8(13): 2999–3006.
- [5] Barros L., Cruz T., Babbista P., Estevinho L.M., Ferreira I.C.F.R. 2008. Wild and commercial mushrooms as source of nutrients and nutraceuticals. *Food Chem. Toxicol.* 46: 2742–2747.
- [6] Beetz A., Kustudia M. 2004. Mushroom cultivation and marketing. Horticulture production guide. ATTRA Pub. <www.attra.ncat.org>; 24 ss.
- [7] Bernaś E., Jaworska G., Lisiewska Z. 2006. Edible mushrooms as a source of valuable nutritive constituents. *Acta Sci. Pol., Technol. Aliment.* 5(1): 5–20.
- [8] Bisko N.A., Bilay V.T. 1996. Some physiological aspects of the cultivation of *Lentinula edodes* (BERK.) SING. W: Mushroom Biology and Mushroom Products. Roysse D.J. (red.). Penn. State Univ. Pub.: 381–386.
- [9] Borchers A.T., Keen C.L., Gershwin M.E. 2004. Mushrooms, tumors, and immunity: An Update. *Exp. Biol. Med.* 229: 393–406.
- [10] Borchers A.T., Krishnamurthy A., Keen C.L., Meyers F.J., Gershwin M.E. 2008. The immunobiology of mushrooms. *Exp. Biol. Med.* 233: 259–276.
- [11] Brauer D., Kimmons T.E., Phillips M., Brauer D.E. 2010. Potential for manipulating the polysaccharide content of shiitake mushrooms. Current Res., Technol. Education Topics in Applied Microbiol. Biotechnol. A. Mendez-Vilas (red.): 1136–1142.
- [12] Bruhn J.N., Mihail J.D. 2009. Forest farming of shiitake mushrooms: Aspects of forced fruiting. *Bioresource Technol.* 100: 5973–5978.
- [13] Carvalho M.P., Van der Sand S.T., Rosa E.A.R., Germani J.C., Ishikawa N.K. 2007. Investigation of the antibacterial activity of *Basidiomycetes Lentinula boryana* and *Lentinula edodes*. *Biociencias* 15(2): 173–179.
- [14] Chang S.T. 1996. Mushroom research and development – equality and mutual benefit. W: Mushroom Biology and Mushroom Products. Roysse D.J. (red.). Penn. State Univ. Pub.: 1–10.
- [15] Chang S.T., Buswell J.A. 1996. Mushroom nutraceuticals. *J. Microb. Biotechnol.* 12: 473–476.
- [16] Chen A.W. 2001. Cultivation of *Lentinula edodes* on synthetic logs. *The Mushroom Grower's Newsletter*, August 10(4): 3–9.
- [17] Chen A.W. 2005. What is shiitake? *Mushroom Growers' Handbook* 2: 1–11.
- [18] Chen A.W., Arnold N., Stamets P. 2000. Shiitake cultivation systems. W: Science and cultivation of edible fungi. L.J.L.D. Van Griensven (red.). Balkema, Rotterdam: 771–787.
- [19] Cheung L.M., Cheung P.C.K., Ooi V.E.C. 2003. Antioxidant activity and total phenolics of edible mushroom extracts. *Food Chem.* 81: 249–255.
- [20] Cheung P.C.K. 2010. The nutritional and health benefits of mushrooms. *Nutrition Bulletin* 35: 292–299.
- [21] Curvetto N.R., Figlas D., Matute R.G., Delmastro S. 2005. Shiitake bag cultivation. Sunflower seed hulls. *Mushroom Growers' Handbook* 2: 100–104.
- [22] Di Piero R.M., Novaes Q.S., Pascholati S.F. 2010. Effect of *Agaricus brasiliensis* and *Lentinula edodes* mushrooms on the infection of passionflower with Cowpea aphid-borne mosaic virus. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 53(2): 269–278.
- [23] Dikeman Ch.L., Bauer L.L., Flickinger E.A., Fahey G.C. 2005. Effects of stage of maturity and cooking on the chemical composition of selected mushroom varieties. *J. Agric. Food Chem.* 53: 1130–1138.
- [24] Donoghue J.D., Denison W.C. 1996. Commercial production of shiitake (*Lentinula edodes*) using whole-log chip of *Quercus*, *Lithocarpus*, and *Acer*. W: Mushroom Biology and Mushroom Products. Roysse D.J. (ed.), Penn. State Univ.: 265–274.
- [25] Enman J., Rova U., Berglund K.A. 2007. Qualification of the bioactive compound eritadenine in selected strains of shiitake mushroom (*Lentinus edodes*). *J. Agric. Food Chem.* 55: 1177–1180.
- [26] Fan L., Soccol C.R. 2005. Shiitake bag cultivation. Coffee residues. *Mushroom Growers' Handbook* 2: 92–95.
- [27] Fiori-Tutida A.C.G., Schwan-Estrada K.R.F., Stangarlin J.R., Pascholati S.F. 2007. Extracts of *Lentinula edodes* and *Agaricus blazei* on *Bipolaris sorokiniana* and *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*, in vitro. *Summa Phytopathologica* 33(3): 287–289.
- [28] Frank J.A., Xiao R., Yu S., Ferguson M., Hennings L.J., Simpson P.M., Ronis M.J.J., Fang N., Badger T.M., Simmen F.A. 2006. Effect of shiitake mushroom dose on colon tumorigenesis in azoxymethane-treated male Sprague-Dawley rats. *Nutrition Res.* 26: 138–145.
- [29] Furlani R.P.Z., Godoy H.T. 2008. Vitamins B₁ and B₂ contents in cultivated mushrooms. *Food Chem.* 106: 816–819.

- [30] Gold M.A., Cernusca M.M., Godsey L.D. 2008. A competitive market analysis of the United States shiitake mushroom marketplace. *Hor. Technology* 18(3): 489–499.
- [31] Hasegawa R.H., Kasuya M.C.M., Vanetti M.C.D. 2005. Growth and antibacterial activity of *Lentinula edodes* in liquid media supplemented with agricultural wastes. *Electronic J. Biotechnol.* 8(2): 212–217.
- [32] Hirasawa M., Shouji N., Neta T., Fukushima K., Takada K. 1999. Three kinds of bacterial substances from *Lentinus edodes* (BERK) SING. (Shiitake an edible mushroom). *Int. J. Antimicrob. Agents* 11: 151–157.
- [33] Hyde K.D., Bahkali A.H., Moslem M.A. 2010. Fungi – an unusual source for cosmetics. *Fungal Diversity* 43: 1–9.
- [34] Israilides C., Kletsas D., Arapoglou D., Philippoussis A., Pratsinis H., Erbingerova A., Hribalova V., Harding S.E. 2008. In vitro cytostatic and immunomodulatory properties of the medicinal mushroom *Lentinula edodes*. *Phytomedicine* 15: 512–519.
- [35] Jiang T., Wang Q., Xu S., Jahangir M.M., Ying T. 2010. Structure and composition changes in the cell wall in relation to texture of shiitake mushrooms (*Lentinula edodes*) stored in modified atmosphere packaging. *J. Sci. Food Agric.* 90: 742–749.
- [36] Kalbarczyk J., Radzki W., Sławińska A., Koc. W. 2007. Właściwości proszków grzybowych jako składnika konserw mięsno-grzybowych. *Nauka Przyroda Technologie* 1(4): 1–5.
- [37] Kalberer P. 2000. Carbon dioxide output during incubation and crop yield of the shiitake (*Lentinus edodes* (BERK.) SINGER) culture. *Gartenbauwissenschaft* 65(1): 17–21.
- [38] Kasuya M.C., Vanetti M.C., Manabe A. 2005. Shiitake log cultivation in Brazil. *Mushroom Growers' Handbook* 2: 61–66.
- [39] Kimmons T.E., Phillips M., Brauer D. 2010. Effects of management factors on the concentration of a high molecular weight polysaccharide fraction from log-grown shiitake mushrooms (*Lentinula edodes* (BERK.) PEGLER). *J. Agric. Food Chem.* 58: 4331–4335.
- [40] Kitzberger C.S.G., Smania A., Pedrosa R.C., Ferreira S.R.S. 2007. Antioxidant and antimicrobial activities of shiitake (*Lentinula edodes*) extracts obtained by organic solvents and supercritical fluids. *J. Food Eng.* 80: 631–638.
- [41] Kojima H., Akaki J., Nakajima S., Kamei K., Tamesada M. 2010. Structural analysis of glycogen-like polysaccharides having macrophage-activating activity in extracts of *Lentinula edodes* mycelia. *J. Nat. Med.* 64: 16–23.
- [42] Kwon H., Hobbs Ch. 2005. Nutritional and medicinal values of shiitake. *Mushroom Growers' Handbook* 2: 12–21.
- [43] Lee S., Bae H., Kim N., Hwang S. 2008. Optimization of growth conditions of *Lentinula edodes* mycelium on corn processing waste using response surface analysis. *J. Biosci. & Bioeng.* 105(2): 161–163.
- [44] Lin Z. 2005. Shiitake bag cultivation. Grass. *Mushroom Growers' Handbook* 2: 96–99.
- [45] Lopez C.J., Valencia N.R., Chang S.T. 2004. Cultivation of shiitake on coffee waste. *Mush. Sci.* 16: 307–311.
- [46] Lull C., Wichers H.J., Savelkoul H.F.J. 2005. Antiinflammatory and immunomodulating properties of fungal metabolites. *Mediators of Inflammation* 2: 63–80.
- [47] Mata G., Gaitan-Hernandez R., Perez-Merlo R., Ortega C. 2002. Improvement of shiitake spawn for culturing on pasteurised wheat straw. W: *Mushroom Biology and Mushroom Products*. Sanchez i in. (red.). UAEM: 303–309.
- [48] Mata G., Savoie J.M. 2005. Shiitake bag cultivation. Wheat straw. *Mushroom Growers' Handbook* 2: 105–109.
- [49] Mata G., Savoie J.M., Delpech P., Olivier J.M. 1998. Reduction of the incidence of *Trichoderma* spp. using substrate supplementation with peat and an alternative spawn drying cultivation of *Lentinula edodes* on pasteurised wheat straw. *Agronomie*: 18: 515–520.
- [50] Mattila P., Konko K., Eurola M., Pihlaja J.A., Astola J., Vahteristo L., Hietaniemi V., Kumpulainen J., Valtonen M., Piironen V. 2001. Contents of vitamins, mineral elements, and some phenolic compounds in cultivated mushrooms. *J. Agric. Food Chem.* 49: 2343–2348.
- [51] Mattila P., Suonpaa K., Piironen V. 2000. Functional properties of edible fungi. *Nutrition* 16(7/8): 694–696.
- [52] Mattila P., Vaananen S.P., Konko K., Aroy H., Jalava T. 2002. Basic composition and amino acid contents of mushrooms cultivated in Finland. *J. Agric. Food Chem.* 50: 6419–6422.
- [53] Minato K., Mizuno M., Terai H., Tsuchida H. 1999. Autolysis of lentinan, an antitumor polysaccharide, during storage of *Lentinus edodes*, shiitake mushroom. *J. Agric. Food Chem.* 47: 1530–1532.
- [54] Mizuno M., Minato K., Kawakami S., Tatsuoka S., Denpo Y., Tsuchida H. 2001. Contents of anti-tumor polysaccharides in certain mushrooms and their immunomodulating activities. *Food. Sci Technol. Res.* 7(1): 31–34.

- [55] Mizuno T. 1999. The extraction and development of antitumore-active poly-saccharides from medicinal mushrooms in Japan. *Int. J. Med. Mushrooms* 1: 9–30.
- [56] Moonmoon M., Shelly N.J., Khan Md.A., Uddin Md.N., Hossain K., Tania M., Ahmed S. 2011. Effects of different levels of wheat bran, rice bran and maize powder supplementation with saw dust on the production of shiitake mushroom (*Lentinus edodes* (BERK.) SINGER). *Saudi J. Biol. Sci.* (w druku).
- [57] Oei P. 1996. Mushroom cultivation (with emphasis on techniques for developing countries). Tool Pub., Leiden, Netherlands: 93–204.
- [58] Oei P. 2005. Small-scale mushroom cultivation. Agromisa Foundation and CTA, The Netherlands: 58–64.
- [59] Ozcelik E., Peksen A. 2007. Hazelnut husk as a substrate for the cultivation of shiitake mushroom (*Lentinula edodes*). *Bioresource Technol.* 98: 2652–2658.
- [60] Philippoussis A., Diamantopoulou P., Israilides C. 2007. Productivity of agricultural residues used for the cultivation of the medicinal fungus *Lentinula edodes*. *Int. Biodeterioration & Biodegradation* 59: 216–219.
- [61] Piccinin E., Piero R.M., Pascholati S.F. 2010. „Shiitake” (*Lentinula edodes*) mushroom reduces growth of plant pathogens and leaf spot severity in sorghum. *Summa Phytopathologica* 36(1): 68–72.
- [62] Queiroz E.C., Marino R.H., Eira A.F. 2004. Mineral supplementation and productivity of the shiitake mushroom on eucalyptus logs. *Sci. Agric.* (Piracicaba, Braz.) 61(3): 260–265.
- [63] Rajewska J., Bałasińska B. 2004. Związki biologicznie aktywne zawarte w grzybach jadalnych i ich korzystny wpływ na zdrowie człowieka. *Post. Hig. Med. Dośw.* 58: 352–357.
- [64] Ramkumar L., Thirunavukkarasu P., Ramanthan T. 2010. Development of improved technology for commercial production and preservation of shiitake mushroom (*Lentinus edodes*). *American-Eurasian J. Agric & Environ. Sci.* 7(4): 433–439.
- [65] Robaszekiewicz A., Bartosz G., Ławrynowicz M., Soszyński M. 2010. The role of polyphenols, β -carotene, and lycopene in the antioxidative action of the extracts of dried, edible mushrooms. *J. Nutr. Metab.* Article ID 173247.
- [66] Royse D.J. 1996. Yield stimulation of shiitake by millet supplementation of wood chip substrate. W: *Mushroom Biology and Mushroom Products*. Royse, D.J. (red.). Penn. State Univ. Pub.: 277–283.
- [67] Royse D.J. 2009. Cultivation of shiitake on natural and synthetic logs. Penn. State Univ. Pub.: 12 ss.
- [68] Royse D.J., Sanchez J.E. 2007. Ground wheat straw as a substitute for portions of oak wood chips used in shiitake (*Lentinula edodes*) substrate formulae. *Bioresource Technol.* 98: 2137–2141.
- [69] Royse D.J., Sanchez-Vazquez J.E. 2003. Influence of precipitated calcium carbonate (CaCO_3) on shiitake (*Lentinula edodes*) yield and mushroom size. *Bioresource Technol.* 90: 225–228.
- [70] Sabota C. 1996. Strain of shiitake mushroom [*Lentinula edodes* (BERK.) PEGLER] and wood species affect the yield of shiitake mushroom. *HortTechnol.* 6(4): 388–393.
- [71] Sadler M. 2003. Nutritional properties of edible fungi. *Nutrition Bulletin* 28(3): 305–308.
- [72] Salmones D., Mata G., Ramos L.M., Waliszewski K.N. 1999. Cultivation of shiitake mushroom, *Lentinula edode*, in several lignocellulosic materials originating from subtropics. *Agronomie* 19(1): 13–19.
- [73] Sanchez C. 2004. Modern aspects of mushroom culture technology. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 64: 756–762.
- [74] Savoie J.M., Delpech P., Billette C., Mata G. 2000. Inoculum adaptation changes the outcome of the competition between *Lentinula edodes* and *Trichoderma* spp. during shiitake cultivation on pasteurized wheat straw. *Mush. Sci.* 15: 667–674.
- [75] Savoie J.M., Mata G. 1999. The antagonistic action of *Trichoderma* sp. hyphae to *Lentinula edodes* hyphae changes lignocellulolytic activities during cultivation in wheat straw. *World J. Microbiol & Biotechnol.* 15: 369–373.
- [76] Shen Q., Liu P., Wang X., Royse D.J. 2008. Effects of substrate moisture content, log weight and filter porosity on shiitake (*Lentinula edodes*) yield. *Bioresource Technol.* 99: 8212–8216.
- [77] Shiomi H.F., Minhoni M.T.A., Machado J.O., Filho A.C. 2007. Thermal and mechanical shocks affecting the first flush of production of *Lentinula edodes* on *Eucalyptus saligna* logs. *Braz. J. Microbiol.* 38: 200–203.
- [78] Shulga O.V. 2005. In vitro studies on interactions between strains of *Trichoderma* spp. and *Lentimus edodes* (BERK.) SINGER mycelium. *Int. J. Med. Mush.* 7(3): 463–464.
- [79] Silva R.F., Pascholati S.F., Bedendo I.P. 2008. Induction of resistance in eggplants by *Lentinula edodes* and *Agaricus blazei* against *Ralstonia solanacearum*: biochemical aspects and vegetable biomass. *Summa Phytopathologica* 34(2): 137–144.
- [80] Siwulski M. 1999. Porównanie plonowania kilku odmian produkcyjnych twardziaka shiitake. *Mat. Ogólnopol. Symp. „Grzyby – technologia uprawy i przetwarzanie”, 15 września, Poznań: 103–111.*

- [81] Siwulski M. 2005. Wpływ niektórych czynników na wzrost grzybni i plonowanie twardziaka jadalnego *Lentinula edodes* (BERK.) PEGLER. *Roczn. AR w Poznaniu* 358. Rozprawy naukowe: 83 ss.
- [82] Siwulski M., Czerwińska-Nowak A., Sobieralski K. 2007. Biologia i uprawa twardziaka jadalnego shiitake. PWRiL Poznań: 224 ss.
- [83] Siwulski M., Sobieralski K. 2000. Porównanie plonowania wybranych odmian produkcyjnych i krzyżówek twardziaka shiitake (*Lentinus edodes* BERK. SING.). *Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska* 8: 465–469.
- [84] Siwulski M., Sobieralski K. 2009. Comparison of the mycelium growth of selected strains and crossbred cultures of *Lentinula edodes* (BERK.) SING. cultivated on different substrates. *Herba Polonica* 55(3): 273–277.
- [85] Siwulski M., Sobieralski K., Mańkowski J. 2010. Comparison of mycelium growth of selected species of cultivated mushrooms on textile industry waste. *Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus* 9(3): 37–43.
- [86] Siwulski M., Sobieralski K., Wojniłowicz M. 2009. Porównanie wzrostu grzybni i plonowania wybranych kultur krzyżówkowych twardziaka jadalnego *Lentinula edodes* (BERK.) SING. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 539: 657–662.
- [87] Sobieralski K., Siwulski M., Grzebielucha I. 2006. Porównanie wzrostu grzybni odmian oraz krzyżówek twardziaka jadalnego *Lentinula edodes* (BERK.) PEGLER. *Folia Hort. Supl.* 2: 152–157.
- [88] Sobieralski K., Siwulski M., Grzebielucha I. 2006. Porównanie plonowania grzybni odmian oraz krzyżówek twardziaka jadalnego *Lentinula edodes* (BERK.) PEGLER. *Folia Hort. Supl.* 2: 158–161.
- [89] Sobieralski K., Siwulski M., Grzebielucha I. 2007. The comparison of morphological features, weight and dry matter content in carpophores of strains and crossbred cultures of shiitake (*Lentinula edodes* (BERK.) PEGLER. *Nauka Przyroda Technol.* 1(3) #41: 8 ss.
- [90] Sobieralski K., Siwulski M., Sas-Golak I. 2007. Morphological variability of carpophores of crossbred cultures of the *Lentinula edodes* (BERK.) PEGLER. W: Spontaneous and induced variation for the genetic improvement of horticultural crops. P. Nowaczyk (red.). Univ. Technol. & Life Sci. in Bydgoszcz: 347–351.
- [91] Stamets P. 2000. Growing gourmet and medicinal mushrooms. Ten Speed Press, Berkeley: 574 ss.
- [92] Tamura R. 1997. Effect of lentinan on abnormal ingestive behaviors induced by tumor necrosis factor. *Physiol. Behav.* 61(3): 399–410.
- [93] Tokimoto K. 2005. Shiitake log cultivation. *Mushroom Growers' Handbook* 2: 46–60.
- [94] Wani B.A., Bodha R.H., Wani A.H. 2010. Nutritional and medicinal importance of mushrooms. *J. Med. Plants Res.* 4(24): 2598–2604.
- [95] Wasser S.P. 2002. Nutraceuticals and bio pharmaceuticals from edible and medicinal mushrooms. *Int. J. Med. Mush.* 8: 1–17.
- [96] Wasser S.P. 2002. Medicinal mushrooms as a source of antitumor and immunomodulating polysaccharides. *J. Appl. Microbiol. Biotechnol.* 60: 258–274.
- [97] Wasser S.P. 2005. Shiitake (*Lentinus edodes*). W: Encyclopedia of dietary supplements. Dekker M. (red.). Inc. New York: 653–664.
- [98] Wasser S.P. 2011. Current findings, future trends, and unsolved problems in studies of medicinal mushrooms. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 89: 1323–1332.
- [99] Wasser S.P., Weis A. 1999. Therapeutic effects of substances occurring in higher *Basidiomycetes* mushrooms: a modern perspective. *Critical Rev. Immunol.* 19: 65–96.
- [100] Ważny J. 1999. Polsko-australijskie doświadczenia nad uprawą *Lentinus edodes* (shiitake). Mat. Ogólnopol. Symp. „Grzyby – technologia uprawy i przetwarzanie”, 15 września, Poznań: 112–119.
- [101] Wei S., Van Griensven L.J.L.D. 2008. Pro- and Antioxidative properties of medicinal mushroom extracts. *Int. J. Med. Mushrooms* 10(4): 315–324.
- [102] Woźniak W., Pelowska A., Gapiński M. 2003. Wpływ dodatku do podłoża uprawowego wyłoków z nasion wiesiołka, rzepaku oraz dyni na poziom białka rozpuszczalnego w grzybach shiitake. *Folia Horticulturariae Sup.* nr 1: 325–327
- [103] Yamanaka K. 2011. Mushroom cultivation in Japan. *WSMBMP Bulletin* 4: 1–10.
- [104] Zaidman B.-Z., Yassin M., Mahajna J., Wasser S.P. 2005. Medicinal mushroom modulators of molecular targets as cancer therapeutics. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 67: 453–468.
- [105] Zhang L., Li X., Xu X., Zeng F. 2005. Correlation between antitumor activity, molecular weight, and conformation of letinan. *Carbohydrate Res.* 340: 1515–1521.
- [106] Zhang Y., Li S., Wang X., Zhang L., Cheung P.C.K. 2011. Advances in lentinan: Isolation, structure, chain conformation and bioactives. *Food Hydrocolloids* 25: 196–206.

Biology, nutritional properties and cultivation of shiitake *Lentinula edodes* (BERK.) SING.

Key words: shiitake, medicinal properties, growth conditions, cultivation

Summary

Lentinula edodes commonly known as shiitake is an edible mushroom of culinary delight and medicinal benefits. Health promoting activities of shiitake have been verified and proved in many studies. Shiitake mushroom is now arousing interest worldwide. In European countries raw forms are preferred and this is a good prognosis for shiitake cultivation in Poland. The possibility of using agro-industrial waste materials in shiitake cultivation makes researchers and growers intensively looking for inexpensive, locally available substrate materials. Further studies are needed to establish proper recommendations for an intensive large-scale shiitake cultivation in our country.

Wpływ podwyższonego poziomu dwutlenku węgla w atmosferze na owady i roztocze związane z roślinami i przechowalnicami

Jan Boczek

*Katedra Entomologii Stosowanej SGGW
ul. Nowoursynowska 166, 02-787 Warszawa*

Wstęp

Zmieniający się klimat, a więc temperatura, wilgotność i opady, powietrze i jego prądy, zmieniają florę i faunę całych regionów i ekosystemy oraz zaburzają równowagę ekologiczną. Zmiany zespołów roślinnych w dużym stopniu wpływają także na owady i roztocze. Wylesianie, spalanie ropy i gazu dramatycznie zwiększają ilość dwutlenku węgla w atmosferze. W czasie ostatnich 150 lat, przemysłowej rewolucji, temperatura na ziemi wzrosła o 0,8°C, a zawartość CO₂ w atmosferze o 32%, z 280 do 380 ppm. Niski poziom, 280 ppm, pozostawał na ziemi przez co najmniej 600 000 lat. Perspektywy na najbliższy okres są groźne. Do 2050 roku przewidywany jest wzrost stężenia CO₂ do 550, a w 2100 do 700 ppm. Ogromny rozwój przemysłu, zwłaszcza w Indiach, Chinach i Brazylii może nawet przyspieszyć te prognozy [9].

Badacze amerykańscy badali ponad 5000 liści z paleocenu-eocenu (58 milionów lat temu) i stwierdzili, że poziom CO₂ był wtedy podobnie wysoki jak obecnie. Temperatura powietrza była wyższa. Stwierdzali intensywniejszy wzrost liści, które były twardsze w porównaniu z liśćmi obecnych roślin, miały niższą zawartość białek i były intensywniej uszkodzane przez fitofagi. Wraz ze wzrostem temperatury otoczenia asortyment typów uszkodzeń i fitofagów był liczniejszy [10].

Wpływ na rośliny i fitofagi

Podwyższenie poziomu CO₂ w powietrzu ogólnie korzystnie wpływa na fotosyntezę roślin różnych gatunków i ich produktywność. Intensywność fotosyntezy początkowo rośnie, jednak przy dalszym wzroście CO₂ może spadać. Równocześnie może obniżyć się intensywność oddychania ciemniowego i fotorespiracji. Zaobserwowano spadek azotu ogólnego i wzrost stosunku węgla do azotu oraz poziomu

węglowodanów. Takie zmiany mogą jednak dotyczyć tylko niektórych organów roślin – np. liści czy korzeni: wydłużania korzeni i wzrostu świeżej i suchej masy korzeni oraz liści i pędów – przyczyniając się często do poprawy i zwiększenia plonów roślin uprawnych [9].

Wysoki poziom CO_2 w powietrzu wpływa na wielkość opadów, a w związku z tym następuje obniżenie wilgotności gleb i susze, konkurencyjność roślin i bioróżnorodność. Zalewanie niżej położonych rejonów może skutkować przemieszczaniem się zasiedlających je organizmów w wyższe rejony. Tam inne będą stężenia składników powietrza i to może ograniczać występowanie niektórych grup owadów i roztoczy-fitofagów (np. czerwców, przedziorków), a innym – sprzyjać (mszyce) [9].

Podwyższona temperatura i poziom CO_2 działają łącznie i wywierają kompleksowy wpływ na rośliny, który może być zróżnicowany nawet w obrębie odmian tego samego gatunku. Poziom fotosyntezy zależy jednak od wielu czynników, zwłaszcza gatunku rośliny i warunków środowiska. Wykazano, że w przypadku korzystnej temperatury i wilgotności oraz zwiększonego stężenia CO_2 plon wzrastał nawet o 30%. Przy wyższej temperaturze i wilgotności oraz ograniczonej ilości wody zwiększony plon nie rekompensował jednak poniesionych kosztów doświadczenia. Przy temperaturze ponad 30°C plon kukurydzy i soi zawsze wtedy spadał. Tak wysokie temperatury notowano ostatnio w wielu krajach. Korzystny wpływ zwiększonego stężenia CO_2 uwidaczniał się lepiej w chłodniejszym klimacie, na północnej półkuli. To równocześnie wskazuje na konieczność hodowli nowych odmian, lepiej dopasowanych do nowych warunków: uprawy odporne na susze i upały, ale korzystnie reagujące na wyższe stężenie CO_2 [1].

Rośliny typu C_3 stawały się w atmosferze podwyższonego CO_2 bardziej konkurencyjne od roślin C_4 . Wzrost poziomu CO_2 wpływał pozytywnie na rośliny typu C_3 , a negatywnie na żerowanie fitofagów. Rośliny typu C_4 słabiej reagowały na wzrost CO_2 oraz na żerowanie fitofagów. Wskutek tego następowały zmiany we florze, nawet z konieczną zmianą asortymentu niektórych roślin uprawnych i pojawem innych gatunków chwastów, a tym samym zmienionej bioróżnorodności. To nie może nie mieć wpływu na faunę stawonogów żerujących na tych roślinach [7].

Wszystko to powoduje zmiany w relacjach między fitofagami a roślinami, wpływając na rozmnażanie, rozprzestrzenienie i zachowanie się zwierząt związanych z roślinami [11, 18, 21, 22, 28, 30].

Fitofagi, żerując na liściach roślin, których skład zmienił się dla nich niekorzystnie w wyniku zmian metabolizmu związanych z podwyższonym stężeniem CO_2 , muszą żerować intensywniej, dłużej i zjadać takich liści więcej, aby pobrać np. wymaganą ilość związków azotowych. W niektórych przypadkach obserwowano, że larwy owadów, żerując na roślinach rosnących w atmosferze zwiększonego poziomu CO_2 , a więc zawierające mniej związków azotowych, zjadały nawet o 80% więcej takiego pokarmu. Dotyczy to zwłaszcza larw, które potrzebują dużo związków azotowych do swojego rozwoju. Wtedy dłużej się rozwijają i wykazują większą śmiertelność. Do-

rosłe mogą się zadowalać liśćmi ze zmniejszoną ilością azotu. Nie zawsze jednak zwiększone stężenie CO₂ powoduje w roślinach zmiany ograniczające rozwój żerujących na nich fitofagów [9].

DeLucia [12] porównywał stopień żerowania i uszkodzeń liści soi przez chrząszcze, gąsienice motyli i mszyce na roślinach rosnących w atmosferze podwyższonego stężenia CO₂. Stwierdził, że uszkodzenia powodowane przez owady o aparacie gębowym gryzącym na tych roślinach były nie tylko większe, ale takie rośliny wabiły więcej chrząszczy, motyli i mszyc. Ponadto chrząszcze, żerując na takich roślinach żyły dłużej, składały więcej jaj i produkowały więcej potomstwa. Wydawało się to dziwne, gdyż do produkcji liczniejszego potomstwa potrzebna była większa ilość związków azotowych. Ciężar takich larw był pozytywnie skorelowany ze stężeniem azotu, a ilość zjedzonego pożywienia była negatywnie skorelowana ze stężeniem azotu w liściach. Istnieje możliwość, że owady miały obniżoną zdolność trawienia przyjmowanego pokarmu, w związku z czym pobierały go więcej [14].

Jeśli owad czy roztoczek żeruje na roślinie, roślina się broni produkując hormon, kwas jasmonowy, który prowadzi do szeregu reakcji chemicznych w kierunku obrony, zwykle do produkcji wysokiego poziomu inhibitora proteazy. Hamowanie aktywności proteaz w przewodzie pokarmowym owada utrudnia trawienie białek i przyswajanie pokarmu. Okazało się, że liście rosnące w atmosferze o wysokim poziomie CO₂ tracą zdolność produkowania kwasu jasmonowego i w ten sposób tracą zdolności obronne. Opisane powyżej zwiększenie zawartości węglowodanów w liściach roślin poddanych działaniu podwyższonego stężenia CO₂ i brak odporności prowadzą do tego, że imagines żerują i żyją dłużej oraz produkują liczniejsze potomstwo.

Podobne badania prowadzili Awmack i Harrington [3] na fasoli, grochu i ziemniakach rosnących w warunkach naturalnych i w podwyższonym stężeniu CO₂. Autorzy porównywali uszkodzenia powodowane przez mszyce. Podwyższony poziom CO₂ powodował, że pojedyncza mszyca grochowa i jej potomstwo w ciągu 20 dni obniżała liczbę kwiatów rośliny grochu o 73% w stosunku do rośliny rosnącej w normalnej atmosferze. Pojedyncza kolonia mszycy ziemniaczanej na roślinie rosnącej w atmosferze podwyższonego CO₂ powodowała natomiast skracanie pędów i obniżała ciężar korzeni o około 19% oraz spadek liczby kwiatów ziemniaka o 60%. Równocześnie jednak autorzy stwierdzili, że na skutek mniej korzystnych dla mszyc zawartości związków azotowych w roślinach, ten podwyższony poziom CO₂ nie wpływał na ich liczebność.

Heagle i in. [17] porównywali żerowanie przędziorka chmielowca na białej koniczynie w atmosferze zwiększonego poziomu CO₂ z żerowaniem tego szkodnika w atmosferze o normalnym składzie. Następował liniowy wzrost rośliny, stężenia węglowodanów, a spadek całkowitego azotu w liściach. Stwierdzono zwiększenie namnażania przędziorka, proporcjonalnie do poziomu niestrukturalnych węglowodanów, a spadek proporcjonalnie do poziomu azotu.

Heagle [16] porównywał żerowanie wciornastka na białej koniczynie przy zwiększonym poziomie CO₂ z żerowaniem tego szkodnika w normalnej atmosferze. Stwierdził wtedy o 15% intensywniejsze żerowanie na roślinach rosnących przy wysokim stężeniu CO₂. Podobne wyniki uzyskali Hughes i Bazzaz [18] z żerowaniem tego szkodnika na trojeści. Wzrost CO₂ powodował także intensywniejsze żerowanie szkodników na wiązie, chociaż w liściach nie stwierdzono różnic w poziomie azotu, stosunku C:N, skrobi, cukru lub związków fenolowych [23].

Zjadając więcej pożywienia fitofag pobiera równocześnie więcej substancji obronnych rośliny, rozpuszczalnych związków fenolowych, zwłaszcza garbników. Związki te często mają silny negatywny wpływ na różne gatunki fitofagów [29].

Bezpośredni wpływ podwyższonego poziomu CO₂ na owady i roztocze

Nie stwierdzono dotychczas bezpośredniego wpływu nieco podwyższonego poziomu CO₂ na wzrost i rozwój stawonogów. Stwierdzono natomiast, że fitofagi mogą znajdować swoje rośliny żywicielskie dzięki małym różnicom w poziomie CO₂ w otoczeniu takich roślin. Chrząszcz *Diabrotica virgifera* LE CONTE wykorzystywał różnice w poziomie CO₂ w glebie do znalezienia korzeni kukurydzy [8]. Podwyższony poziom CO₂ w powietrzu redukował reakcję niektórych gatunków mszyc na feromony alarmu, dzięki czemu stawały się bardziej wrażliwe na atak wrogów naturalnych [4]. Dawki CO₂ rzędu 0,2% zastosowane w szklarni powodowały wysoką śmiertelność przędziorków po 5–7 godzinach, natomiast stężenie 1% zastosowane przez 3 godziny nie dawało pełnego efektu. Rośliny jednak wtedy cierpiały, stawały się bladezielone.

Dwutlenek węgla wykorzystuje się niekiedy do zabijania różnych zwierząt, także owadów i roztoczy (np. w laboratorium mikrobiologicznym, w przechowalniach produktów). W tym celu jednak jego stężenie musi sięgać kilkudziesięciu procent (40–50) najlepiej z równoczesnym obniżeniem w środowisku poziomu tlenu lub nasycenia azotem. Wrażliwość różnych gatunków i stadiów rozwojowych jest bardzo zróżnicowana. W przypadku owadów, szkodników przechowalni, stwierdzono duże różnice, jednak równocześnie zależało to także bardzo od temperatury. Owady mają zdolność gromadzenia w organizmie dużych ilości tlenu. Wołek zbożowy traktowany CO₂ po trzech pokoleniach wykazywał odporność [26].

Roztocze są bardziej odporne od owadów na CO₂ i większość insektycydów. Navarro i in. [25] uzyskiwali pełną śmiertelność rozkruszka mącznego w atmosferze 10% CO₂ w azocie w temperaturze 15°C i 75% wilgotności po 7 dniach, a w 30% CO₂ po 96 godzinach. Shengh i in. [35] stosowali fosforek aluminium (75%) wraz z CO₂ (90 g · m⁻³) w temperaturach 19–28°C i uzyskiwali pełną skuteczność zwalczania roztoczy w mące po 15 dniach. Eppenhuijsen i Koolaard [13] natomiast uzyskiwali

100% śmiertelność rozkruszka drobnego i wciornastka tytoniowego w laboratorium kultur tkankowych stosując mrówczan etylu lub 65% CO₂. Newton [27] uzyskiwał 100% zwalczanie wołka ryżowego, trojszyka i rozkruszków stosując 60% CO₂ w temperaturze 20°C odpowiednio po: 7 i 14 dniach.

Człowiek przy stężeniu CO₂ w powietrzu 0,1% staje się senny, bardzo cierpi już przy stężeniu CO₂ 4%, a przy stężeniu 8% następuje utrata przytomności już po kilku minutach [2].

Wpływ podwyższonego poziomu CO₂ na wrogów naturalnych zmieniający się przy podwyższonym poziomie CO₂ pokarm roślinny ma także wpływ na wrogów naturalnych fitofagów – pasożyty i drapieżce. Fitofag żerujący na roślinie bogatej w substancje odżywcze produkuje stosunkowo duże jaja, larwy wyrastają do większych wymiarów co korzystnie wpływa na rozwijające się w nich parazytoidy. Wzrasta także płodność parazytoida wylęgłego z dużej larwy czy jaja fitofaga, a więc wzrasta populacja parazytoida. Taki fitofag staje się także bardziej wrażliwy na spasożytywanie [5]. Samice kruszynek składały różną liczbę jaj w zależności od wielkości jaja fitofaga, które atakowały. W większych jajach było zawsze więcej jaj niż w jajach mniejszych [24]. Obniżona zawartość substancji odżywczych, zwłaszcza azotu w roślinie może także obniżyć obronę fitofaga przed spasożytowaniem, gdyż zawarte w fitofagu stymulanty, zwłaszcza specyficzne aminokwasy, mogą wpływać na stopień jego porażenia. Ich zawartość może z kolei zależeć od poziomu azotu w roślinie [6, 32, 33].

Zmiany w biochemii rośliny rosnącej w atmosferze podwyższonego stężenia CO₂ mogą mieć także wpływ na poziom i skład kairomonów wabiących drapieżcę czy pasożyta do takiej rośliny. To może wpływać na możliwość znalezienia gospodarza, fitofaga i decydować o rozmnażaniu i efektywności czynnika walki biologicznej [15].

Także przeżywalność wrogów naturalnych może być uzależniona od poziomu CO₂. Według Roth i Lindroth [34] śmiertelność parazytoidów wzrastała przy podwyższonym CO₂. Na podstawie tego autorzy wnoszą, że rola wrogów naturalnych w przyszłości, przy wzrastającym poziomie CO₂, będzie raczej maleć. Można jednak w literaturze znaleźć także opinie odwrotne. Konieczne są dalsze, różnorakie badania z tego zakresu.

Jak już wspomniano wyżej, podwyższony poziom CO₂ może prowadzić do podwyższenia temperatury otoczenia, a wtedy wpływ CO₂ może dotyczyć obu poziomów troficznych, zarówno fitofaga jak i jego wrogów naturalnych, ich liczebności i dynamiki populacji. To jednak zawsze będzie zależeć także od określonych układów troficznych, w których skład wchodzi różne gatunki stawonogów. Ponieważ te zmiany w poziomie CO₂ będą najprawdopodobniej trwać przez wieki, będzie to istotny czynnik w ewolucji gatunków tych stawonogów [31].

Wpływ zmieniającego się poziomu CO₂ na rolnictwo

Główne straty w światowym rolnictwie wynikają z wpływu klimatu na uprawy. Niektórzy oceniają, że sam wzrost stężenia CO₂ spowoduje w krajach Azji, Afryki i Południowej Ameryki w najbliższych dziesięcioleciach spadek plonów o 4–10%. Straty we wschodniej i południowej Australii oraz wschodniej Nowej Zelandii będą głównie skutkiem suszy. Wzrost plonów przewiduje się tylko dla Północnej Europy. Straty te będą większe w krajach o cieplejszym klimacie, różne mogą być dla różnych gatunków roślin uprawnych [11, 20].

Wnioski

Większość gatunków owadów i liczne roztocze są związane z roślinami. Morfologia, budowa anatomiczna, a zwłaszcza skład chemiczny rośliny wpływają na te stowonogi bezpośrednio lub pośrednio. Cechy te decydują o płodności, przeżywalności i dynamice populacji fitofagów i ich wrogów naturalnych. Zwiększający się w ostatnim okresie poziom CO₂ ma wpływ na wszystkie trzy troficzne poziomy: rośliny, fitofagi i ich wrogów naturalnych. W wyniku działania podwyższonego stężenia CO₂ może zwiększać się produkcja roślinna, ale równocześnie częste jest twardnienie tkanek roślinnych, obniża się w roślinach ilość azotu, zwiększa się stosunek C : N, co prowadzi do wydłużenia czasu rozwoju larw i zwiększonej śmiertelności fitofagów. Owady i roztocze adaptują się do tych nowych warunków, jednak następują zmiany w długości rozwoju ich pokolenia, długości okresu diapauzy, liczby pokoleń w sezonie, czy rozprzestrzenieniu gatunków. Niektóre nieprzystosowane gatunki stawonogów mogą ginąć. Dwutlenek węgla wpływa także na zachowanie, efektywność i liczebność parazytoidów i drapieżców, gdyż zmienione rośliny mogą dla nich być mniej atrakcyjne. To może prowadzić do obniżania ich efektywności działania w stosunku do ofiary. W sumie produkcja roślinna często wzrasta, tym bardziej, że ze wzrostem stężenia CO₂ następuje wzrost temperatury. Relacje te są jednak wieloczynnikowe i skomplikowane, trudne do jednoznacznych prognoz i ocen, i różne dla różnych rejonów i gatunków upraw.

Ewentualny wzrost plonów w niektórych rejonach na skutek zmian klimatu, ocieplania się, zwiększenia stężenia CO₂ nie rozwiąże jednak niedoborów żywności na świecie, zwłaszcza jeśli pod koniec wieku będzie nas 10 miliardów. Konieczne będzie podwojenie produkcji żywności. Wprawdzie to się wcześniej udawało („zielona rewolucja”), ale tym razem będzie to już bardzo trudne.

Literatura

- [1] Ahmed F.E., A. Hall A.E., Madore M.A. 1993. Interactive effects of high temperature and elevated carbon dioxide concentration on cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Plant Cell and Environment* 16: 835–842.
- [2] Anonym FAO. 2008. Can CO₂ kill insects and garden pests?. <<http://www.co2meter.com/blogs/news>>.

- [3] Awmack C.S., Harrington R. 2000. Elevated CO₂ affects the interactions between aphid pests and host plant flowering. *Agric. Forest Entomol.* 2: 57–61.
- [4] Awmack C.S., Woodcock C.M., Harrington R. 1997. Climate change may increase vulnerability of aphids to natural enemies. *Ecol. Entomol.* 22: 366–368.
- [5] Bai B.R., Luck R.F., Foraster L., Stephens B.J., Janssen J.A.M. 1992. The effect of host size on quality attributes of the egg parasitoid *Trichogramma praetiosum*. *Ent. Exp. Appl.* 64: 37–48.
- [6] Barrett M., Schmidt J.M. 1991. A comparison between the amino acid composition of an egg parasitoid wasp and some of its hosts. *Ent. Exp. Appl.* 59: 29–42.
- [7] Bazzaz F.A., Fajer E.D. 1992. Plant life in a carbon dioxide rich world. *Scient. Am.* 266: 68–74.
- [8] Bernklau E.J., L.B., Biostad L.B. 1998. Behavioral responses of first instar of western corn rootworm (*Coleoptera, Chrysomelidae*) to carbon dioxide in a glass bead bioassay. *J. Econ. Entomol.* 91: 444–456.
- [9] Coviella C.E., Trumble J.T. 1999. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. *Conserv. Biol.* 13(4): 700–712.
- [10] Currano E.D. 2008. Ancient leaves point to climate change effect on insects. PNAS for the week of February 11, 2008: 2 ss.
- [11] Deka S., Byesh K., Kumar U., Chondbary R. 2009. Climate change and impacts on crop pests. – a critique. ISPRS Archives XXXVIII-8/W3 Workshop Proc.: Impact of climate change on agriculture: 147–151.
- [12] DeLucia E. 2008. Insects take a bigger bite out of plants in a higher carbon dioxide world. *Science News*, Mar. 25: 2 ss.
- [13] Epenhuijsen C.W., Koolard J.P. 2004. Effective aerosol treatment of mould mites and onion thrips in tissue culture. *N. Zealand Plant Prot.* 57: 202–208.
- [14] Fayer E.D. 1989. The effects of enriched carbon dioxide atmospheres on plant-insect herbivory interactions: growth responses of larvae of the specialist butterfly *Junonia coenta* (*Lepidoptera: Nymphalidae*). *Oecologia* (Berlin) 81: 514–520.
- [15] Hare J.D., Luck R.F. 1994. Environment variation in physical and chemical cues used by the parasitic wasp *Aphytis melinus*, for host recognition. *Ent. Exp. Appl.* 72: 97–108.
- [16] Heagle A.S. 2003. Influence of elevated carbon dioxide on interactions between *Frankliniella occidentalis* and *Trifolium repens*. *Environm. Entomol.* 32: 421–424.
- [17] Heagle A.S., Burns J.C., Fischer D.S., Miller J.E. 2002. Effect of carbon dioxide enrichment on leaf chemistry and reproduction by twospotted spider mites (*Acari: Tetranychidae*) on white clover. *Environm. Entomol.* 31(4): 594–601.
- [18] Hughes L., Bazzaz F.A. 1997. Effect of elevated CO₂ on interactions between western flowerthrips *Frankliniella occidentalis* (*Thysanoptera, Thripidae*) and the common milkweed, *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 109: 286–290.
- [19] Johnson R.H., Lincoln D.E. 1990. Sagebrush and grasshopper responses to atmospheric carbon dioxide concentration. *Oecologia* 84: 103–110.
- [20] Kashyapi A., Hage A.P., Kulkarni D.A. 2009. Impact of climate change on world agriculture. ISPRS Archives XXXVIII-8/W3. Workshop Proc.: Impact of climate change on agriculture: 89–98.
- [21] Lavola A., Julkunen-Tiitto R. 1994. The effect of elevated carbon dioxide and fertilization on primary and secondary metabolites in birch *Betula pendula* (ROTH). *Oecologia* 99: 315–321.
- [22] Lavola A., Julkunen-Tiitto R., Roininen H., Aphalo P. 1998. Host-plant preference of an insect herbivore mediated by UV-B and CO₂ in relation to plant secondary metabolites. *Biochemical Systematics and Ecology* 26: 1–12.
- [23] Mohan J.E., Clark J.S., Schlesinger W.H. 2007. Long-term enrichment of a forest ecosystem: implications for forest regeneration and succession. *Ecol. Appl.* 17(4): 1198–1212.
- [24] Murdoch W.W., Briggs C.J., Nisbet R.M. 1997. Dynamical effects of host size and parasitoid-state dependent attacks by parasitoids. *J. Anim. Ecol.* 66: 542–556.
- [25] Navarro S., Lider O., Gerson U. 1985. Response of adults of the grain mite, *Acarus siro* L. to modified atmospheres. *J. Agric. Entomol.* 2: 61–68.
- [26] Navarro S., Finkelman S., Sabio G., Isikber A.R., Dias R., Rindner M., Azrieli A. 2002. Quarantine treatment of storage insect pests under vacuum or CO₂ in transportable systems. Proc. Int. Conf. Altern. methyl Bromide: 130–134.
- [27] Newton J. 1993. Carbon dioxide as a fumigant to replace methyl bromide in the control of insects and mites damaging stored products and artefacts. Proc. 1st Conf. Urban Pests: 1–13.
- [28] Parmesan C. 1996. Climate and species range. *Nature* 382: 765–766.

- [29] Penuelas J., Estiarte M. 1998. Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function?. *Trends of Ecology and Evolution* 13: 20–24.
- [30] Pimm S.L., Russel G.J., Gittleman J.L, Brooks T.M. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 341–350.
- [31] Price P.W., Bouton C.E., Gross P., McPherson B.A, Thompson J.N., Weis A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. System.* 11: 41–65.
- [32] Rao M.S., Srinivas K.S.M., Vanaja M., Rao B., Venkatesvarlu G., Ramakrishna Y.S. 2009. Host plant (*Ricinus communis* LINN.) mediated effects of elevated CO₂ on growth performance of two insect folivores. *Current Sci.* 97(7): 1047–1056.
- [33] Ramakrishna Y.S. 2009. Host plant (*Ricinus communis* L.) mediated effects of elevated CO₂ on growth performance of two insect folivores. *Current Sci.* 97(7): 1047–1051.
- [34] Roth S.K., Lindroth R.I. 1995. Elevated atmospheric CO₂ effects on phytochemistry, insect performance and insect parasitoid interactions. *Global Change Biol.* 1: 173–182.
- [35] Shengh J., Zhengming Z., Junsheng Q. 1999. The use of phosphine fumigation in combination with carbon dioxide for control of mites in stored food. *Proc.7th Work. Conf. Stor. Prod. Prot.* 1: 496–498.

Elevated atmospheric CO₂ effects on phytochemistry, pest performance and pest-parasitoid interactions

Key words: phytochemistry, carbon dioxide, insect and mite pests, parasitoids, storage pests

Summary

In the enriched carbon dioxide atmosphere herbivorous insects and mites will confront less nutritious host plants. As an effect pest status of some pests and their population dynamics will change. Highly species-specific and specific to each pest-plant system effects will occur. Such changes through alteration of photosynthesis rates, plant species composition, and ultimately plant competitive ability will influence biodiversity. There is considerable evidence that the fitness of herbivorous arthropods varies with the quality of their diet and the dietary differences have corresponding effects on their parasitoids, including endoparasitoids.

For centuries, agriculturalists have used carbon dioxide to kill pests in sealed vegetable, grain and fruit storage containers. Some pests, however, are much more tolerant to high levels of CO₂ than others.

Podziękowanie

Bardzo dziękuję Prof. Annie Tomczyk za liczne uwagi i dużą pomoc przy przygotowaniu tekstu.

Białka glutenowe i ich wpływ na jakość wypiekową pszenicy

Monika Langner, Bolesław P. Salmanowicz

*Instytut Genetyki Roślin PAN
ul. Strzeszyńska 34, 60-479 Poznań
e-mail: mlan@igr.poznan.pl*

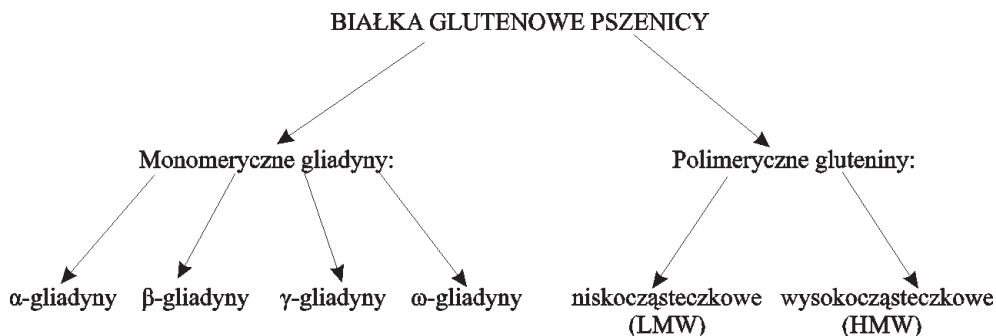
Słowa kluczowe: pszenica, białka glutenowe, HMW – podjednostki gluteninowe, jakość wypiekowa

Wprowadzenie

Wartość wypiekowa pszenicy w dużym stopniu zależy od kompleksu białek zapasowych (glutenin i gliadyn) wchodzących w skład glutenu. Szczególną rolę w wytwarzaniu pieczywa i jego jakości przypisuje się właściwościom fizykochemicznym białek gluteninowych. Obecność tej frakcji białek, jej skład i udział ilościowy w znacznym stopniu wpływa na jakość mąki pszennej, a tym samym na właściwości reologiczne (siłę, rozciągliwość) ciasta pszennego. Rozróżnianie i charakterystyka poszczególnych wysokocząsteczkowych (HMW) i niskocząsteczkowych (LMW) podjednostek gluteninowych odgrywa istotną rolę w ocenie wartości wypiekowej pszenicy. Znajomość składu jakościowego i udziału ilościowego poszczególnych podjednostek gluteninowych w ziarnie pszenicy stanowi cenną wskazówkę dla hodowców, pozwalającą dokonać wyboru genotypów charakteryzujących się określonymi właściwościami wypiekowymi już na wczesnych etapach selekcji hodowlanej. W rękach hodowców jest to bardzo cenne narzędzie zarówno ze względów ekonomicznych jak i dokładności w osiągnięciu założonych celów.

Klasyfikacja białek glutenowych

Gliadyny i gluteniny zaliczane do prolamin, należą do białek zapasowych pszenicy i pełnią rolę magazynu aminokwasów potrzebnych roślinie w czasie kiełkowania. Zlokalizowane są w bielmie ziarniaków i stanowią około 80% całości białek endospermu. Charakteryzują się niezwykłym składem aminokwasowym, który rzutu-



Rysunek 1. Podział białek glutenowych pszenicy.

je na ich rozpuszczalność. Obfitują w kwas glutaminowy i glutaminę oraz prolinę i aminokwasy hydrofobowe, natomiast są ubogie w lizynę, histydynę, asparaginę, treoninę i tryptofan. Złożone są z podjednostek (pojedynczych łańcuchów polipeptydowych) o masie cząsteczkowej od 40 kDa do 3500 kDa, utrzymywanych wiązaniami disulfidowymi (-S-S-) i wodorowymi [40]. Gluteniny i gliadyny dzięki swoim wyjątkowym właściwościom fizykochemicznym, zdolne są do formowania glutenu w postaci lepko-sprężystych błon, które utrzymują właściwą konsystencję i strukturę wyrobionego ciasta, dlatego też często występują pod wspólną nazwą białek glutenowych (rys. 1).

Gluten jest podstawowym elementem struktury ciasta pszennego i odgrywa istotną rolę w procesach technologicznych związanych z wyrabianiem ciasta i wypiekiem chleba. Jest artefaktem powstałym przy udziale białek i innych składników tworzącego się ciasta pszennego przy istotnym oddziaływaniu środowiska i zastosowanych zabiegów [59, 60, 62, 68]. Wymyty z ciasta gluten ma postać ciągliwej, lepkiej i sprężystej masy o żółtawej barwie, która spaja ziarna skrobi i pozostałe składniki mąki w jedną całość, a jego masa może sięgać wielu milionów Da. Na poziomie cząsteczkowym gluten pszeniczny stanowi przestrzennie ciągłą sieć łańcuchów polipeptydowych, stabilizowaną wiązaniami disulfidowymi i jonowymi oraz oddziaływaniami hydrofobowymi [47]. Udział, rozmieszczenie i wytrzymałość tych wiązań, rzutują na stopień jego usieciowania i właściwości fizyczne. Podstawowe znaczenie w wytwarzaniu struktury glutenowej mają także procesy hydratacyjne, które decydująco wpływają na właściwości reologiczne ciasta i cechy jakościowe pieczywa [40]. Model budowy glutenu jest ciągle przedmiotem kontrowersji. Jeden z bardziej prawdopodobnych modeli organizacji przestrzennej cząsteczek gliadyn i glutenin przedstawił Ewart [25].

Gliadyny pszenicy, są białkami monomerycznymi, które na podstawie elektroforetycznej mobilności możemy podzielić na cztery frakcje określane jako: α- (najszybsze), β- i γ- (średnie) oraz ω-gliadyny (najwolniejsze). α-, β- i γ-gliadyny charakteryzują się zbliżoną masą cząsteczkową (30–45 kDa) i podobnym składem

aminokwasowym. Zbudowane są z krótkiej terminalnej domeny N-, powtarzalnej domeny centralnej i terminalnej domeny C-. Obie domeny terminalne są bogate w cysteinę dzięki czemu są zdolne do formowania 3–4 wewnątrzcząsteczkowych wiązań dwusiarczkowych w obrębie jednego łańcucha. Czwarta frakcja – ω -gliadyny, ma największą masę cząsteczkową (50–75 kDa) i całkowicie odmienny skład aminokwasowy od pozostałych gliadyn. Jest uboga w aminokwasy siarkowe i wyróżnia się największą hydrofilnością wśród białek glutenowych [23]. Poziom syntezy ω -gliadyny w roślinie, zwiększa się wraz z niedoborem siarki w glebie.

Gluteniny w przeciwieństwie do gliadyn, są białkami polimerycznymi o masie cząsteczkowej do kilkunastu milionów daltonów i zaliczane są do największych białek występujących w naturze. Zbudowane są z wielu łańcuchów polipeptydowych utrzymywanych nie tylko przez wewnątrzcząsteczkowe, ale i międzyłańcuchowe wiązania disulfidowe. W wyniku redukcji tych wiązań uzyskuje się szereg podjednostek, które można podzielić na dwie grupy: gluteniny wysokocząsteczkowe (HMW) i niskocząsteczkowe (LMW), przy czym udział tych ostatnich jest około trzykrotnie wyższy [69].

HMW białka gluteninowe, o masie 65–90 kDa [21] zbudowane są z wysoce konserwatywnych domen terminalnych N- i C-, zawierających większość reszt cysteinowych. Reszty te zdolne do tworzenia wiązań disulfidowych łączą łańcuchy polipeptydowe między sobą oraz z innymi białkami glutenowymi, tworząc strukturę glutenu [71]. Hydrofobowy koniec N- rozpoczyna się po polipeptydzie sygnałnym składającym się z 21 reszt aminokwasowych i jest podobny we wszystkich gluteninach. Zbudowany jest z 86 aminokwasów (AA) w podjednostkach typu x oraz ze 104 AA w przypadku podjednostek typu y. Koniec C- ma 42 reszty aminokwasowe i kończy się sekwencją aminokwasów Ala-Ser-Gln w obu typach podjednostek. Powtarzalna domena centralna tej grupy białek ma strukturę helikalną (podobną do β -helisy elastyny), nadającą HMW białkom gluteninowym zdolność do silnych deformacji podczas rozciągania bez rozrywania wiązań [63]. Hydrofilowy region centralny tworzy zbiór powtarzających się motywów: tripeptydowych, heksapeptydowych, nonapeptydowych oraz dodapeptydowych, które mogą stanowić nawet do 76% peptydu [16].

LMW białka gluteninowe, o masie 20–45 kDa [21], reprezentują około jedną trzecią wszystkich białek zapasowych ziarniaków pszenicy. Występują znaczne trudności w identyfikacji tej grupy białek ze względu na powinowactwo do α -, γ -, ω -gliadyn, które mają fragmenty polipeptydowe o podobnych sekwencjach. Białka te w zależności od elektroforetycznej mobilności można podzielić na podgrupy: B, C i D [64], gdzie podjednostki typu B i C zdolne są do tworzenia odpowiednio 1 i 2 wiązań międzycząsteczkowych. Pogłębione badania nad tą frakcją białek zostały podjęte wraz z rozwojem technik analitycznych: elektroforezy w żelu poliakrylamidowym w obecności siarczanu dodecylsodowego (SDS-PAGE), wysokosprawnej chromatografii cieczowej (HPLC), ogniskowania w punkcie izoelektrycznym (IEF) oraz wysokosprawnej elektroforezy kapilarnej (HPCE).

Genetyka białek glutenowych

Gliadyny i gluteniny w pszenicy kodowane są przez geny zlokalizowane na chromosomach homeologicznych pierwszej i szóstej grupy. Białka te dziedziczą się w sposób prosty w stosunku 1:2:1, a ich zmienność jakościowa nie zależy od warunków środowiskowych. Rekombinacje pomiędzy genami kodującymi poszczególne grupy białek są bardzo rzadkie [65].

Gliadyny kodowane są przez ściśle sprzężone geny zlokalizowane na krótkim ramieniu pierwszej pary chromosomów w loci *Gli-1* (γ - i ω -gliadyny) oraz szóstej pary chromosomów homeologicznych w loci *Gli-2* (α - i β -gliadyny) [52]. W każdym locus znajdują się serie alleli wielokrotnych, których rekombinacje mimo ścisłego sprzężenia genów mogą tworzyć nowe układy alleliczne. W zależności od liczby badanych genotypów, opisano dotychczas 170 alleli białek gliadynowych. Największy polimorfizm stwierdza się dla locus *Gli-2* determinujący α -, β - i niektóre γ -gliadyny [56, 57].

LMW białka gluteninowe kodowane są przez geny leżące na krótkich ramionach pierwszej grupy chromosomów w loci: *Glu-A3*, *Glu-B3* i *Glu-D3*, które są ściśle związane z loci *Gli-1* [30]. Bloki LMW glutenin w obrazach elektroforetycznych lokują się między gliadynami, a HMW gluteninami i ciężko je rozdzielić, stąd jednoznaczne ustalenie ich dziedziczenia jest dość trudne, a dokładne poznanie tej frakcji białek jest wciąż przedmiotem wielu badań i dyskusji. Przeprowadzone analizy elektroforetyczne ujawniły 20 różnych schematów LMW glutenin występujących w odmianach pszenicy, których największy polimorfizm (9 schematów) kontroluje gen *Glu-B3* [30].

HMW białka gluteninowe, są kodowane przez policistronowe loci zlokalizowane w pobliżu centromerów na długim ramieniu chromosomów grupy 1. Wszystkie loci: *Glu-A1*, *Glu-B1* i *Glu-D1* mają charakter ściśle sprzężonych kompleksów (częstotliwość rekombinacji na poziomie 0,11%) składających się z dwóch genów kodujących dwa typy podjednostek HMW, które występują w parach: x+y [66]. Podjednostki typu x charakteryzują się większą masą cząsteczkową i wolniejszą mobilnością niż podjednostki typu y [75]. Stanowią one również wyższy procentowy udział ilościowy w stosunku do podjednostek typu y [81].

Analizy elektroforetyczne ujawniły genotypy, które nie mają podjednostek x i/lub y. U pszenic heksaploidalnych brak ekspresji jednego lub dwóch genów najczęściej obserwuje się w loci *Glu-A1* i *Glu-B1* co oznacza, że odmiany pszenicy mają najczęściej od 3 do 5 HMW podjednostek gluteninowych [28]. Gen kodujący podjednostkę *Glu-A1-2* u pszenic heksaploidalnych jest nieaktywny, natomiast u gatunków diploidalnych *T. monococcum* i *T. urartu* [83] oraz u pszenicy tetraploidalnej *T. turgidum* ssp.

dicoccoides ulega ekspresji [13]. Znane są także mutanty pszenic chlebowych z Nepalu, które nie mają podjednostek kodowanych przez chromosom 1D [4].

Geny kodujące HMW białka gluteninowe są źródłem olbrzymiej zmienności genetycznej. Na świecie znanych jest około 140 alleli wysokocząsteczkowych podjednostek gluteninowych występujących w loci *Glu-1* pszenic diploidalnych (AA), tetraploidalnych (AA BB) i heksaploidalnych (AA BB DD), a ich liczba ciągle wzrasta [56, 57]. Tworzą one setki kombinacji, które mają zróżnicowany wpływ na wartość wypiekową pszenicy [28, 72, 76]. Wynika on z dwóch niezależnych czynników, tj. z różnicy w liczbie allelicznych podjednostek 3, 4 lub 5 oraz z efektów jakościowych i ilościowych tych podjednostek. Proste mendlowskie dziedziczenie genów kodujących HMW gluteniny sprawia, że można łatwo przewidzieć, jaki będzie układ tych białek w potomstwie. Najczęściej identyfikowane allele HMW podjednostek gluteninowych w polskich odmianach pszenicy, przedstawiono w tabeli 1.

Tabela 2. Klasyfikacja HMW podjednostek gluteninowych w polskich odmianach pszenicy zwyczajnej

Chromosom	Locus	Gen*	Allel*	Podjednostki typu x i y	Ogólna liczba alleli**
1AL	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-A1-1</i> (x)	<i>Glu-A1-1a</i>	Null	14
			<i>Glu-A1-1b</i> <i>Glu-A1-1c</i>	1 2*	
		<i>Glu-A1-2</i> (y)	–	–	1
1BL	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-B1-1</i> (x)	<i>Glu-B1-1a</i>	7, 7*	25
			<i>Glu-B1-1b</i> <i>Glu-B1-1d</i> <i>Glu-B1-1g</i> <i>Glu-B1-1h</i>	7 ^{DE} 6 14 17	
		<i>Glu-B1-2</i> (y)	<i>Glu-B1-2a</i> <i>Glu-B1-2b</i> <i>Glu-B1-2e</i> <i>Glu-B1-2f</i> <i>Glu-B1-2o</i>	8 9 15 18 8*	26
1DL	<i>Glu-D1</i>	<i>Glu-D1-1</i> (x)	<i>Glu-D1-1a</i>	2	15
			<i>Glu-D1-1b</i> <i>Glu-D1-1c</i> <i>Glu-D1-1d</i>	3 4 5	
		<i>Glu-D1-2</i> (y)	<i>Glu-D1-2a</i> <i>Glu-D1-2b</i>	12 10	10

* Klasyfikacja wg McIntosha i in. [49].

** Liczba alleli HMW glutenin zidentyfikowanych w pszenicach heksaploidalnych na świecie wg McIntosha i in. [50, 51].

Warianty podjednostki Bx7

W obrębie pszennego genomu największy polimorfizm HMW białek gluteninowych występuje w genomie B ze względu na obecność wielu allelicznych wariantów obu genów. Szczególnie interesujące z uwagi na szereg kombinacji podjednostek Bx7 i By8 są allele: *Glu-B1-1a* (Bx7/7*), *-1b* (Bx7^{OE}) oraz *Glu-B1-2a* (By8) i *-2o* (By8*), które korzystnie wpływają na końcową jakość wypiekową pszenicy [11, 15, 27, 38].

W 1991 Sutton zaobserwował zwiększoną ekspresję genu *Glu-B1-1* kodującego podjednostkę Bx7 w odmianie 'Otane' z Nowej Zelandii. Wniósł, że wzrost w proporcji podjednostki Bx7 może być czynnikiem determinującym dobrą jakość tej odmiany [77]. Następnie wykazano, że nadekspresji podjednostki Bx7 zawsze towarzyszy podjednostka By8* (allel *Glu-B1-2o*) [54].

Obecnie coraz więcej światowych odmian mda zestaw HMW glutenin Bx7+By8* wykazujący nadekspresję podjednostki Bx7 oznaczanej powszechnie symbolem ^{OE} (ang. **overexpression**) [55]. Na podstawie licznych badań odmian i linii amerykańskich, australijskich i węgierskich silny związek między obecnością tej podjednostki, a wysoką siłą i elastycznością ciasta wykazało wielu autorów [10, 11, 37, 69]. Powszechnie znane genotypy z podwyższoną ekspresją allelu *Glu-B1-1b* pochodzą z Kanady (odmiany 'Glenlea', 'Glenavon', 'AC Corine', 'Roblin', 'Bluesky'), USA (odmiana 'Red River 68'), Argentyny ('Klein Universal'), Australii ('Kukri', 'Chara'), Węgier ('Bankuti 1201') i Izraela (linia TAA36). Zwiększona ekspresja tego białka u odmiany 'Red River 68' i linii TAA36 prawdopodobnie wynika z duplikacji genu kodującego podjednostkę Bx7 [14, 20, 54]. W badaniach nad odmianą 'Glenlea' stwierdzono natomiast bardziej wydajny mechanizm translacji tego białka lub bardziej efektywną transkrypcję [28, 54]. Od 1970 roku 'Glenlea' jest specjalną kanadyjską odmianą pszenicy dającą ekstra silne ciasto. W 1993 roku sektor jakości CWES (Canada Western Extra Strong) na podstawie odmiany 'Glenlea' ustanowił wymagania, jakie powinna spełniać pszenica, z której można otrzymać ekstra silne ciasto [81]. W Polsce jedyną odmianą pszenicy wykazującą zwiększoną ekspresję genu *Glu-B1-1* kodującego podjednostkę Bx7 jest jara odmiana 'Nawra' (Null/7^{OE}+8*/5+10) [43]. Należy dodać, że podjednostka Bx7 zidentyfikowana w genotypach pszenic diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych jest dotychczas jedyną podjednostką wykazującą nadekspresję.

Metody identyfikacji białek glutenowych

W identyfikacji białek gliadynowych i gluteninowych, rutynowo stosowana jest kwaśna elektroforeza w żelu poliakrylamidowym (A-PAGE) oraz klasyczna elektroforeza w obecności siarczanu dodecylsodowego (SDS-PAGE). Metody rozdziału elektroforetycznego pozwalają obserwować zmienność w obrębie poszczególnych loci oraz charakteryzować różne warianty białkowe. Wykorzystanie wzorów elektro-

foretycznych jako źródła obiektywnych informacji znalazło szerokie zastosowanie w hodowli zbóż. Jednak w miarę upływu lat identyfikacja tymi metodami stała się ograniczona do podstawowych tylko frakcji białkowych ze względu na zbyt duży polimorfizm oraz podobną mobilność elektroforetyczną i własności hydrofobowe wielu podjednostek [7, 43].

Alternatywą tych metod, stała się reakcja PCR z zastosowaniem allelospecyficznych markerów molekularnych typu AS-PCR, która umożliwiła szybką identyfikację poszczególnych podjednostek białkowych z fragmentu jednego liścia [73]. Technika ta jest w ostatnich latach coraz szerzej wykorzystywana w identyfikacji HMW podjednostek gluteninowych we wczesnych etapach selekcji hodowlanej pszenicy do typowania genotypów o pożądanym własnościach wypiekowych [43, 46, 73, 89]. Należy jednak podkreślić, że jej zastosowanie jest ograniczone do identyfikacji tych alleli, dla których dotychczas opracowano określone zestawy starterów.

Bardzo użytecznymi w identyfikacji jakościowej i ilościowej powyższych podjednostek białkowych, okazały się techniki wysokosprawnej chromatografii cieczowej z odwróconą fazą (RP-HPLC) [7, 46] oraz w szczególności wysokosprawnej elektroforezy kapilarnej (HPCE) [43, 72, 74]. Rozdział i identyfikacja poszczególnych frakcji białkowych wynika z różnej hydrofobowości podjednostek białkowych oraz różnicy w czasach retencji (RP-HPLC) lub różnicy w czasach migracji w przypadku metody wolnostrefowej elektroforezy kapilarnej (CZE). Metody te przyczyniły się do poszerzenia wiedzy na temat udziału ilościowego poszczególnych frakcji białek gluteninowych i gliadynowych w stosunku do ogólnej zawartości białka w ziarnie pszenicy oraz proporcji i stosunku poszczególnych podjednostek względem siebie z uwzględnieniem interakcji genotypowo-środowiskowej [43, 74, 81]. W ostatnich kilku latach rozwinęły się metody charakteryzacji białek glutenowych za pomocą zmodyfikowanych metod rozdziału kapilarnego i mikroprzepływowego [72] lub przy zastosowaniu spektrometrii masowej w połączeniu z wcześniejszym rozdziałem poszczególnych peptydów techniką HPLC lub HPCE [45, 49, 87].

Wpływ białek glutenowych na jakość wypiekową pszenicy

Wartość wypiekowa pszenicy zwyczajnej kształtowana jest przede wszystkim przez właściwości białek glutenowych, których zróżnicowanie jest wypadkową oddziaływania genotypu pszenicy i czynników zewnętrznych podczas wegetacji roślin, obróbki poźniwej ziarna i jego przetwarzania [35, 59, 60, 62]. Na jakościowo-ilościowej ocenie glutenu opiera się klasyfikacja jakościowa mąki pszennej. Przyjmuje się, że z pszenicy wysokiej jakości otrzymuje się elastyczne ciasto o dużej wodochłonności, długim czasie rozwoju i stałości oraz chleb o dużej objętości z równomiernie porowatym i elastycznym mięksiszem. Cechy te w znacznym stopniu determinowane są składem jakościowym i ilościowym glutenin oraz gliadyn. Według Wrigley'a [86] mniej rozciągliwe, za to o dużej sprężystości włókniste gluteniny sprawiają, że gluten

pochłania więcej wody, staje się bardziej sprężysty i stawia większy opór przy rozciąganiu, natomiast za jego spójność i rozciągliwość odpowiadają globularne frakcje gliadynowe. Interakcje tych białek z innymi składnikami glutenu (węglowodanami, lipidami) wpływają na cechy reologiczne ciasta oraz jego zdolność do zatrzymywania gazów podczas fermentacji i wypieku. Na temat lepkosprężystej natury glutenu [22, 24, 42, 61, 68], roli frakcji gliadynowych i gluteninowych [38, 43] oraz ich interakcji ze skrobią [67] powstało wiele prac. Białka glutenowe występują również w życie, pszenżycie i jęczmieniu, jednak nie tworzą glutenu w normalnych warunkach między innymi ze względu na odmienny stosunek gliadyn do glutenin. Nieobecność jednej z tej klasy białek silnie wpływa na pogorszenie jakości formowanego ciasta [33, 36]. Tylko dzięki zachowaniu odpowiedniej równowagi między ilością białek glutenowych ciasto może zatrzymywać pęcherzyki CO₂ podczas fermentacji i wypieku, a chleb zyskuje zwiększoną objętość i równomiernie porowatą strukturę miększu [79]. Wielokrotnie wykazano, że frakcje gluteninowe znacznie silniej niż gliadyny oddziałują na jakość technologiczną pszenicy [78, 79, 84]. Jednoznacznie stwierdzono, że wyższy udział HMW białek gluteninowych podnosi wytrzymałość ciasta i objętość chleba [51, 82], a także oporność na rozciąganie [2] i wydłużenie czasu rozwoju ciasta [51]. Wielu autorów wykazało wysokie korelację między obecnością specyficznych podjednostek gluteninowych o wysokiej masie cząsteczkowej, a właściwościami wypiekowymi pszenicy [25, 84, 91]. HMW gluteniny stanowią jedynie 10% wszystkich białek zapasowych, ale głównie od typu allelicznych wariantów genów kodujących te białka zależy 50–70% zmienności cech technologicznych pszenicy [70].

Gupta i in. [31] uszeregowali loci *Glu-1* ze względu na ich pozytywny wpływ na elastyczno-sprężyste własności ciasta w następującej kolejności: *Glu-D1*>*Glu-B1*>*Glu-A1*. Badania Uthayakumarana i in. [80] potwierdziły, że podjednostki kodowane przez gen *Glu-A1* w heksaploidalnej pszenicy w mniejszym stopniu przyczyniają się do poprawy funkcjonalności ciasta niż podjednostki kodowane w genomie B i D. Gupta i in. [31] wykazali że wśród podjednostek kontrolowanych przez genom A, badane linie pszenicy z podjednostką Ax2* charakteryzują się największymi wartościami maksymalnego czasu rozwoju krzywej i tolerancją na miesienie. Również Boggini i in. [6] potwierdzili, że głównym efektem ekspresji genu *Glu-A1* w liniach pszenicy durum było podniesienie rozciągliwości mierzonej alweograficznie, co przekładało się na lepszą jakość wypiekową i większą objętość chleba. Podobne wyniki otrzymali Liang i in. [46] oraz Meng i Cai [58] podkreślając udział podjednostki Ax2*. Wpływ alleli *Glu-A1-1b* i *Glu-A1-1c* był analizowany przez innych autorów, którzy dowiedli, że pszenice o tych podjednostkach mają gluten o wyższej sile [18, 32], podczas gdy obecność allelu *Glu-A1-1a* powoduje znaczną redukcję elastyczności ciasta oraz maksymalnego czasu rozwoju krzywej miksograficznej [74]. Również Witkowski i in. donoszą, że wariant AxNull (allel *Glu-A1-1a*), który dominuje wśród polskich odmian i rodów pszenicy ozimej pogarsza parametry cech jakościowych i ma silny związek z mrozoodpornością [85, 86].

Szczególnie silny, pozytywny efekt w oddziaływaniu na jakość wypiekową, wykazuje obecność genów kodujących gluteninowe podjednostki Dx5+Dy10 [44, 45, 46, 58]. W większości przypadków niską jakość wykazują pszenice zawierające bloki białkowe Bx6+By8 i Dx2+Dy12 [1, 44, 58]. Ivanov i in. [34] oraz Branlard i in. [8] stwierdzili, że podjednostki Dx5+Dy10, a następnie Ax1 i Ax2* mają największy wpływ na kształtowanie się cech jakościowych. Meng i Cai [58] wykazali, istotną korelację między obecnością podjednostek Ax1 i Dx5+Dy10, a wysoką zawartością białka i rozciągliwością ciasta w przeciwieństwie do podjednostek AxNull i Dx2+Dy12. Według Leóna i in. [45] udział pary podjednostek Dx5+Dy10 korzystnie wpływa na stabilność i czas rozwoju ciasta. Badania Blechla i in. [5] oraz Zhanga i in. [90] wskazują na korzystny wpływ podjednostek Dx5+Dy10 na wybrane parametry miksograficzne. Badania kolejnych autorów [44, 58] dowodzą, że pszenice zawierające podjednostki Dx2+Dy12 zazwyczaj charakteryzują się niższą opornością ciasta na rozciąganie w odróżnieniu od pszenic z podjednostkami Dx5+Dy10. Z kolei Khan i in. [42] wykazali, że odmiany pszenicy z podjednostką Ax2* i By9 odznaczają się wyższą wodochłonnością mąki w porównaniu z odmianami zawierającymi podjednostki Ax2* i By8. W badaniach przeprowadzonych przez Bronneke'a i in. [9] stwierdzono, że dodatni wpływ na wartość wypiekową badanych odmian pszenicy miały podjednostki: Ax1, Ax2*, Bx7+By9, Bx14+By15, Bx17+By18, Dx5+Dy10. Thover i in. [78] wykazali, że najlepsze genotypy pszenicy zawierały podjednostki Ax2*, Bx14+By15, Bx7+By8, Dx5+Dy10. Liu i in. [48] wskazali, że obecność podjednostek Ax1, Bx7+By8 lub Bx14+By15 oraz Dx5+Dy10 mogą przyczynić się do poprawy jakości wypiekowej chleba. Analizy farinograficzne i ekstensograficzne przeprowadzone przez Denga i in. [17] wykazały wyższe wartości parametrów reologicznych ciasta w przypadku występowania podjednostek Bx14+By15, Dx5+Dy10 w porównaniu z podjednostkami Bx7+By9, Dx5+Dy10. Wyniki prac przeprowadzonych przez Figuero i in. [26] wskazują na pozytywny związek podjednostek Bx17+By18 i Bx7+By8 z jakością wypiekową w porównaniu z podjednostkami Bx7+By9 i Bx6+By8 lub Bx7 w locus *Glu-B1*.

Spośród podjednostek kodowanych w loci *Glu-B1* duże znaczenie przypisuje się podjednostce Bx7, której zwiększona ekspresja w niektórych odmianach korzystnie wpływa na poprawę jakości wypiekowej przez wzrost elastyczności i siły ciasta [12, 15, 81, 84]. Istnienie pozytywnej zależności między nadekspresją podjednostki Bx7 a jakością wypiekową pszenicy stwierdziło wielu autorów [11, 29, 38, 50, 81]. Wzrost oporności ciasta na rozciąganie oraz wzrost zawartości HMW glutenin w powiązaniu z obecnością nadekspresyjnej podjednostki Bx7 potwierdzają wyniki przedstawione przez Marchylo i in. [53] Suttona [77] oraz Vawsera i Cornischa [81]. Analizy miksograficzne przeprowadzone przez Wangę i Khana [84] wykazały, że za wysokie wartości parametrów reologicznych podczas miesienia ciasta odmiany 'Glenlea' (2*/7OE+8*/5+10) odpowiadają przede wszystkim podjednostki Ax2*, Dx5 i Bx7^{OE}. Zhang i in. [91] donoszą, że obecność podjednostek Bx7+By8, znacznie przewyższa

występowanie samej podjednostki Bx7 pod względem jakości wypiekowej. Należy dodać, że przez wiele lat sukces hodowli argentyńskich pszenic o wyjątkowych właściwościach wypiekowych można przypisać wysokiej frekwencji podjednostek Bx7^{OE}+By8* (35,9%) w połączeniu z podjednostkami Dx5+Dy10 (88%) i niskim udziałem podjednostki AxNull (1,1%) [29, 81]. Na podstawie badań własnych krajowych rodów/linii i odmian pszenicy możemy stwierdzić, że silny pozytywny wpływ na jakość technologiczną pszenicy wywierają kombinacje następujących alleli: *Glu-A1-1c*, *Glu-B1-1a, b, h*; *Glu-B1-2a, b, f, o*; *Glu-D1-1d* oraz *Glu-D1-2b*, a także *Glu-B1-1g* i *Glu-B1-2e* w przypadku pszenic jarych [19, 43, 74].

Podsumowanie

Znaczenie jakości zbóż we współczesnej hodowli ciągle wzrasta. Szczególnie dużą uwagę zwraca się na wybór odmian produkowanych na cele piekarnicze. W tej sytuacji selekcjonowanie w kierunku wysokiej jakości cech użytkowych zaczyna stawać się kierunkiem priorytetowym w procesie hodowlanym. Dotyczy to zwłaszcza pszenicy zwyczajnej, gatunku pod tym względem najbardziej zróżnicowanego. Wartość wypiekowa pszenicy w dużym stopniu determinowana jest ilością i kompozycją białek zapasowych (glutenin i gliadyn) wchodzących w skład glutenu. Pogłębianie wiedzy na temat polimorfizmu białek glutenowych i poznanie jego genetycznych uwarunkowań oraz opracowanie metod szybkiej i sprawnej ich identyfikacji pozwala typować rody i linie pszenicy o dobrych parametrach technologicznych już we wczesnych etapach selekcji, co znacznie przyspieszy postęp hodowlany.

Literatura

- [1] Atanasova D., Tsenov N., Todorov I., Ivanova I. 2009. Glutenin composition of winter wheat varieties breed in Dobrudzha Agricultural Institute. *Bulgarian J. Agric. Sci.* 15: 9–19.
- [2] Berot S., Chiron H., Nicolas M., Gautier S., Godon B., Papineau Y. 1996. Pilot scale preparation of wheat gluten protein fractions. II. Technological properties of the fractions. *Inter. J. Food Sci. Technol.* 31: 77–83.
- [3] Bhattacharya M. 1993. Slit rheometer studies of wheat flour dough. *J. Text. Stud.* 24: 391–409.
- [4] Bietz J. A., Shepherd K. W., Wall J. S. 1975. Single-kernel analysis of glutenin: Use in wheat genetics and breeding. *Cereal Chem.* 52: 513–532.
- [5] Blechl A., Lin J., Nguyen S., Chan R., Anderson O.D., Dupont F.M. 2007. Transgenic wheats with elevated levels of Dx5 and/or Dy10 high-molecular-weight glutenin subunits yield dough with increased mixing strength and tolerance. *J. Cereal Sci.* 45: 172–183.
- [6] Boggini G., Tusa P., Pogna N.E. 1995. Bread making quality of durum wheat genotypes with some novel glutenin subunit compositions. *J. Cereal Sci.* 22: 105–113.
- [7] Bradova J., Stockova L. 2010. Evaluation of winter wheat collection in terms of HMW- and LMW-glutenin subunits. *Czech J. Gen. Plant Breed.* 46: S96–S99.
- [8] Branlard G., Dardevet M., Saccomano R., Lagoute F., Gourdon J. 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. Proceedings of 6th International Wheat Conference, 5–9 June 2000, Budapest, Hungary: 157–167.
- [9] Bronneke V., Zimmerman G., Killermann B. 2000. Effect of high molecular weight glutenins and D-zone gliadins on breadmaking quality in German wheat varieties. *Cereal Res. Commun.* 28: 187–194.

- [10] Butow B.J., Gras P.W., Haraszi R., Bekes F. 2002. Effects of different salts on mixing and extension parameters on a diverse group of wheat cultivars using a 2-g mixograph and extensograph methods. *Cereal Chem.* 79: 826–833.
- [11] Butow B.J., Ma W., Gale K.R., Cornish G.B., Rampling L., Larroque O.R., Morell M.K., Bekes F. 2003. Molecular discrimination of Bx7 alleles demonstrates that a highly expressed high molecular weight glutenin allele has a major impact on wheat flour dough strength. *Theor. Appl. Genet.* 107: 1524–1532.
- [12] Butow B.J., Gale K.R., Ikea J., Juhász A., Bedő Z., Tamás L., Gianibelli M.C. 2004. Dissemination of the highly expressed Bx7 glutenin subunit (*Glu-B1a* allele) in wheat as revealed by novel PCR markers and RP-HPLC. *Theor. Appl. Genet.* 109: 1525–1535.
- [13] Ciaffi M., Benedettelli S., Giorgi B., Porceddu E., Lafiandra D. 1991. Seed storage proteins of *Triticum turgidum* ssp. *dicocoides* and their effect on the technological quality durum wheat. *Plant Breed.* 107: 309–319.
- [14] Cloutier S., Banks T., Nilmalgoda S. 2005. Molecular understanding of wheat evolution at the *Glu-B1* locus. Proceeding of the International Conference on Plant Genomics And Biotechnology: challenges and opportunities, Raipur, India: 40.
- [15] Cornish G.B., Békés F., Allen H.M., Martin D.J. 2001. Flour proteins linked to quality traits in an Australian doubled haploid wheat population. *Aust. J. Agric. Res.* 52: 1339–1348.
- [16] De Bustos A., Rubio P., Jouve N. 2001. Characterization of two gene subunits on the 1R chromosome of rye as orthologus of each of the *Glu-1* genes of hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 103: 733–742.
- [17] Deng Z.Y., Tian J.C., Sun G.X. 2005. Influence of high molecular weight glutenin subunit substitution on rheological behaviour and bread-baking quality of near isogenic lines developed from Chinese wheats. *Plant Breed.* 124: 428–431.
- [18] Dhaliwal H.S., Garg M., Singh H., Chhuneja P., Kaur H. 2002. Transfer of HMW-glutenin subunits from wild wheats into *Triticum durum* and improvement of quality. *Cereal Res. Commun.* 30: 173–180.
- [19] Dobraszczyk B., Salmanowicz B.P. 2008. Comparison of predictions of baking volume using large deformation rheological properties. *J. Cereal Sci.* 47: 292–301.
- [20] D'Ovidio R., Masci S., Porceddu E., Kasarda D. 1997. Duplication of the high molecular weight glutenin subunit gene in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar 'Red River 68'. *Plant Breed.* 116: 525–531.
- [21] D'Ovidio R., Masci S. 2004. The low–molecular-weight glutenin subunits of wheat gluten. *J. Cereal Sci.* 39: 321–339.
- [22] Dreese P.C., Hosney R.C. 1990. The effect of water-extracted solubles from gluten on its baking and rheological properties. *Cereal Chem.* 67: 400–404.
- [23] DuPont F.M., Vensel W.H., Chan R., Kasarda D.D. 2000. Characterization of the 1B-type ω -gliadins from *Triticum aestivum* cultivar Butte. *Cereal Chem.* 77: 607–614.
- [24] Eliasson A.C., Lundh G. 1989. Rheological and interfacial behaviour of some wheat protein fractions. *J. Texture Stud.* 20: 431–441.
- [25] Ewart J.A.D. 1988. Studies on disulfide bonds in glutenin. *Cereal Chem.* 65: 95–100.
- [26] Figueroa J.D.C., Maucher T., Reule W., Pena R.J. 2009. Influence of high molecular weight glutenins on viscoelastic properties of intact wheat kernel and relation to functional properties of wheat dough. *Cereal Chem.* 86: 139–144.
- [27] Gale K.R. 2005. Diagnostic DNA markers for quality traits in wheat. *J. Cereal Sci.* 41: 181–192.
- [28] Gianibelli M.C., Larroque O.R., MacRitchie F., Wrigley C.W. 2001. Biochemical, genetic and molecular characterization of wheat glutenin and its component subunits. *Cereal Chem.* 78: 635–646.
- [29] Gianibelli M.C., Echaide M., Larroque O.R., Carrillo J.M., Dubcovsky J. 2002. Biochemical and molecular characterisation of *Glu-1* loci in Argentinean wheat cultivars. *Euphytica* 128: 61–73.
- [30] Gupta R.B., Shepherd K.W. 1990. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutenin. I. Variation and genetic control of the subunits in hexaploid wheats. *Theor. Appl. Genet.* 80: 65–74.
- [31] Gupta R.B., Popineau Y., Lefebvre J., Cornec M., Lawrence G.J., MacRitchie F. 1995. Biochemical basis of flour properties in bread wheats. II. Changes in polymeric protein formation and dough gluten properties associated with the loss of low Mr glutenin subunits. *J. Cereal Sci.* 21: 103–116.
- [32] Halford N.G., Field J.M., Blair H., Urwin P., Moore K., Robert L., Thompson R., Flavell R.B., Tatham A.S., Shewry P.R. 1992. Analysis of HMW glutenin subunits encoded by chromosome 1A of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) indicates quantitative effects on grain quality. *Theor. Appl. Genet.* 83: 373–378.
- [33] Inakuma T., Aibara S., Morita Y. 1989. The role of glutenin and gliadin in physical dough properties of wheat flour. Comparison of farinograph properties of durum and bread wheat flours. *J. Japan. Soc. Food Sci. Technol.* 36: 437–447.

- [34] Ivanov P., Todorov I., Stoeva M.I., Ivanova I. 1998. Biochemical and technological characteristics of *Triticum aestivum* lines from two crosses between high and low breadmaking quality cultivars. *Cereal Res. Commun.* 26: 455–461.
- [35] Jankiewicz M. 2003. Białka w technologii zbóż. W: Jankiewicz M., Kędzior Z. (red.). Metody pomiarów i kontroli jakości w przemyśle spożywczym i biotechnologii, Wydawnictwo AR w Poznaniu, wyd. 2: 42–48.
- [36] Jood S., Schofield J.D., Tsiami A.A., Bollecker S. 2000. Effect of composition of glutenin subfractions on rheological properties of wheat. *J. Food Biochem.* 24: 275–298.
- [37] Juhász A., Larroque O.R., Tamás L., Vida G., Zeller F.J., Békés F., Bedo. 2000. Biochemical and molecular genetic background of the traditional Bankút breadmaking quality. Proceedings of the 11th International Cereal and Bread Congress, Gold Coast, Australia: 669–702.
- [38] Juhász A., Gárdoni M., Tamás L., Bedő Z. 2003. Characterisation of the promoter region of *Glu-1Bx7* gene from overexpressing lines of an old Hungarian wheat variety. *Grain quality* 3: 1348–1350.
- [39] Kawka A., Kędzior Z. 2003. Białka pochodzenia roślinnego ich charakterystyka i znaczenie w żywności. W: Gawęcki J. (red.) Białka w żywności i żywieniu, Wydawnictwo AR Poznań: 42–57.
- [40] Khatkar B.S., Bell A.E., Schofield J.D. 1995. The dynamic rheological properties of gluteins and gluten sub-fractions from wheats of good and poor breadmaking quality. *J. Cereal Sci.* 22: 29–44.
- [41] Kokelaar J.J., Vliet T., Prins A. 1996. Strain hardening properties and extensibility of flour and gluten doughs in relation to breadmaking performance. *J. Cereal Sci.* 24: 199–214.
- [42] Khan K., Tamminga G., Lukow O. 1989. The effect of wheat flour proteins on mixing and baking correlations with protein fraction and high molecular weight glutenin subunit composition by gel electrophoresis. *Cereal Chem.* 66: 391–396.
- [43] Langner M. 2010. Badanie ekspresji alleli loci *Glu-1* kodujących HMW podjednostki gluteninowe w powiązaniu z jakością technologiczną pszenicy (*Triticum aestivum* L.). Praca doktorska wykonana w IGR PAN w Poznaniu.
- [44] Leon E., Marin S., Gimenez M.J., Piston F., Rodríguez-Quijano M., Shewry P.R., Barro F. 2009. Mixing properties and dough functionality of transgenic lines of a commercial wheat cultivar expressing the 1Ax1, 1Dx5 and 1Dy10 HMW glutenin subunit genes. *J. Cereal Sci.* 49: 148–156.
- [45] Leon E., Aouni R., Piston F., Rodríguez-Quijano M., Shewry P.R., Martin A., Barro F. 2010. Stacking HMW-GS transgenes in bread wheat: Combining subunit 1Dy10 gives improved mixing properties and dough functionality. *J. Cereal Sci.* 51: 13–20.
- [46] Liang D., Tang J.W., Pena R.J., Singh R., He X.Y., Shen X.Y., Yao D.N., Xia X.C., He Z.H. 2010. Characterization of CIMMYT bread wheats for high- and low-molecular weight glutenin subunits and other quality-related genes with SDS-PAGE, RP-HPLC and molecular markers. *Euphytica* 172: 235–250.
- [47] Lindsay M.P., Skerrit J.H. 1999. The gluten macropolymer of wheat flour doughs: structure-function perspectives. *Trends Food Sci. Technol.* 10: 247–253.
- [48] Liu L., He Z.H., Yan J., Zhang Y., Xia X.C., Pena R.J. 2005. Allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci, presence of the 1B.1R translocation, and their effects on mixographic properties in Chinese bread wheats. *Euphytica* 142: 197–204.
- [49] Liu L., Wang A.L., Appels R., Ma J.H., Xia X.C., Lan P., He Z.H., Bekes F., Yan Y.M., Ma W.J. 2009. A MALDI-TOF based analysis of high molecular weight glutenin subunits for wheat breeding. *J. Cereal Sci.* 50: 295–301.
- [50] Lukow O.M., Preston K.R., Watts B.M., Malcolmson L.J., Cloutier S. 2002. Measuring the influence of wheat protein in bread making: From damage control to genetic manipulation of protein composition in wheat. 1st edn. Am. Asso. Cereal Chem.: 50–64.
- [51] Lundh G., McRitchie F. 1989. Size exclusion HPLC characterization of gluten protein fractions varying in breadmaking potential. *J. Cereal Sci.* 10: 247–253.
- [52] MacRitchie F., Lafiandra D. 1997. Structure-Function relationships of wheat proteins. *Food Prot. Their Appl.*: 293–324.
- [53] Marchylo B.A., Kruger J.E., Hatcher D.W. 1989. Quantitative reversed-phase high performance liquid chromatographic analysis of wheat storage proteins as a potential quality prediction tool. *J. Cereal Sci.* 9: 113–130.
- [54] Marchylo B. A., Lukow O. M., Kruger J. E. 1992. Quantitative variation in high molecular weight glutenin subunit 7 in some Canadian wheats. *J. Cereal Sci.* 15: 29–37.
- [55] McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Appels R. 2003. Catalogue of gene Symbols for Wheat. W: Grain Genes <<http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003/>>.

- [56] McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubkovsky J., Rogers J., Morris C., Somers D.J., Appels R., Devos K.M. 2008. Catalogue of gene symbols for wheat. 11th International Wheat Genetics Symposium: 1–166.
- [57] McIntosh R.A., Dubcovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. 2009. Catalogue of gene symbols for wheat. Supplement 2009. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2009.pdf>.
- [58] Meng X.G., Cai S.X. 2008. Association between glutenin alleles and Lanzhou alkaline stretched noodle quality of northwest China spring wheats. II. Relationship with the variations at the *Glu-1* loci. *Cereal Res. Commun.* 36: 107–115.
- [59] Miś A. 2000. Wpływ stadium dojrzałości ziarna pszenicy i terminu zbioru na właściwości glutenu mokrego. *Acta Agrophys.* 37: 131–144.
- [60] Miś A. 2001. Wpływ temperatury suszenia ziarna pszenicy i jego wilgotności na właściwości fizyczne glutenu mokrego. *Acta Agrophys.* 46: 115–125.
- [61] Miś A., Rusinek R. 2004. Pomiar właściwości mechanicznych błon glutenowych podczas obróbki termicznej. *Acta Agrophys.* 4(2): 419–429.
- [62] Miś A. 2005. Wpływ wybranych czynników na wodochłonność i właściwości reologiczne glutenu pszenicy zwyczajnej (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agrophys.* 128: 1–120.
- [63] Parchment O., Shewry P.R., Tatham A.S., Osguthorpe D.J. 2001. Molecular modeling of unusual spiral structure in elastomeric wheat seed protein. *Cereal Chem.* 78: 658–662.
- [64] Payne P.I., Corfield K.G. 1979. Subunit composition of wheat glutenin protein, isolated by gel filtration in a dissociating medium. *Planta* 145: 83–88.
- [65] Payne P.I., Jackson E.A., Holt L.M., Law C.N. 1984. Genetic linkage between endosperm storage protein genes on each of the short arms of chromosomes 1A and 1B of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 67: 235–243.
- [66] Payne P.I. 1987. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 38: 141–153.
- [67] Petrofsky K.E., Hosney R.C. 1995. Rheological properties of dough made with starch and gluten from several cereal sources. *Cereal Chem.* 72: 53–58.
- [68] Pruska-Kędzior A. 2006. Zastosowanie metod reologii fenomenologicznej do kwantyfikacji właściwości lepkościowych glutenu pszennego. Rozprawy naukowe 373, Wydawnictwo AR w Poznaniu: 1–138.
- [69] Radovanovic N., Cloutier S., Brown D., Humphreys D. G., Lukow O. M. 2002. Genetic variance for gluten strength contributed by high molecular weight glutenin proteins. *Cereal Chem.* 79: 843–849.
- [70] Rakszegi M., Bekes F., Lang L., Tamas L., Shewry P.R., Bedo Z. 2005. Technological quality of transgenic wheat expressing an increased amount of HMW glutenin subunit. *J. Cereal Sci.* 42: 15–23.
- [71] Rhazi L., Cazalis R., Aussenac T. 2003. Sulfhydryl-disulfide changes in storage proteins of developing wheat grain: influence of SDS-unextractable glutenin polymer. *J. Cereal Sci.* 38: 3–13.
- [72] Rhazi L., Bodard A.L., Fathollahi B., Aussenac T. 2009. High throughput microchip-based separation and quantitation of high-molecular-weight glutenin subunits. *J. Cereal Sci.* 49: 272–277.
- [73] Salmanowicz B.P., Dylewicz M. 2007. Identification and characterization of high-molecular-weight glutenin genes in Polish triticale cultivars by PCR-based DNA markers. *J. Appl. Genet.* 48: 347–357.
- [74] Salmanowicz B.P., Surma M., Adamski T., Rębarz M. 2008. Effect of amounts of HMW glutenin subunit determined by capillary electrophoresis on technological properties in wheat doubled haploids. *J. Sci. Food Agric.* 88: 1716–1725.
- [75] Shewry P.R., Halford N.G., Tatham A.S. 1992. The high molecular weight subunits of wheat glutenin. *J. Cereal Sci.* 15: 105–120.
- [76] Shewry P.R., Popineau Y., Lafiandra D., Belton P. 2001. Wheat glutenin subunits and dough elasticity: findings of the EUROWHEAT project. *Trends Food Sci. Technol.* 11: 433–441.
- [77] Sutton K.H. 1991. Qualitative and quantitative variation among high molecular weight subunits of glutenin detected by reversed-phase high-performance liquid chromatography. *J. Cereal Sci.* 14: 25–34.
- [78] Thover M., Koppel R., Ingver A. 2001. Characterization of gliadin and HMW glutenin subunits alleles and their relation to bread – making quality in common spring wheat cultivars and breeding lines. *Cereal Res. Commun.* 29: 405–412.
- [79] Uthayakumaran S., Gras P., Stoddard F.L., Bekes F. 1999. Effect of varying protein content and glutenin-to-gliadin ratio on the functional properties of wheat dough. *Cereal Chem.* 76: 389–394.
- [80] Uthayakumaran S., Newberry M., Phanthien N., Tanner R. 2002. Small and large strain rheology of wheat gluten. *Rheol. Acta* 41: 162–172.
- [81] Vawser M.J., Cornish G.B. 2004. Overexpression of HMW glutenin subunit *Glu-B1 7x* in hexaploid wheat varieties (*Triticum aestivum*). *Austral. J. Agric. Res.* 55: 577–588.

- [82] Verbruggen I.M., Veraverbeke W.S., Delcour J.A. 2001. Significance of LMW-GS and HMWGS for dough extensibility: 'addition' versus 'incorporation' protocols. *J. Cereal Sci.* 33: 253–260.
- [83] Waines J.G., Payne P.I. 1987. Elektrophoretic analysis of the high-molecular-weight glutenin subunits of *Triticum monococcum*, *Triticum urartu* and the A genome of bread wheat (*T. aestivum*). *Theor. Appl. Genet.* 74: 71–76.
- [84] Wang W., Khan K. 2009. Effect of the molecular weight distribution of glutenin protein from an extra-strong wheat flour on rheological and breadmaking properties through reconstitution studies. *Cereal Chem.* 86: 623–632.
- [85] Witkowski E., Waga J., Bielawska A., Witkowska K., Lubert H. 2005. Inheritance of glutenin proteins coded by the locus on chromosome 1A in F2 hybrid genotypes of winter wheat. *Biuletyn IHAR* 235: 57–64.
- [86] Witkowski E., Waga J., Witkowska K., Rapacz M., Gut M., Bielawska A., Lubert H., Lukaszewski A.J. 2008. Association between frost tolerance and the alleles of high molecular weight glutenin subunits present in Polish winter wheats. *Euphytica* 159: 377–384.
- [87] Wrigley C.W. 1996. Giant proteins with flour power. *Nature (Lond.)* 381: 738–739.
- [88] Yan Y.M., Jiang Y., An X.L., Pei Y.H., Li X.H., Zhang Y.Z., Wang A.L., He Z., Xia X., Bekes F., Ma W. 2009. Cloning, expression and functional analysis of HMW glutenin subunit 1By8 gene from Italy pasta wheat (*Triticum turgidum* L. ssp *durum*). *J. Cereal Sci.* 50: 398–406.
- [89] Yang F.P., Wang L.H., Wang J.W., He X.Y., Zhang X.K., Shang X.W., Yang W.X., Xia X.C., He Z.H. 2010. Characterization of high- and low-molecular-weight glutenin subunit genes in Chinese winter wheat cultivars and advanced lines using allele-specific markers and SDS-PAGE. *Crop Pasture Sci.* 61: 84–91.
- [90] Zhang Y., An X., Li X., Chen S., Gao L., Wang K., Wang S., Yan Y. 2009. Isolation and expression of a new high molecular weight glutenin subunit gene at the *Glu-D-1-2* locus from *Aegilops tauschii*. *Cereal Res. Commun.* 37: 449–457.
- [91] Zhang L.L., Zhang Y.B., Li J.L. 2010. Quality differences between NILs of wheat variety Long 97-586 possessing HMW-GS 7+8 and 7. *Sci. China Life* 53(2): 286–291.

Wheat gluten proteins and their influence on bread-making quality

Key words: wheat, gluten proteins, HMW-GS, breadmaking quality

Summary

A great deal of research attention has been focused on the study of wheat gluten proteins at the genetic, biochemical and molecular levels in the past two decades. This is indicated in the literature citations included in this review. Gluten is widely recognized as a water-insoluble network containing a complex physico-chemical system of flour components composed of polymeric glutenins and monomeric gliadins. The bread-making quality of wheat flour is largely determined by gluten proteins. The protein polypeptides, in particular the high -molecular-weight (HMW) subunits of glutenin and the low-molecular-weight (LMW) subunits of glutenin, make a major contribution on the gluten macropolymer. The rheological behavior of particular wheat dough depends on the interaction of the genotype with the environment (G x E).

Metody eliminacji zapachu płciowego knurów*

*Ewa Skrzypczak, Karolina Szulc, Anita Zaworska,
Anna Panek, Janusz Tomasz Buczyński*

*Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu,
Katedra Hodowli i Produkcji Trzody Chlewnej,
ul. Wołyńska 33, 60-637 Poznań
e-mail: ewa.skrzypczak@op.pl*

Słowa kluczowe: androstenon, skatol, zapach płciowy, zapach knurzy, kastracja, dojrzałość płciowa, immunokastracja

Wstęp

Wśród dobrze znanej nam żywności pochodzenia zwierzęcego największą preferencją cieszy się wieprzowina. Roczne spożycie mięsa, jak wynika z danych statystycznych, w niektórych krajach świata w porównaniu do Polski jest na bardzo wysokim poziomie. Od kilkudziesięciu już lat w Polsce, podobnie jak w większości krajów europejskich, prowadzi się bardzo intensywne prace zmierzające do poprawienia jakości mięsa wieprzowego. Najbardziej postrzeganymi przez konsumenta cechami jakości mięsa i gotowego produktu są: barwa, smak, zapach, wyciek soku, kwasowość, kruchość, soczystość, aromat oraz marmurkowość. Odchylenia od normy decydują o wyborze przez konsumenta mięsa, a co za tym idzie mogą być przyczyną strat dla przemysłu mięsnego i hodowcy. Na smak i zapach mięsa znaczący wpływ mają dodatki paszowe stosowane w ostatnim okresie tuczu, takie jak: mączki, oleje rybne, produkty rzepakowe. Ważnym czynnikiem dyskwalifikującym mięso do dalszej obróbki technologicznej jest zapach płciowy znajdujący się w tuszach świńskich niekastrowanych osobników [21].

Zapach mięsa tusz niekastrowanych osobników poddanych obróbce cieplnej opisywany jest przez konsumentów, jako „fekalny” lub „zwierzęcy”. Substancjami, które wpływają na wystąpienie nieprzyjemnego dla konsumenta smaku i zapachu mięsa są androstenon i skatol. Wystąpienie obu tych substancji w mięsie może być powodem

* Praca finansowana z działalności statutowej Katedry Hodowli i Produkcji Trzody Chlewnej Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu.

obniżenia jakości tuszy lub jej dyskwalifikacji [28]. Androstenon produkowany jest w komórkach Leydiga jąder oraz w korze nadnerczy i w jajnikach. Wykrył go w 1968 roku Patterson, związek ten nosi nazwę 5-alfa-androst-16-en-3-on. Androstenon o urynowym zapachu odpowiada za „knurzy zapach mięsa”. Jest on podobny pod względem budowy chemicznej do testosteronu. Feromon ten jest magazynowany w śliniankach podszczękowych knura. Ze względu na właściwości lipofilne odkłada się również w tłuszczach oraz w mięśniach. Wytwarzanie tego hormonu jest w pewnym stopniu dziedziczne [14]. Największe stężenie androstenonu $3\text{--}8\ \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ tłuszczu występuje około 240. dnia życia knura, a następnie zmniejsza się do $1\ \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$. Przy stężeniu androstenonu w tuszy poniżej $0,5\ \mu\text{g}$ na $1\ \text{kg}$ tłuszczu zapach jest niewyczuwalny.

Androstenon występuje w tłuszczu oraz w śliniankach podszczękowych. Dlatego osobniki o dużym odtuszczeniu charakteryzują się większym stężeniem zapachu knurzego. Zapach ten możemy wyczuć podczas obróbki termicznej mięsa. Występując w dużej ilości w ślinie silnie oddziałuje na lochę podczas kopulacji [28].

Drugim związkiem odpowiedzialnym za nieprzyjemny zapach mięsa jest skatol. 3-metylo-indol powstaje w jelicie grubym, jako produkt degradacji tryptofanu. Zapach knurzy jest cechą rasową. Badania dowiodły, że zapach ten występuje nie tylko u knurów, ale także u wieprzków oraz u loszek. [21].

Metody badań stężenia zapachu płciowego

W 1970 roku Jarmoluk opracował metodę hot iron test. Polegała ona na pobraniu próbki tłuszczu z grzbietu świni i podgrzaniu jej grzałką. Pod wpływem temperatury tłuszcz wydzielal knurzy zapach. Osoba przeprowadzająca doświadczenie wachała i analizując każdą próbkę notowała, która z nich wydziela najbardziej przykry zapach. Założono, że próbki, które zostaną oznaczone, jako śmierdzące podczas doświadczenia, będą wydzielały odór podczas gotowania. Następnie mięso było smażone. Specjalna komisja składająca się z 6 osób oceniała kawałki mięsa pod względem zapachu. Zapach oceniany był, jako pożądany lub niepożądany. Jednakże podczas doświadczenia wykazano, że każda osoba ma różną wrażliwość na nieprzyjemny smak i zapach mięsa i wyniki nie były identyczne. Korelacja między osobami z komisji wynosiła od 0,04 do 0,62. Metoda ta jest metodą szybką i tanią, dlatego można wykonać wiele testów w krótkim czasie [12].

W 1997 r. Annor-Frempong wykonał próbę sensoryczną, dzięki której mógł opisać zapach androstenonu i skatolu. Metoda ta została nazwana panelem zmysłowym. W badaniu tym brało udział 10 kobiet w wieku 30–60 lat. Zostały one specjalistycznie przeszkolone tak, aby wyczuwać i rozpoznawać oba zapachy. Pobrano próbki z mięśnia najdłuższego grzbietu od 50 knurów i 50 loszek. Następnie podgrzano je do temperatury 100°C . Komisja oceniała na raz po 4 próbki. Kobiety miały za zadanie opisywać zapach za pomocą słów takich jak: zapach ostry, zapach

środku na mole, amoniaku, potu, brudu, pasternaku, zapach wywołujący ból głowy, zapach kiszonki. Oceniono, że skatol przypomina najbardziej środek na mole. Androstenon natomiast podobny jest do zapachu potu, kiszonki, pasternaku. Doświadczenie to pokazało, że oba te hormony są bardziej wyczuwalne u knurków niż u loszek [2].

Rok później Annor-Frempong skonstruował nos elektroniczny. Jest to szybka metoda oceniająca poziom odoru. Niestety nos elektroniczny nie rozróżniał, czy zapach jest spowodowany przez androstenon czy skatol. Zamiast tego używany jest model matematyczny, który poprzez kombinacje poziomu androstenonu i skatolu wylicza koncentrację zapachu knura. Nos elektroniczny zbudowany jest z 12 płytkowych przewodzących sensorów polimerycznych, które w połączeniu ze schematami rozpoznawania wzorów mierzą intensywność odoru. Wartości graniczne do sklasyfikowania zapachu jako odoru to 0,5 ppm androstenonu i 0,2 ppm skatolu w tłuszczu [2]. Technika absorpcji i desorpcji może być stosowana w temperaturach pokojowych dzięki temu metodę tę można wykorzystywać w rzeźniach. Zbadano korelację między wynikami 10 kobiet a nosem elektronicznym. Wynosiła ona 0,78. Kobiety nie potrafiły odróżnić zapachu skatolu i androstenonu w małych stężeniach.

Kolejnym sposobem na zbadanie stężenia zapachu płciowego, była ocena smaku i zapachu próbek mięsa przez konsumentów z 7 różnych krajów. Badania te przeprowadzili Bonneau i in. w 2000 roku [4], natomiast technikę tych badań opisał Mathews panelem konsumenckim [19]. Uwzględniono w nich zarówno knurki jak i loszki. Tusze ze świń posegregowano w grupy w zależności od poziomu skatolu. Poziom ten wyznaczono za pomocą testu ELISA. Próbkę mięśni międzybrownych podano 1080 konsumentom. Każda z osób dostała 5 próbek i miała je ułożyć według kolejności pod względem intensywności smaku i zapachu. Wyniki badań pokazały, że skatol w większym stopniu przyczynia się do powstania niepożądanego zapachu niż androstenon. Jednak wykazano, że na smak oba związki mają taki sam wpływ.

Kastracja

Kastracja (od wł. *castrare*) nazywana również wytrzebieniem. Jest to jedna z metod sterylizacji, która polega na chirurgicznym usunięciu gonad męskich (jąder) lub żeńskich (jajników). Efektem kastracji jest bezpłodność. Oprócz tego wywołuje zaburzenia gospodarki hormonalnej organizmu [22]. W hodowli zwierząt zabieg ten wykonywano i wykonuje się u zwierząt przeznaczonych na tucze w celu usunięcia niekorzystnego zapachu. Zabieg ten stanowi obecnie najczęściej stosowaną metodę przeciwdziałającą pojawianiu się w tkance tłuszczowej i mięsie świń zapachu knura, co związane jest z obecnością w tych tkankach androstenonu i skatolu.

Celem kastracji jest także pozbowienie samców cech płciowych, w tym przede wszystkim nadmiernej agresywności, która stanowi poważne utrudnienie, a niekiedy nawet zagrożenie dla producentów i hodowców świń [23]. Zabieg kastracji dotyczy również samic, jednakże w mniejszym stopniu. W Polsce kastracja chirurgiczna budzi

sprzeciw społeczny, szczególnie gdy jest wykonywana bez znieczulenia. W Unii Europejskiej zabieg kastracji poprzez stosowanie innych środków niż przerywanie ciągłości tkanek dozwolony jest bez znieczulenia u prosiąt do 7 dnia po urodzeniu.

Od 2009 roku w Szwajcarii kastracja chirurgiczna bez znieczulenia, bez względu na wiek prosiąt, jest zabroniona. W Norwegii całkowity zakaz kastracji chirurgicznej będzie obowiązywać od 2015 roku. Według polskich przepisów prawnych kastracja chirurgiczna polegająca na wycięciu jąder bez znieczulenia jest niedopuszczalna. Kastracja knurków po 7 dniu życia powinna być przeprowadzona wyłącznie po zastosowaniu środka znieczulającego i dodatkowego długotrwałego znieczulenia podanego przez lekarza weterynarii [22].

Znieczulenie podawane zwierzęciu przed zabiegiem ma za zadanie zatrzymać impulsy nerwowe, które docierają do mózgu z okolic jąder. Anestezja może być na różnym poziomie w zależności od miejsca znieczulenia, jak i mocy podanego środka. Jedną z metod jest znieczulenie ogólne za pomocą dwutlenku węgla. Przed kastracją prosięta są usypiane CO₂. Metoda ta jest bardzo popularna w Szwecji. W hodowli znieczulenie ogólne za pomocą CO₂ zostało dopuszczone od 2009 roku. Optymalny efekt uśpienia osiąga się, kiedy prosię dostaje mieszaną 70% CO₂ i 30% O₂ przez około minutę. Uśpione prosię po minucie budzi się, a po dwóch minutach może być dopuszczone do maciory. Jednak istnieje tu cienka granica między śmiercią a uśpieniem zwierzęcia [7].

Znieczulenie preparatami NSAIDs (Non-Steroidal Anti Inflammatory Drugs). Środki te są często stosowane do znieczulenia oraz przyspieszania rekonwalescencji poprzez hamowanie impulsu bólu w drodze do mózgu [11]. Preparat działa znieczulająco przez pół do jednej doby i w zasadzie nie daje pełnego znieczulenia podczas samej kastracji. Efekt znieczulenia osiągany jest przede wszystkim po zabiegu i w ten sposób przyspiesza gojenie się ran [15]. Preparaty, które stosuje się najczęściej na trzodzie chlewnej to Meloxicam (Metacam), Ketoprofen i Flunixin. Metabolizm NSAIDs przebiega w różny sposób w zależności od preparatu. W większości przypadków rozkładany jest w wątrobie i wydalany przez nerki [3].

Poziom kortyzolu we krwi stosowany jest, jako wskaźnik stresu i bólu. Kortyzol powoduje zwiększanie stężenia cukru, co jest wskazane w reakcji na stres, stąd jego nazwa potoczna – hormon stresowy. Dlatego też wielu naukowców stosuje metodę mierzenia poziomu kortyzolu, by określić poziom bólu i stresu podczas kastracji [5]. W Niemczech doświadczenie wykonane przez Heinritzi i in. [10] wykazało, że u prosiąt po podaniu NSAIDs na 15 minut przed kastracją, poziom kortyzolu nie wzrastał w tak szybkim stopniu. Inne doświadczenie Zonerlanda i Verbraaka [30] dowiodło, że prosięta którym podano NSAIDs w postaci meloxicamu manifestowały mniej reakcji związanych z bólem. W Niemczech i w Danii w 2009 roku wprowadzono obowiązek znieczulenia kastrowanych prosiąt NSAIDs.

PIGCAS jest skrótem od wyrażenia „piglet castration – kastracja prosiąt”. Jest to nazwa projektu prowadzonego w ramach 6 Programu Ramowego Unii Europejskiej

pod nazwą „Podejście, praktyka i sposób kastracji prosiąt w Europie”. Projekt ten dostarcza nam informacji dotyczących kastracji świń [25]. Informacje te mają wspomagać UE w dalszych działaniach dotyczących tego zabiegu. Informacje dotyczące kastracji były zbierane w krajach Unii Europejskiej, Norwegii oraz w Szwajcarii przez krajowych przedstawicieli. Kwestionariusze zostały wysłane do hodowców, lekarzy weterynarii, służb zajmujących się dobrotanem trzody chlewnej oraz do przedstawicieli przemysłu mięsnego. Obejmowały one możliwie wszystkie przypadki i sytuacje dotyczące kastracji prosiąt. W większości krajów Europy kastracji prosiąt poddawane jest ok. 80–100% knurków (w chowie masowym). Wyjątki: Irlandia i Wielka Brytania. W obu tych krajach nie kastruje się knurków oraz w krajach Południowej Europy (Hiszpania, Portugalia, Cypr) odsetek kastrowanych knurków jest niewielki [26].

W większości krajów średni wiek kastracji prosiąt wynosi około 3–7 dni po urodzeniu. Są jednak wyjątki : Portugalia (17 dni), Czechy (9 dni), Polska (12 dni), Litwa (9 dni), Norwegia (10 dni) i Węgry (8,5 dnia) [20].

Immunokastracja

W 1998 roku w Australii i Nowej Zelandii wprowadzono szczepienie knurków, jako alternatywną metodę eliminacji zapachu knura. Później tę metodę wprowadzono w Chile, Korei, w Meksyku, w RPA oraz w Szwajcarii. Metoda immunokastracji polega na podawaniu analogów czynnika uwalniającego gonadotropinę GnRF. Analog łączy się z nośnikiem białkowym i dzięki temu determinuje właściwości antygenu. W Nowej Zelandii oraz w Australii stosuje się implanty firmy Peptech. Zawierają one deslorelinę czyli syntetyczny analog GnRH.

W roku 2009 na polskim rynku pojawił się produkt firmy Pfizer. Jest to szczepionka Improvac przeciw zapachowi knura. Rozwój i funkcje jąder są kontrolowane przez czynnik uwalniający gonadotropiny, który jest wydzielany z podwzgórza. GnRF wiąże się w przysadce mózgowej ze specyficznymi receptorami i powoduje uwalnianie hormonu luteinizującego (LH) oraz hormonu folikulotropowego (FSH). LH jak i FSH reguluje wydzielanie hormonów w jądrach, w tym testosteronu i androstenonu [23].

Improvac jest niekompletnym analogiem czynnika, który uwalnia gonadotropiny GnRF połączone z nośnikiem białkowym. Stymuluje on układ immunologiczny do produkcji przeciwciał przeciwko endogennie uwalnianemu GnRF. Swoiste przeciwciała neutralizują czynnik uwalniający gonadotropiny. Dzięki temu nie uwalniają się hormony gonadotropowe FSH i LH [21]. Wielkość jąder zmniejsza się 2–3-krotnie w porównaniu do prosiąt nieszczepionych. Udowodniono, że Improvac jest bezpieczny dla knurków w wieku od 8. tygodnia. Szczepionka powinna być stosowana dwukrotnie w odstępach, co najmniej 4 tygodni, podawana za pomocą specjalnego aplikatora w grzbietową okolicę szyi tuż za małżowiną uszną. Termin podania

pierwszej dawki nie jest konkretny, ale druga dawka powinna być podana na 4–6 tygodni przed ubojem. Wątroba w tym czasie usuwa z organizmu substancje odpowiedzialne za zapach. Zapach knurzy znika po dwóch tygodniach od drugiego szczepienia. Działanie szczepionki utrzymuje się do około 8 tygodni i po tym czasie wielkość i funkcje jąder wracają do pierwotnego stanu. Zaletą jest zerowy okres karencji, zniesienie bólu i stresu. Po drugim szczepieniu można się spodziewać osłabienia typowych zachowań samców. Objawy dominacji oraz agresywność wobec innych samców z sąsiednich kojców zanikają [24].

Największą wadą szczepionki Improvac jest możliwość samoiniekcji. Osoby, które podają ten produkt muszą zachować szczególną ostrożność. Samoiniekcja może wywołać u ludzi takie same efekty jak u świń.

Doświadczenie z zastosowaniem agonisty GnRH

W latach 2001–2004 prowadzono badania na jednej z ferm trzody chlewnej w województwie opolskim. Badania dotyczyły sposobów obniżenia androstenonu innymi metodami niż kastracja. Jedno z doświadczeń obejmowało zastosowanie agonisty GnRH do zahamowania somatycznego rozwoju układu płciowego knurków. W doświadczeniu wykorzystano pięć grup zwierząt. Pierwszą grupę poddano działaniu GnRH w 91 dniu życia, drugiej grupie implantację wykonano w 119 dniu, a w grupie trzeciej w 147 dniu. Grupę kontrolną stanowiły knurki. Ostatnią grupę stanowiły wieprzki, które były poddane kastracji chirurgicznej w pierwszym tygodniu życia. Implanty, które zawierały 4,7 mg desloreliny, podano podskórnym za lewym uchem zwierzęcia.

Doświadczenie dowiodło, że bez względu na długość działania desloreliny nastąpiło zatrzymanie wzrostu jąder oraz obniżenie koncentracji androstenonu w słońniku knurków. U wszystkich osobników, którym podano agonistę GnRH, zanotowano obniżenie poziomu testosteronu nawet do wartości porównywalnych do kastratów [28].

Wpływ długości dnia na dojrzałość płciową

W jednym z doświadczeń próbowano określić wpływ długości dnia na rozwój i wzrost gonad oraz dodatkowych gruczołów płciowych. Doświadczenie przeprowadzono na 240 tucznikach – loszkach, knurkach i wieprzkach. Odnotowano, że wszystkie grupy świń, które brały udział w doświadczeniu, uzyskały wyższe przyrosty masy ciała w okresie skracania się dnia. Najniższe przyrosty masy stwierdzono u loszek. Różnice w przyrostach masy ciała między knurkami i wieprzkami były niewielkie. Wykazano, że zarówno loszki jak i knurki potrzebowały mniej paszy na 1 kg przyrostu niż wieprzki. U knurków poddanych ubojowi w miesiącach zimowych

zanotowano średnio $8,7 \text{ ng} \cdot \text{ml}^{-1}$ testosteronu we krwi. Różnica między stężeniem tego hormonu we krwi u zwierząt ubijanych zimą a zwierząt ubijanych latem wynosiła $5,3 \text{ ng} \cdot \text{ml}^{-1}$. Androstenon stwierdzono również u loszek i u wieprzków, jednak w ilościach mniejszych, dlatego tusze tych zwierząt zostały zakwalifikowane do grupy, w której poziom androstenonu nie przekraczał $0,5 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ [28].

Produkcja tuczników 90 kg

W Irlandii i w Wielkiej Brytanii świnie ubijane są zanim osiągną dojrzałość płciową i zanim rozpocznie się produkcja androstenonu i skatolu. Rozwiązuje to problemy zapachu knurzego w mięsie [8]. Niekastrowane knurki lepiej wykorzystują paszę i odkładają więcej białka, dlatego przyrosty są lepsze. Dzięki lepszemu wykorzystaniu paszy koszty produkcji mięsa są mniejsze [27].

Mięso niekastratów jest chudsze i bardziej pożądane przez konsumentów ze względu na niski poziom tłuszczu i wysoki poziom nienasyconych kwasów tłuszczowych. Problemem przy stosowaniu tej metody jest fakt, że dojrzewanie płciowe niestety przypada w różnych terminach, co utrudnia zapewnienie niskiego poziomu androstenonu w mięsie [18]. W Polsce mięso niekastrowanych knurków o masie poniżej 80 kg jest uważane za mięso pełnowartościowe. Jednak pojawia się problem, przy skupie takiego mięsa. Największymi przeciwnikami wykorzystywania tusz knurków, jako materiału rzeźnego są przedstawiciele przemysłu mięsnego. Dla nich mięso „knurze” to źródło problemów związanych z zapachem produktów mięsnych i jakością mięsa.

Wpływ paszy na poziom zapachu knurzego

Czysta skrobia ziemniaczana jest trudno rozkładalna w układzie pokarmowym i dostarcza mało energii. Lösel i Claus [17] badali, jak różne dawki ciężkostrawnej skrobi ziemniaczanej mogą wpływać na tworzenie i odkładanie się skatolu w tkankach. Wyniki pokazały, że zawartość skatolu w tkance tłuszczowej i w jelicie grubym maleje wraz ze wzrostem ilości surowej skrobi ziemniaczanej w paszy. Najniższy poziom skatolu osiągnięto w grupie, której podano 40% skrobi, jednak bardzo podobny wynik uzyskała grupa z 30% zawartością tego składnika. Wyszukiwano z tego wnioski, że optymalną dawkę skrobi, która umożliwiłaby ograniczenie produkcji skatolu byłaby 20–40-procentowa zawartość surowej skrobi ziemniaczanej w paszy.

Kwas masłowy jest krótkim kwasem tłuszczowym, który powstaje przy rozkładzie ciężkostrawnych węglowodanów w jelicie grubym. Istnieją dowody na to, że kwas masłowy hamuje apoptozę w jelicie grubym. Dzięki temu znajduje się tam mała ilość tryptofanu, z którego mogłyby być tworzone skatol. W doświadczeniach Clausa

i in. [6] badano czy skrobia ziemniaczana może obniżyć apoptozę w jelicie grubym. Podzielono wykastrowane osobniki na 2 grupy, gdzie grupa kontrolna (I) dostawała lekkostrawną skrobię, a grupa (II) dawkę paszową z 57,8% zawartością surowej skrobi ziemniaczanej. Wyniki wykazały, że ilość kwasu masłowego w kale wynosiła $136 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ w grupie kontrolnej. W drugiej grupie zawartość kwasu masłowego wyniosła $65 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$. Spowodowało to zmniejszenie apoptozy w śluzówce jelita oraz obniżenie pH śluzu jelitowego. Dzięki temu obniżył się poziom skatolu w plazmie krwi i w tkance tłuszczowej.

Korzeń cykorii jest bogatym źródłem błonnika. Zawiera dużo fruktooligosacharydu o nazwie inulina. Inulina fermentuje w jelicie grubym, przez co redukuje ilość bakterii ważnych w produkcji skatolu [13]. Xu i in. w 2002 roku przeprowadzili badania *in vitro* z kałem [29]. Podawali 0,5%, 1% oraz 1,5% inuliny by zbadać przemianę tryptofanu w skatol. Autorzy spostrzegli, że wysoka ilość inuliny hamowała rozwój *Escherichia coli* i *Clostridium* oraz zmniejszała koncentrację i szybkość produkcji skatolu. W 2005 roku Hansen przeprowadził doświadczenia z różnymi mieszankami cykorii w paszy [9]. Pierwsza grupa dostawała paszę z zawartością 15% czystej inuliny, drugiej podawano 12,2% czystej inuliny. Dieta składała się z 25% surowego korzenia cykorii lub 25% suszonego korzenia cykorii, lub 14% wyekstrahowanej inuliny. W grupie pierwszej (15% czystej inuliny) zaobserwowano spadek poziomu skatolu we krwi już po 3 dniach trwania doświadczenia. Stwierdzono, że w każdej grupie obniżył się poziom skatolu. Dlatego twierdzić można, że dodatek inuliny w dawkach pokarmowych pozwala obniżyć stężenie nieprzyjemnego zapachu mięsa. Stosowanie cykorii nie tylko pozwala usunąć knurzy zapach, ale działa również przeciwwzapalnie, przeciwbiegunkowo oraz działa przeciw dezynтерии świń [1].

Podsumowanie

Od kilkudziesięciu już lat w Polsce, podobnie jak w większości krajów europejskich, prowadzi się bardzo intensywne prace zmierzające do poprawienia jakości mięsa wieprzowego. Substancjami, które wpływają na wystąpienie nieprzyjemnego dla konsumenta smaku i zapachu mięsa są androstenon i skatol.

Na bieżąco prowadzone są badania nad eliminacją tych związków z organizmów zwierząt. Prowadzona jest selekcja oraz dobór do hodowli ras oraz linii knurków, które nie wykazują zapachu płciowego. Najczęściej stosowaną metodą w Unii Europejskiej jest kastracja chirurgiczna. Zabieg ten budzi sprzeciw społeczny, ponieważ wykonywany jest w większości krajów bez znieczulenia. Podejmowane są próby zastąpienia metody kastracji chirurgicznej przez wykorzystywanie związków chemicznych niszczących gonady, ograniczenie funkcji jąder poprzez iniekcje hormonów, obniżenie masy ubojowej zwierząt oraz przez wykorzystanie określonych warunków środowiska, które pozwalają wyeliminować z tuszy nieprzyjemny zapach. Niektórzy hodowcy pozostają przy naturalnych metodach i wykorzystują inulinę,

czystą skrobię ziemniaczaną oraz kwas masłowy, jako dodatek paszowy. Dobroczynne działanie tych dodatków korzystnie wpływa na poziom skatolu i androsteronu w organizmie.

Podsumowując metody eliminacji zapachu płciowego knurów należałoby podkreślić korzyści, jakie można osiągnąć odchodząc od rutynowej kastracji chirurgicznej na rzecz nowych sposobów eliminacji „zapachu knurzego” w mięsie. A najważniejszym aspektem w tym działaniu jest ograniczenie bólu i stresu zwierząt.

Literatura

- [1] Andersson K., Schaub A. 1996. Okastrerade hangrisar för köttproduktion. Informationsavdelningen, SLU, Uppsala Fakta Husdjur, Mottagits av Gunnar Johansson. <http://chaos.bibul.slu.se/sll/slu/fakta_husdjur/FHD96-02/FHD96-02.HTM>.
- [2] Annor-Frempong I.E., Nute, G.R. 1997. The problem of taint in pork-III. Odour profile of pork fat and the interrelationships between androstenone, skatole and indole concentrations. *Meat Sci.* 47: 1–2, 63–76.
- [3] Bergsten C. 2009. Behandling med NSAID till nötkreatur, får, get och gris Nyrekommandation. Information från Läkemedelsverket, Supplement 1: 4–12.
- [4] Bonneau M., Walstra P., Claudi-Magnussen C. 2000. An international study on the importance of androstenone and skatole for boar taint: IV. Simulation studies on consumer dissatisfaction with entire male pork and the effect of sorting out carcasses on the slaughter line, main conclusions and recommendations. *Meat Sci* 54, 285–295.
- [5] Borell E., Baumgartner M. 2009. Animal welfare implications of surgical castration and its alternatives in pigs. *Animal* 3(11):1488–1496.
- [6] Claus R., Lösel D., Lacorn M., Mentschel J., Schenkel H. 2003. Effects of butyrate on apoptosis in the pig colon and its consequences for skatole formation and tissue accumulation. *J. Anim. Sci.* 81: 239–248.
- [7] Geritzen M.A., Kluiwers-Poodt M., Reimert H.G.M., Hindle V., Lambooij E. 2008. Castration of piglets under CO₂-gas anaesthesia. *Animal* 2:11,1666–1673.
- [8] Hansen E. 2010. Alternativ till obedövad kastrering av smågrisar – Ur ett ekonomiskt och djurhälsomässigt perspektiv. Sektionen för Ekonomi och Teknik: 1–65.
- [9] Hansen L.L. 2005. The effect of feeding different concentration of dried chicory roots (*Cichorium intybus* L.) for 7, 14 or 21 days prior to slaughter on the quality characteristics of meat from entire male pigs. Part I: Animal production and boar taint chemical measurements. Report. Danish Institute of Agriculture Science, Research Centre Foulum, Tjele, Denmark: 15.
- [10] Heinritz K., Zöls S., Ritzmann M. 2006. Possibilities of pain-reduction in castration of piglets., Proceedings of the 19th IPVS Congress, Copenhagen, Denmark: 289
- [11] Hultén F., Nyman G. 2009. Behandling med NSAID vid akut smärta hos nötkreatur och gris. Information från Läkemedelsverket, S. 1:2009, Bakgrundsdokumentation: 32–38.
- [12] Jarmoluk L., Martin A.H. 1970. Detection of taint (sex odor) in pork. *Can. J. Anim. Sci.* 50: 750–752.
- [13] Jensen M.T., Hansen L.L. 2006. Feeding with chicory roots reduces the amount of odorous compounds in colon and rectal contents of pigs. *Anim Sci* 82: 369–376.
- [14] Johansson G. 2009. Kastration av smågrisar – Hur går diskussionerna?. Veterinärkongressen. Uppsala, Sverige, 5–6 November: 1–56.
- [15] Kluiwers-Poodt M., Hopster H., Spoolder H.A.M. 2007. Castration under anaesthesia and or analgesia in commercial pig production, Rapport: 85 Animal Sciences Grup van Wageningen UR, ISSN: 1570–8616..
- [16] Laue A., Agergaard N., Jensen M.T., Jensen B.B. 1997. Effect of tryptophan infusion on the production of indole derivatives in the hind gut and absorption to the portal vein. Boar taint in male pigs. Proceedings of a meeting of the EAAP working group „Production and Utilization of Meat from Entire Male Pigs”. EAAP Publication no. 92, Stockholm, Sweden, 1–3 Wageningen Pers.: 58–61.
- [17] Lösel D., Claus R. 2005. Dose-dependent effects of resistant potato starch in the diet on intestinal skatole formation and adipose tissue accumulation in the pig. *J. Vet. Med.* 52: 209–212.
- [18] Lundström K., Rydhmer L., Andersson K., Zamaratskaia G., Andersson K. 2004. Klarar vi att sluta kastrera grisar? SLF Rapport 68, Jordbrukskonferensen 2004. SLU Uppsala. ISSN 1104-6082: 1–5.

- [19] Matthews K.R., Homer D.B., Punter P., Béague M-P., Gispert M., Kempster A.J., Agerhem H., Claudi-Magnussen C., Fischer K., Siret F., Leask H., Font M., Furnols M., Bonneau M. 2000. An international study on the importance of androstenone and skatole for boar taint: III. Consumer survey in seven European countries. *Meat Sci.* 54: 271–283.
- [20] Migdał W., Fredriksen B., Bonneau M., Prunier A., Ouedraogo A., Oliver M.A., Font I, Furnols M., Lundström K., Tuytens F., Edwards S., Von Borell E., De Roest K., Kupper T., Paściak P., Migdał Ł. 2008. Kastracja prosiąt w Europie. *T. Chł.* 5: 88–93.
- [21] Migdał W., Migdał Ł. 2009. Wykastrować zapach? *Magazyn Przemysłu Mięsnego, Jakość* 11–12: 44–46.
- [22] Migdał W., Żvković B., Migdał Ł. 2009. Piglet castration. *Biotechnology in Animal Husbandry* 25(5–6): 839–847.
- [23] Pejsak Z., Truszczyński M. 2009. Immunologiczna kastracja knurów. *Życie Weterynaryjne* 84(5): 374–376.
- [24] Pfizer: <http://www.improvac.com/sites/improvac/en-NZ/pages/productoverview.aspx>.
- [25] PIGCAS <http://w3.rennes.inra.fr/pigcas/index.htm>.
- [26] REPORT OF PIGCAS WP2: Practice. Assessment of the extent of the practice of castration and how it is performed in different European countries. PIGCAS Project, Sine Loco: 1–35.
- [27] Simonsson A., Andersson K., Andersson P., Dalin A-M., Jensen P., Johansson E., Jonasson L., Olsson A.C., Olsson O. 1997. *Svinboken*. LT's förlag. Stockholm: 140–185.
- [28] Tuz R. 2008. Zapobieganie występowaniu zapachu płciowego w tuszach niekastrowanych chirurgicznie knurków. *Zeszyty Naukowe AR w Krakowie Rozprawy* 446.: 323 ss.
- [29] Xu Z.R., Hu C.H., Wang, M.Q. 2002. Effects of fructooligosaccharide on conversion of L-tryptophan to skatole and indole by mixed populations of pig fecal bacteria. *J. Gen. Appl. Microbiol.* 48: 83–89.
- [30] Zonderland J. J., Verbraak J. 2007. Castration under anaesthesia and/or analgesia in commercial pig production. 3. Effect of anaesthesia and analgesia on piglet behavior during subsequent days. Anm. Sci. Group, Wageningen UR, Report 85, 3: 17–39.

Methods of eliminating the sexual odour of boars

Key words: androstenone, skatole, sexual odour, the smell of boar, castration, sexual maturity, immunocastration

Summary

Similarly to other European countries, for several decades Poland has been working very intensively on improvement of the quality of pork. Androstenone and skatole are the substances which cause meat to have the taste and odour which are unpleasant to the consumer.

There is systematic research on elimination of those compounds from animal organisms. The breeds and lines of boars without sexual odour are selected for breeding. Surgical castration is the most frequently applied method in the European Union. There is social opposition to the surgery, because in most countries it is carried out without anaesthesia. There are attempts to replace the methods of surgical castration with the application of chemical compounds which destroy the gonads, to limit the testicle function with hormonal injections, to reduce the animals' slaughter weight and to take advantage of certain environmental conditions which enable elimination of the odour from the carcass. Some breeders use only natural methods and apply inulin, pure potato starch and butyric acid as feed additives. The beneficial effect of those additives positively influences on the skatole and androstenone level in organism.

Wpływ kryzysu ekonomicznego na sytuację gospodarczą i społeczną w krajach UE

Dorota Czykier-Wierzba

*Katedra Finansów, Uniwersytet Gdański
ul. Armii Krajowej 101, 81-824 Sopot
e-mail: dwierzba@wzr.ug.edu.pl*

Słowa kluczowe: Unia Europejska, kryzys ekonomiczny, kraje członkowskie, sytuacja gospodarcza i społeczna, pakiety stymulacyjne

Wprowadzenie

Po upadku w 1991 roku ZSRR do połowy 2007 roku gospodarka światowa funkcjonowała bez zakłóceń. Powszechne było wówczas przekonanie, że globalizacja, będąca procesem postępującej integracji rynków towarów, kapitału i siły roboczej oraz technologii i informacji w jeden wspólny rynek światowy [11], zapewnia korzyści wszystkim¹. W połowie 2007 roku kryzys finansowy, który rozpoczął się w Stanach Zjednoczonych i w Europie Zachodniej, błyskawicznie objął swoim zasięgiem niemal cały świat. Swoje apogeum osiągnął kryzys we wrześniu 2008 roku w postaci spektakularnego bankructwa dwóch amerykańskich banków: Washington Mutual i Lehman Brothers.

Kryzys realny, tzn. recesja, rozpoczął się w Europie Zachodniej w III kwartale 2008 roku, a w Stanach Zjednoczonych w IV kwartale 2008 roku. Głównymi kanałami rozprzestrzeniania się globalnego kryzysu był głęboki spadek obrotów handlu światowego oraz spadek inwestycji zagranicznych².

Wpływ kryzysu na sytuację ekonomiczną i społeczną w poszczególnych krajach UE był zróżnicowany. Wynikało to w dużej mierze z różnych jego przyczyn. W większości krajów przyczyną kryzysu był brak dyscypliny finansów publicznych

¹ Dopiero znacznie później stwierdzono, że beneficjentami procesu globalizacji są przede wszystkim korporacje transnarodowe [14].

² Według szacunków MFW w 2009 roku wolumen handlu światowego zmniejszył się o 12% [16].

i nie stosowanie przez Komisję Europejską sankcji wobec krajów nie przestrzegających tej dyscypliny. W przypadku zaś Hiszpanii kryzys spowodowany został również pęknięciem bańki spekulacyjnej na rynku nieruchomości [7]³. Jeżeli zaś chodzi o Irlandię to kryzys w tym kraju wywołany został wieloma przyczynami, w tym m.in. wysokim stopniem zależności gospodarki irlandzkiej, a zwłaszcza sektora wytwórczego, od kapitału zagranicznego, postępującą nierównowagą gospodarki amerykańskiej, głównego inwestora w Irlandii, stopniową utratą konkurencyjności przez gospodarkę Irlandzką, zapaścią systemu bankowego i w związku z tym koniecznością udzielenia przez rząd Irlandii pomocy bankom itp. [19]. W Grecji zaś przyczyn obecnego kryzysu należy upatrywać w ambiwalentnej polityce gospodarczej prowadzonej przez to państwo oraz „podwójnej” statystyce makroekonomicznej na wzór „podwójnej rachunkowości” prowadzonej przez niektóre firmy [6].

Celem artykułu jest przedstawienie gospodarczych i społecznych skutków kryzysu w krajach UE.

Gospodarcze i społeczne skutki kryzysu w krajach UE

Wpływ ostatniego kryzysu na sytuację gospodarczą i społeczną był w poszczególnych krajach UE-27 zróżnicowany. Świadczyć o tym może skala zmian takich podstawowych wielkości makroekonomicznych jak: stopa wzrostu, inwestycje, eksport, import, zatrudnienie, bezrobocie, deficyt, dług publiczny itp.

Jeżeli chodzi o PKB to już w 2008 roku nastąpił jego spadek w siedmiu krajach Unii, przy czym najwyższy był on w Estonii (o 5,1% w porównaniu z 2007 rokiem) i na Łotwie (o 4,2%). Już jednak w 2009 roku, wraz z pogłębieniem się kryzysu, spadek PKB wystąpił we wszystkich krajach UE-27 (z wyjątkiem Polski). Warto, jak sądzę, podkreślić, że pomimo niższego niż w latach poprzednich tempa wzrostu gospodarczego Polska była jedynym krajem, w którym miał miejsce niewielki, bo wynoszący 1,7%, wzrost gospodarczy⁴. Średnio w Unii PKB obniżył się w 2009 roku o 4,2%. Największy jednak jego spadek miał miejsce, jak wynika z danych zawartych w tabeli 1, w krajach bałtyckich (na Łotwie o 18%, na Litwie o 14,7%, w Estonii o 13,9%), nieco niższy był on w Słowenii, Finlandii, Irlandii i Rumunii (od 7 do 8%). W konsekwencji obniżenia się PKB nastąpił w krajach UE jego spadek na głowę mieszkańca. Spowodowało to pogorszenie się w 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, relacji PKB na 1 mieszkańca do średniej unijnej w trzynastu krajach, w tym na Łotwie o 9 pkt. proc., na Litwie i w Luksemburgu po 8 pkt. proc. w Finlandii i Irlandii

³ Aktualnie w Hiszpanii na nabywców czeka 700 tys. nowych mieszkań. W związku z tym ceny gruntów budowlanych systematycznie spadają. [7].

⁴ Szacuje się, że w 2009 roku ponad połowa wzrostu gospodarczego została osiągnięta w Polsce dzięki wykorzystaniu funduszy strukturalnych [17: 6].

Tabela 1. Zmiany wybranych wielkości makroekonomicznych w krajach Unii Europejskiej w 2009 r. w porównaniu z 2008 r. (w proc.) [5, 23]

Kraj	PKB	Konsumpcja ludności	Inwestycje	Zatrudnienie	Eksport	Import	Jednostkowe koszty pracy	Deficyt sektora publicznego	Dług publiczny
UE-27	-4,2	-1,7	-12,1	-2,0	-12,6	-12,4	-	-6,8	73,6
Austria	-3,9	+1,3	-8,8	-0,9	-16,1	-14,4	-	-5,3	66,5
Belgia	-2,8	-0,3	-5,3	-0,8	-11,6	-11,1	+4,3	-6,0	96,7
Bulgaria	-4,9	-3,5	-29,0	-2,0	-10,3	-21,5	-	-3,9	14,8
Cypr	-1,7	-3,0	-12,0	-0,4	-11,8	-19,8	+6,3	-6,1	56,2
Czechy	-4,1	-0,2	-7,9	-2,0	-10,8	-10,6	+3,1	-5,9	35,4
Dania	-4,7	-4,6	-13,0	-2,6	-10,2	-13,2	+4,3	-2,7	41,6
Estonia	-13,9	-18,4	-32,9	-9,0	-18,7	-32,6	+0,4	-1,7	7,2
Finlandia	-8,0	-1,9	-14,7	-2,9	-20,3	-18,1	+7,7	-2,2	44,0
Francja	-2,6	+0,6	-7,1	-1,8	-12,4	-10,7	+3,0	-7,5	77,6
Grecja	-2,3	-1,8	-11,4	-0,9	-20,1	-18,6	+3,9	-13,6	115,1
Hiszpania	-3,7	-4,2	-16,0	-6,6	-11,6	-17,8	+0,8	-11,2	53,2
Holandia	-3,9	-2,5	-12,7	-0,1	-7,9	-8,5	+5,2	-5,3	60,9
Irlandia	-7,6	-7,2	-31,1	-7,8	-4,1	-9,7	-0,6	-14,3	64,0
Litwa	-14,7	-17,7	-40,0	-8,2	-12,7	-28,4	-2,7	-8,9	29,3
Luksemburg	-3,7	+0,3	-19,2	+1,1	-8,2	-10,3	-7,6	-0,7	14,5
Łotwa	-18,0	-24,1	-37,3	-11,9	-14,1	-35,5	+7,0	-9,0	36,1
Malta	-2,1	0,0	-16,3	-0,6	-7,6	-10,6	+4,0	-3,8	69,1
Niemcy	-4,7	-0,2	-10,1	-0,1	-14,3	-9,4	+5,3	-3,3	73,2
Polska	+1,7	+2,0	-1,1	-0,7	-6,8	-12,4	+1,7	-7,1	51,0
Portugalia	-2,6	-1,0	-11,9	-2,3	-11,8	-10,9	+3,8	-9,4	76,8
Rumunia	-7,1	-10,6	-25,3	-3,3	-5,5	-20,6	+11,4	-8,3	23,7
Słowacja	-4,7	-0,7	-10,5	-2,0	-16,5	-17,6	+7,8	-6,8	35,7
Słowenia	-8,1	-0,8	-21,6	-2,6	-17,7	-19,7	+7,9	-5,5	35,9
Szwecja	-5,1	-0,8	-16,0	-2,2	-12,4	-13,2	+4,7	-0,5	68,1
Węgry	-6,7	-7,9	-9,2	-3,0	-9,6	-14,6	+2,3	-4,0	78,3
W. Brytania	-5,0	-3,3	-15,1	-2,0	-11,1	-12,3	+5,8	-11,5	68,1
Włochy	-5,0	-1,7	-12,1	-1,1	-19,1	-14,5	-0,6	-5,5	115,8

po 6 pkt. proc., w Estonii o 5 pkt. proc., w Holandii i Słowenii po 4 pkt. proc., w Rumunii o 3 pkt. proc. Natomiast w grupie krajów, które w 2009 roku osiągnęły poprawę wskaźnika PKB na 1 mieszkańca do średniej unijnej były: Polska o 4 pkt. proc, Cypr i Dania po 2 pkt. proc., Belgia, Estonia i Niemcy po 1 pkt. proc. [5: 12,13]. W 2009 roku w Polsce na postęp w zbliżeniu się do średniego poziomu rozwoju UE wpłynął wzrost gospodarczy. Pomimo tych postępów w 2009 roku Polska znajdowała się jednak w ostatniej piątce krajów unijnych pod względem PKB na 1 mieszkańca, wyprzedzając jedynie Litwę, Łotwę, Bułgarię i Rumunię⁵. Przytoczone wyżej liczby wskazują, że kryzys gospodarczy, przejawiający się m.in. w spadku produkcji w UE-27, wpłynął negatywnie na proces konwergencji w krajach Unii. Spowodował bowiem, że wiele krajów cofnęło się o wiele lat w procesie konwergencji do średniego poziomu rozwoju unijnego.

Wpływ na spadek PKB w krajach UE w 2009 roku wywarło szereg czynników, w tym szczególnie: obniżenie popytu konsumpcyjnego, dynamiki inwestycji i eksportu oraz pogorszenie się sytuacji na rynku pracy.

W 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, wydatki konsumpcyjne ludności spadły średnio w Unii o 1,7%, przy czym spadek tych wydatków nastąpił w 22 krajach UE (tab. 1). Najsilniejszy był on w krajach bałtyckich (tj. na Łotwie o 24,1%, w Estonii o 18,4%, i na Litwie o 17,7%) oraz w Rumunii (o 10,6%). W czterech krajach UE w 2009 roku wydatki konsumpcyjne ludności nieznacznie wzrosły (tj. we Francji o 0,6%, w Luksemburgu o 0,3%, w Austrii o 1,3%, w Polsce o 2%), a na Malcie nie uległy zmianie. Z przytoczonych wyżej danych dotyczących zmian PKB i wydatków konsumpcyjnych ludności wynika, że w przypadku Polski wydatki konsumpcyjne stanowiły jeden z czynników pozytywnie wpływających na tempo wzrostu gospodarczego w 2009 roku.

Niezależnie od wydatków konsumpcyjnych czynnikiem, który wpłynął na spadek PKB w UE w 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, było obniżenie nakładów inwestycyjnych. W 2009 roku inwestycje w krajach Unii skurczyły się średnio o 12,1%, w porównaniu z 2008 rokiem. Znacznie wyższy od średniej dla UE ich spadek wystąpił w krajach bałtyckich (tj. na Łotwie o 37,3%, na Litwie o 40,3%, w Estonii o 32,9%) oraz w Irlandii o 31,1% i w Bułgarii o 29% (tab. 1). Na tle krajów UE-27 pozytywnie wyróżnia się, pod względem skali spadku nakładów inwestycyjnych, Polska, gdzie nakłady inwestycyjne w 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, obniżyły się tylko o 1,1%. W Polsce wpływ na ograniczenie spadku nakładów inwestycyjnych w 2009 roku miało wykorzystanie środków z funduszy strukturalnych i Funduszu Spójności. Warto, jak sędzę podkreślić, że w latach 2007–2013

⁵ W 2009 roku PKB na 1 mieszkańca wynosił w: Luksemburgu 271% średniej unijnej, w Holandii 130% w Irlandii 128%, w Niemczech 116%, w Polsce 61%, na Litwie 53%, na Łotwie 49 i w Rumunii 45% średniej unijnej [5: 12,13].

Polska jest wśród krajów UE-27 największym beneficjentem pomocy z budżetu ogólnego UE⁶. Niezależnie od tego do ograniczenia spadku nakładów inwestycyjnych w Polsce przyczynił się, w związku z poprawą po akcesji stabilności makroekonomicznej i wiarygodności Polski oraz wzrostem zaufania inwestorów, napływ inwestycji zagranicznych (BIZ). Dla inwestorów zagranicznych ważna była także możliwość zatrudnienia w Polsce wysoko kwalifikowanych pracowników, relatywnie niskie koszty pracy, relatywnie niski, w porównaniu z krajami UE-15 (z wyjątkiem Cypru i Irlandii) podatek CIT, a także inne zachęty inwestycyjne oferowane przez polski rząd inwestorom, np. w specjalnych strefach ekonomicznych [1].

Obok inwestycji na spadek PKB w krajach UE wywarł wpływ, jak wspomniano, również handel zagraniczny. Spadek, pod wpływem kryzysu, aktywności gospodarczej na głównych rynkach eksportowych UE spowodował znaczące obniżenie popytu zewnętrznego, co znalazło odzwierciedlenie w silnym spadku obrotów handlu zagranicznego, a w ślad za tym produkcji przemysłowej. W 2009 roku eksport z krajów UE obniżył się średnio 12,6%, w porównaniu z 2008 rokiem. Znacznie silniejszy, od średniej dla UE, spadek eksportu wystąpił w krajach, w których eksport odgrywał istotną rolę we wzroście PKB. Były to: Finlandia ze spadkiem w 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, eksportu o 20,3%, Grecja o 20,1%, Włochy o 19,1%, Estonia o 18,7%, Słowenia o 17,7%, Słowacja o 16,5% i o Austria 16,1%. Relatywnie wysoki spadek eksportu wystąpił w 2009 roku także w Niemczech (o 14,5%). Ten ostatni kraj jest drugim, po Chinach, eksporterem na świecie [6: 19]. W Polsce w 2009 roku spadek eksportu był, jak wynika z danych zawartych w tabeli 1, znacznie niższy od średniej dla Unii. Wynika to stąd, że gospodarka Polska jest w o wiele mniejszym stopniu, aniżeli w wymienionych wyżej krajach, uzależniona od eksportu.

Pod wpływem kryzysu i związanymi z nim trudnościami gospodarczymi, ograniczeniu uległ w 2009 roku także import do krajów UE (średnio o 12,4%). Spadek ten był jednak zróżnicowany w poszczególnych krajach UE. Znacznie wyższy był on w 2009 roku od średniej dla Unii w takich krajach jak: Łotwa, gdzie wyniósł on 33,5%, w Estonia – 32,6%, Litwa – 28,4%, Bułgaria – 21,5%, Rumunia – 20,5% i Słowenia – 19,7% (tab. 1). Z porównania danych dotyczących spadku w 2009 roku w poszczególnych krajach PKB i importu wynika, że w krajach o najwyższej skali spadku PKB miał również miejsce największy spadek importu.

Kryzys wywarł również wpływ w krajach UE na sytuację na rynkach pracy. Skutkiem kryzysu był bowiem spadek liczby zatrudnionych w poszczególnych krajach. W 2008 roku spadek ten wystąpił jedynie w pięciu krajach Unii (tj. w Irlandii, w Hiszpanii, na Litwie, na Węgrzech i w Rumunii) i był on niewielki (od 0,2 do 1,2%) i objął w pierwszej kolejności mężczyzn zatrudnionych w przemyśle motoryza-

⁶ Na lata 2007–2013 przyznano Polsce z budżetu ogólnego UE na realizację polityki strukturalnej 67,3 mld euro [3].

cyjnym, budownictwie i rzemiośle [23]. W 2009 roku objął on swoim zasięgiem już wszystkie, z wyjątkiem Luksemburga, kraje UE (tab. 1). Zwiększyła się także jego skala. W 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, liczba zatrudnionych w UE zmniejszyła się o 2%⁷. Z krajów Unii najwyższy spadek liczby zatrudnionych wystąpił na Łotwie, gdzie liczba zatrudnionych obniżyła się o 11,9%, w Estonii o 9,0%, na Litwie 8,2%, w Irlandii 7,8% oraz w Hiszpanii 6,6%. Polska ze wskaźnikiem – 0,7% znalazła się w grupie dziesięciu krajów, w których spadek liczby zatrudnionych w gospodarce kształtował się poniżej średniej dla Unii (tab. 1).

Spadek liczby zatrudnionych w krajach UE w 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, wpłynął na zwiększenie w tej organizacji stopy bezrobocia oraz spadek stopy zatrudnienia. W latach 2008–2009 stopa bezrobocia w Unii zwiększyła się z 7,0% do 8,9%, a w połowie 2010 roku wynosiła 9,6%. Pod koniec 2009 roku stopa bezrobocia ukształtowała się na poziomie powyżej 10% w siedmiu krajach UE. Wśród tych ostatnich szczególnie wysoki był ten wskaźnik: w Hiszpanii (18,0%), na Łotwie (17,1%), w Estonii (13,8%), na Litwie (13,7%) i na Słowacji (12,0%). Porównując dane dotyczące stopy bezrobocia w krajach UE w latach 2008–2009 można stwierdzić, że w tym okresie największy jej wzrost nastąpił: na Łotwie o 9,6 pkt. proc., na Litwie o 7,9 pkt. proc., w Estonii 7,3 pkt. proc., w Hiszpanii o 6,7 pkt. proc., w Irlandii o 5,6 pkt. proc. [5: 106,107].

W 2009 roku Polska należała do krajów, w których, w porównaniu z 2008 rokiem, nastąpił relatywnie niewielki wzrost stopy bezrobocia z 7,1 do 8,2, tj. o 1,1 pkt. proc.. Spowodowane było to, jak się wydaje, otwarciem dla Polaków po akcesji rynków pracy przez Szwecję, Wielką Brytanię i Irlandię. Szacuje się, że do pracy za granicą wyjechało wówczas od 1 mln do 2,3 mln osób [10]. Masowe migracje zarobkowe sprawiły, że na polskim rynku pracy pojawiły się, w wielu sektorach, w tym szczególnie w sektorach: budowlanym, przetwórczym, transportowym i handlowym, niedobory siły roboczej⁸.

Warto podkreślić, że w 2009 roku Niemcy i Luksemburg należały do krajów UE, w których stopa bezrobocia wzrosła, w porównaniu z 2008 rokiem, jedynie o 0,2 pkt. proc.[5: 106, 107]. W przypadku Niemiec stanowiło to wynik prowadzonej przez rząd polityki antykryzysowej. W jej ramach uruchomione zostały instrumenty, które miały skłaniać pracodawców, aby zamiast zwalniać pracowników zatrudniali ich w niepełnym wymiarze godzin. W zamian za to przysługiwały im, przez okres 18 miesięcy, środki z budżetu na wyrównywanie pracownikom wynagrodzenia za pracę w niepełnym wymiarze godzin [2]. Analizując strukturę bezrobotnych w krajach UE

⁷ Szacuje się, że w UE od wybuchu kryzysu do końca 2010 roku ubyło około 6 mln miejsc pracy [22].

⁸ Według szacunków w 2009 roku pracowało za granicą 1 363 tys. Polaków, w tym w Wielkiej Brytanii 555 tys., w Niemczech 415 tys., w Irlandii 140 tys., w Holandii 84 tys., we Włoszech 85 tys. i w Hiszpanii 84 tys. [15].

można stwierdzić występowanie niepokojących zjawisk. W wyniku kryzysu wzrosła w niektórych krajach liczba osób długotrwale bezrobotnych, tj. pozostających bez pracy przez ponad rok [16: 7]. W 2009 roku stanowiła ona: na Słowacji 54% ogółu bezrobotnych, w Niemczech 45,5%, we Włoszech 44,4%, w Belgii 44,2%, w Bułgarii 43,3%, w Portugalii 44,2% i w Grecji 40,8%, w Polsce zaś 30% [5: 112–113]. Nie ulega wątpliwości, że występowanie takiej sytuacji stwarza ryzyko trwałego wyłączenia tych ostatnich osób z rynku pracy. W krajach UE stopa bezrobocia jest szczególnie wysoka wśród osób o niskich kwalifikacjach, emigrantów i ludzi młodych, tj. w wieku do 25 lat. Wśród tych ostatnich w 2009 roku stopa bezrobocia przekraczała 20% w szesnastu krajach członkowskich UE, w tym w Hiszpanii wynosiła 37,8%, a na Łotwie 33,6% [5: 110–111].

W rezultacie przedstawionych wyżej zmian zachodzących w krajach Unii w liczbie zatrudnionych spadła w tej organizacji stopa zatrudnienia z 65,9 w 2008 roku do 64,6 w 2009 roku⁹. W 2009 roku stopa zatrudnienia uległa obniżeniu niemal we wszystkich krajach UE. Pod tym względem wyjątek stanowiły jedynie Niemcy, Luksemburg i Polska. Pomimo spadku, najwyższa stopa zatrudnienia występowała w 2009 roku w Holandii 77,0, Danii 75,7, Szwecji 72,2, Austrii 71,6 i w Niemczech 70,9 [5: 100,101]. Warto, jak sądzę, podkreślić, że w wymienionych wyżej krajach stopa zatrudnienia osiągnęła poziom ustalony w Strategii Lizbońskiej na rok 2010. W Polsce, pomimo systematycznego wzrostu po akcesji stopy zatrudnienia, wskaźnik ten w 2009 roku wynosił 59,3 i był jednym z najniższych wśród krajów członkowskich UE. W 2009 roku niższe, aniżeli w Polsce, stopy zatrudnienia występowały jedynie we Włoszech, na Węgrzech, na Malcie i w Rumunii [5: 100, 101]. Na niskim poziomie kształtuje się w krajach Unii stopa zatrudnienia osób starszych, tj. w wieku 55–64 lat. W 2008 roku przeciętnie w Unii wskaźnik ten wyniósł 46%. Najwyższy poziom tego wskaźnika występował w Szwecji (70%) oraz Estonii (62%), najniższy zaś na Malcie i nieco wyższy na Węgrzech i w Polsce (odpowiednio: 31,4 i 31,6) [23: 23, 24].

Porównując natomiast stopę zatrudnienia w UE oraz Stanach Zjednoczonych i Japonii można stwierdzić, że w tej pierwszej była ona znacznie niższa. W 2009 roku wynosiła ona, jak wspomniano, 64,6, zaś w Stanach Zjednoczonych 67,6, a w Japonii 70,0 [5: 100, 101]. Szczególnie jednak duże różnice pomiędzy tymi ostatnimi krajami a UE występowały w 2009 roku w zakresie stopy zatrudnienia ludzi młodych (tj. w wieku do 25 lat) oraz osób starszych wiekiem (tj. w wieku 55–64 lat) [13: 5].

Kolejnym czynnikiem, obok inwestycji, eksportu, zatrudnienia, który wywiera wpływ na tempo wzrostu gospodarczego, jest wydajność pracy. W wyniku kryzysu nastąpiło w krajach UE znaczne pogorszenie wykorzystania zdolności produkcyj-

⁹ Stopa zatrudnienia stanowi relację pracowników w wieku 15–64 lat do ogólnej liczby osób w tym wieku.

nych oraz spadek liczby godzin pracy przypadających na jednego zatrudnionego. Skutkiem niższego wykorzystania zdolności produkcyjnych był spadek ogólnej wydajności czynników produkcji, w tym również wydajności pracy na osobę. Spowodowało to pogorszenie się w 15 krajach członkowskich relacji wydajności pracy na osobę do średniej dla UE. I tak: w 2009 roku, w porównaniu do 2008 roku, pogorszyła się względna pozycja Luksemburga (o 7 pkt. proc.), Litwy (o 6 pkt. proc.), Finlandii (o 5 pkt. proc.), Holandii (o 4 pkt. proc.), Irlandii, Rumunii i Słowacji (po 3 pkt. proc.). Poprawa w tym zakresie wystąpiła natomiast w Hiszpanii o 7 pkt. proc., w Polsce o 3 pkt. proc. i na Cyprze o 2 pkt. proc. [5: 92, 93]. Na poprawę tego wskaźnika w Polsce wywarła w dużej mierze wpływ realizacja inwestycji dofinansowywanych z funduszy unijnych, napływ bezpośrednich inwestycji zagranicznych (BIZ) oraz racjonalniejsze wykorzystanie pracowników w gospodarce, a także wzrost kwalifikacji zatrudnionych [4]. Z nowych krajów członkowskich wyższy od Polski wskaźnik wydajności na 1 pracującego miały: Słowacja, Czechy, Węgry, Malta i Cypr [5: 92, 93].

W Polsce w 2009 roku wydajność pracy na osobę stanowiła niemal 65% przeciętnej wydajności w UE. Był to więc wskaźnik wyższy, niż w przypadku PKB *per capita*. Zwraca też uwagę niezbyt wielki dystans, jaki dzieli Polskę pod względem poziomu wydajności pracy na osobę od Portugalii i Czech (odpowiednio: o 9 i 7 pkt. proc.) krajów o znacznie wyższym poziomie PKB *per capita* (o około 1/3) [23: 23]. Wśród krajów UE najwyższa wydajność pracy na osobę występowała w 2009 roku, w Luksemburgu (170% średniej unijnej), Irlandii (132% średniej unijnej), Belgii (125% średniej unijnej) i Francji (121% średniej unijnej). Warto, jak sądzę, podać, że UE pozostaje daleko w tyle za Stanami Zjednoczonymi pod względem poziomu wydajności pracy na osobę. W 2009 roku wydajność pracy w Stanach Zjednoczonych była wyższa o 41% od analogicznego wskaźnika w UE [5: 92, 93].

Obniżenie poziomu wykorzystania zdolności produkcyjnych w krajach UE, spadek produkcji i wydajności pracy oraz niedostosowanie płac do poziomu wydajności pracy wszystko to w sumie złożyło się na wzrost w tych krajach jednostkowych kosztów pracy¹⁰. W 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, koszty pracy wzrosły niemal we wszystkich krajach UE. Wyjątek stanowiły, jak wynika z tabeli 1, jedynie Irlandia, Litwa i Łotwa, gdzie jednostkowe koszty pracy zmalały. Polska ze wskaźnikiem 1,7% należała do krajów o najniższym wzroście jednostkowych kosztów pracy. Wśród krajów UE najbardziej wzrosły jednostkowe koszty pracy w 2009 roku, w porównaniu z 2008 rokiem, w: Rumunii o 11,4%, w Słowenii o 7,9%, Słowacji 7,8% i w Finlandii 7,7% i na Cyprze o 6,3% (tab. 1). Oznacza to, że konkurencyjność wymienionych wyżej krajów została poważnie obniżona.

¹⁰ Jednostkowe koszty pracy stanowią relację przeciętnej wynagrodzenia zatrudnionego w cenach bieżących do wydajności pracy (PKB w cenach bieżących na 1 pracującego). [23: 22–23].

Przedstawiając społeczno-ekonomiczne skutki kryzysu nie można pominąć jego wpływu na wzrost deficytu i długu sektora finansów publicznych w krajach UE. Warto podkreślić, że deficyt budżetowy w tych krajach stał się problemem już jednak w latach poprzedzających kryzys i wynikał, jak wspomniano, najczęściej z braku dyscypliny w zakresie finansów publicznych. Świadczy to o nieprzestrzeganiu przez kraje UE przyjętych w Traktacie z Maastricht kryteriów konwergencji¹¹. Utrzymywaniu się tej niekorzystnej sytuacji sprzyjał fakt, że Komisja Europejska nie stosowała sankcji wobec krajów przekraczających te kryteria.

W latach 2003–2007 znaczna część dochodów związanych z rozwojem gospodarczym została wykorzystana w krajach UE na zwiększenie wydatków budżetowych. W wymienionych latach w 12 krajach Unii tempo wzrostu wydatków pierwotnych przekroczyło średnie tempo wzrostu gospodarczego, w tym szczególnie w Irlandii, Rumunii, Wielkiej Brytanii, na Cyprze, w Bułgarii, Hiszpanii i Portugalii¹². Skutki takiej polityki pojawiły się wraz z początkiem kryzysu. W krótkim czasie wskaźniki zadłużenia sektora instytucji rządowych i samorządowych w relacji do PKB gwałtownie wzrosły niemal we wszystkich krajach członkowskich.

Na skutek kryzysu nastąpiło też ograniczenie aktywności gospodarczej w krajach Unii, co skutkowało upadkiem wielu przedsiębiorstw lub czasowym zaprzestaniem działalności gospodarczej przez niektóre jednostki, czy też ograniczeniem wykorzystania zdolności produkcyjnych. W związku z tym spadły dochody instytucji rządowych i samorządowych z tytułu podatku dochodowego od przedsiębiorstw. Z kolei obniżenie się dochodów ludności, spowodowane spadkiem liczby zatrudnionych i wzrostem bezrobocia doprowadziło do obniżenia się dochodów budżetowych z tytułu podatku dochodowego od osób fizycznych. Ponadto konsekwencją spadku dochodów ludności było ograniczenie konsumpcji, co wpłynęło na spadek dochodów sektora rządowego z tytułu podatku VAT i podatku akcyzowego. Przykładowo w Polsce w 2009 roku dominującą pozycję dochodów budżetowych (78,4%) stanowiły dochody podatkowe. Ich udział w ogólnych dochodach w 2009 roku w stosunku do 2008 roku obniżył się o 8,2 pkt. proc.¹³.

Równocześnie przy spadających, z powodu kryzysu, dochodach sektora finansów publicznych wydatki publiczne w krajach UE zostały z reguły utrzymane na wcześniej zaplanowanym poziomie. Stąd kraje członkowskie umożliwiły pełne funkcjonowanie automatycznych stabilizatorów koniunktury, co przyczyniło się do złagodzenia wpływu światowego kryzysu na ich gospodarki. Ponieważ okazało się to

¹¹ W Traktacie z Maastricht przyjęto m.in., że w krajach UE deficyt budżetowy nie powinien przekraczać 3% PKB, a dług publiczny 60% PKB [24].

¹² Pozostałe kraje to: Włochy, Litwa, Łotwa i Belgia [17: 5].

¹³ W Polsce w 2009 roku udział podatków w strukturze dochodów budżetowych państwa wyniósł: VAT – 36,3%, akcyza – 19,7%, PIT – 13,0% i CIT – 8,8% [20].

jednak niewystarczające, aby zahamować spadek popytu i zapobiec załamaniu się systemów finansowych rządu większości krajów UE wdrożyły także indywidualne budżetowe środki stymulacyjne [17: 9]¹⁴. Podjęcie takich działań zwiększyło jeszcze bardziej presję na wydatki i pogłębiło deficyt i dług publiczny w krajach Unii. Na wzrost deficytu i długu publicznego wpłynęła także pomoc niektórych rządów udzielona dla sektora bankowego¹⁵.

Stąd, o ile jeszcze w 2008 roku w sześciu krajach UE występowała w sektorze finansów publicznych nadwyżka, o tyle w 2009 roku we wszystkich krajach wystąpił deficyt [5:76,77]. Poziom tego deficytu w krajach UE był, jak wynika z tabeli 1, zróżnicowany, przy tym najwyższy odnotowały takie kraje jak: Irlandia 14,3% PKB, Grecja 13,6% PKB, Wielka Brytania 11,5% PKB i Hiszpania 11,2% PKB. Ponadto z danych zawartych w tabeli 1 wynika, że pomimo wzrostu poziomu deficytu w krajach UE, w czterech krajach nie przekroczył on ustaleń zawartych w Traktacie z Maastricht, (tj. 3% PKB). W 2009 roku wynosił on bowiem w Danii 2,7% PKB, w Luksemburgu 0,7% PKB, w Finlandii 2,2% i w Szwecji 0,5% (tab. 1). Warto podkreślić, że w Polsce, odmiennie niż w pozostałych krajach UE, wzrost deficytu w 2009 roku nastąpił w warunkach wzrostu gospodarczego¹⁶. Wskazuje to, że przyczyny tego procesu mają przede wszystkim charakter strukturalny, a w mniejszym stopniu koniunkturalny¹⁷.

Skutkiem powiększającego się w krajach UE deficytu sektora finansów publicznych był wzrost zadłużenia tego sektora. W 2009 roku najbardziej zadłużonymi krajami w UE były: Włochy (115,8% PKB), Grecja (115,1%PKB) oraz Belgia (96,7 PKB). Wśród pozostałych 24 krajów, w dziesięciu krajach dług publiczny przekroczył, jak wynika z tabeli 1, ustalone w Traktacie z Maastricht kryterium konwergencji, tj. 60% PKB, a w czternastu krajach, w tym i w Polsce, jego poziom był niższy niż 60% (tab. 1).

¹⁴ Nazywane są one również: pakietami stymulacyjnymi, anty kryzysowymi lub pakietami ratunkowymi.

¹⁵ Od 2007 roku do listopada 2010 roku rząd Irlandii przeznaczył 46 mld euro na ratowanie swoich instytucji finansowych. Skutkiem tego był wzrost deficytu do 32% PKB w 2010 roku. Wówczas rząd zmuszony był zgodzić się na przyjęcie wartego 85 mld euro pakietu pomocowego przygotowanego przez UE i MFW. Oprócz Irlandii pakiety pomocowe otrzymały: Grecja (110 mld euro) i Portugalia (78 mld euro) [9].

¹⁶ W Polsce w 2009 roku dominujący udział w deficycie miał sektor instytucji rządowych szczebla centralnego, ale największe pogorszenie miało miejsce w podsektorze instytucji samorządowych (kilkakrotny wzrost deficytu do ponad 14 mld zł) oraz w podsektorze instytucji funduszy ubezpieczeń społecznych, gdzie nastąpiło przejście z występującej w 2008 roku nadwyżki, do deficytu w wysokości ponad 13 mld zł w 2009 roku. [17: 23].

¹⁷ Strukturalny charakter nierównowagi finansów publicznych w Polsce oznacza, że nawet w okresie najlepszej koniunktury nie udaje się zbilansować dochodów i wydatków instytucji rządowych i samorządowych. [17: 23, 25].

Z powyższych rozważań wynika, że negatywny wpływ zjawisk kryzysowych na sytuację makroekonomiczną w Polsce okazał się słabszy aniżeli w większości krajów Unii Europejskiej. Natomiast silne spowolnienie wzrostu PKB, wcześniejsze reformy obniżające poziom dochodów instytucji rządowych i samorządowych spowodowały pogłębienie się nierównowagi finansów publicznych.

Podsumowanie

Z powyższych rozważań wynika, że gospodarki krajów członkowskich UE odczuły, choć w różnym stopniu, gwałtowny spadek koniunktury, który rozpoczął się w 2008 roku. Światowy kryzys gospodarczo-finansowy ujawnił słabość mechanizmów koordynacji polityk gospodarczych i nadzoru nad polityką budżetową w UE [18]. Skutkiem kryzysu było pogorszenie się w krajach członkowskich Unii podstawowych wielkości makroekonomicznych, tj. spadek PKB, inwestycji, konsumpcji, eksportu, importu, zatrudnienia, wzrost bezrobocia, deficytu i długu publicznego. W związku z tym poszczególne kraje UE uruchomiły pakiety antykryzysowe. Ocenia się, że wprowadzenie tych pakietów wpłynęło m.in. na zahamowanie w poszczególnych krajach tempa spadku PKB, ograniczenie skali redukcji zatrudnienia i zamykania zakładów pracy [12: 170].

Nie można jednak abstrahować od faktu, że niezależnie od pakietów antykryzysowych pewną rolę w ograniczeniu negatywnych skutków kryzysu odegrała również prowadzona w UE polityka spójności, która stanowiła w 2009 roku podstawowy element Europejskiego planu naprawy gospodarczej. W związku z kryzysem już w 2009 roku zostały zrealizowane, w ramach tej polityki, znaczne wypłaty zaliczek, umożliwiające przeznaczenie większych środków na priorytetowe projekty (łącznie kwota wypłat wyniosła 11,25 mld euro, z czego 6,25 mld euro zostało wypłacone w związku z kryzysem). W związku z tym w wielu krajach członkowskich zwiększono tempo przyznawania i kwotę zaliczek wypłacanych beneficjentom w celu zapewnienia im wsparcia podczas kryzysu. Warto, jak sądzę podać, że największy „zastrzyk” środków miał miejsce w krajach bałtyckich, które, jak wynika z powyższych rozważań, zostały najbardziej dotknięte kryzysem. Przykładowo w Estonii i na Litwie wypłaty sięgały 4% PKB, a na Łotwie 2,5%, zaś w Polsce i na Węgrzech ponad 2% PKB [12:170]. Wprowadzenie i realizacja w krajach UE pakietów pomocowych wiązała się jednak z koniecznością przeznaczenia na ten cel znacznych publicznych środków finansowych. W konsekwencji, jak wynika z powyższych rozważań, pojawiły się w tych krajach problemy ze wzrastającym deficytem finansów publicznych i coraz większym długiem publicznym. Należy jednak podkreślić, że tylko część wzrostu zadłużenia wynikała z dodatkowych wydatków rządowych. Podstawowa część była, jak wspomniano, rezultatem redukcji dochodów rządowych z tytułu podatków i składek na ubezpieczenia społeczne spowodowanej spadkiem koniunktury [12: 171].

Czy i jakie efekty spowodują decyzje władz publicznych w krajach UE okaże się dopiero w najbliższych latach. Będą one też zależały, w dużym stopniu, od sytuacji na świecie, która obecnie jest niestabilna i nieprzewidywalna. Stąd należy zgodzić się z prof. W. Orłowskim, który stwierdza: „Nie wiemy też, jakie konsekwencje może mieć dramatyczny wzrost zadłużenia rządów głównych krajów świata (zwłaszcza USA i Japonii) ani jakie skutki pociągnie za sobą beztróskie wydrukowanie przez amerykański bank centralny bilionów pustych dolarów. Wydaje się jednak bardzo prawdopodobne, że ryzyko będzie się materializować w formie kolejnych fal kryzysu finansowego.(...) Wszystko to razem oznacza, że przed nami zapewne wiele lat gospodarczych trudności, finansowej niestabilności i w najlepszym razie – umiarkowanego tempa rozwoju” [21]

Przewidywano, że pogarszający się stan finansów publicznych będzie utrzymywał się w UE przynajmniej do 2011 roku, średni poziom deficytu w UE wzrośnie z 6,9% PKB w 2009 roku do 7,5% PKB w 2010 roku, poziom zadłużenia sektora publicznego zaś zwiększy się z 73,5 PKB w 2009 roku do ponad 83% w 2011 roku [12: 171]

Literatura

- [1] 5 lat Polski w Unii Europejskiej. Raport, UKIE, Warszawa 2009: 54–57.
- [2] Ambroziak, Ł., Kaszczak S. 2010. Gospodarka niemiecka – po pakietach stymulacyjnych. Program oszczędnościowy. *Wspólnoty Europejskie* 4: 20–21.
- [3] Czykier-Wierzba D. 2008. Finansowanie z budżetu Unii Europejskiej polityki strukturalnej w Polsce. *Wies i Rolnictwo* 3: 50.
- [4] Czykier-Wierzba D. 2010. Wpływ integracji na spójność gospodarczą i społeczną Polski z Unią. W: Agroeconomia w warunkach rynkowych. Problemy i wyzwania. Redaktorzy naukowci A. Grzelak, A. Sapa. *Zeszyty Naukowe, Wydawnictwo Uniwersytetu Ekonomicznego w Poznaniu*, Poznań: 116.
- [5] Eurostat 2010. EU economic data pocketbook, European Commission, Luxemburg: 112–113.
- [6] Gwiazda A. 2010. Grecki kryzys i drogi jego rozwiązania. *Wspólnoty Europejskie* 2: 15.
- [7] Hiszpania i kryzys euro. 2011. Rzeczpospolita z dnia 24 stycznia.
- [8] h.k, Główne banki Irlandii potrzebują 24 mld euro. 2011. *Rzeczpospolita* z dnia 1 kwietnia.
- [9] h.k., Irlandia naciska na Unię i MFW. 2011. *Rzeczpospolita* z dnia 29 marca.
- [10] Janicki M. 2009. Czy ktoś przyzna, że się mylił? *Polityka* 17. Dodatek.
- [11] Kołodko G. 2008. Wędrujący świat. Prószyński i Spółka, Warszawa.: 98.
- [12] Komisja Europejska, 2010. Piąty raport na temat spójności gospodarczej, społecznej i terytorialnej, Luxembourg: 170, 171
- [13] Komisja Europejska. 2011. Roczne sprawozdanie gospodarcze. Załącznik 2. Sprawozdanie makroekonomiczne. Bruksela, dnia 12.I.2011. KOM (2011) 11 wersja ostateczna: 7.
- [14] Kowalczyk S. 2009. Globalizacja, agrobiznes i produkcja żywności. (w:) Bezpieczeństwo żywności w erze globalizacji, red. S. Kowalczyk, SGH, Warszawa: 19–21.
- [15] Kowanda C. 2011. Teraz Niemcy! *Polityka* 13: 44.
- [16] Matkowski Z. 2010. Wpływ kryzysu globalnego na ogólną kondycję polskiej gospodarki. W: Konsekwencje globalnego kryzysu. Akademia Finansów w Warszawie, Biuletyn Analityczny 4: 8 i 9.
- [17] Ministerstwo Rozwoju Regionalnego. 2010. Wpływ funduszy europejskich na gospodarkę polskich regionów i konwergencję z krajami UE. Raport 2010, Warszawa: 6.
- [18] Misiak M. 2011. Nowy model zarządzania gospodarczego w Unii Europejskiej. *Wspólnoty Europejskie* 1: 30.

- [19] Molendowski E., Żmuda M. 2010. Narodziny i kłopoty „tygrysa celtyckiego” – problemy wzrostu gospodarczego opartego na kapitale zagranicznym. *Wspólnoty Europejskie* 6: 19–26.
- [20] Najwyższa Izba Kontroli. 2010. Analiza wykonania budżetu państwa i założeń polityki pieniężnej w 2009 roku. Warszawa: 46.
- [21] Orłowski W. 2011. Przed nami dekada łez. *Gazeta Wyborcza* z dnia 9 maja: 24–25.
- [22] Słojewska A. 2011. Pracodawcy znów zatrudniają. *Rzeczpospolita* z dnia 15 kwietnia.
- [23] Ważniewski P. 2010. Wykorzystanie czynnika pracy – realizacja Strategii Lizbońskiej w sferze zatrudnienia. *Wspólnoty Europejskie* 1: 21.
- [24] Wierzba R. 2003. Europejski Bank Centralny, Twigger, Warszawa: 28–29.

Influence of economic crisis on the economical and social situation in the European Union member states

Key words: European Union, member states, crisis, economic situation, stimulus package

Summary

In mid-2007 a large-scale economic crisis has occurred, first in the United States, later in the European Union, ultimately affecting most countries worldwide. In the EU member states the crisis has manifested itself by a substantial fall in GDP, consumption, employment, export and import, as well as by a marked increase in unemployment, budget deficit, and public debt. An immediate result of the crisis in the EU member states was worsening of the economic and social situation. Among the EU member states the most adversely affected by the crisis have been Ireland, Spain, Portugal and the so-called Baltic countries, i.e. Lithuania, Latvia and Estonia. In order to reduce the impact of the crisis the member states have implemented economic stimulus packages. However, the results that these measures are to deliver will be only known in the coming years, since they depend on the economic situation worldwide, which is currently unstable and difficult to forecast.

Agroleśnictwo w Europie – zacofanie czy postęp?

Anna Dzierżyńska

*Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolnictwa i Biologii,
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
e-mail: anna_dzierzynska@sggw.pl*

Słowa kluczowe: agroleśnictwo, system leśno-orny, uprawa alejowa, system leśno-pastwiskowy, rozwój zrównoważony, sekwestracja węgla

Wstęp

Termin agroleśnictwo (AL) lub rolnictwo leśne (ang. agroforestry), sugerować może, że mamy do czynienia z praktyką rolniczą o cechach pośrednich w stosunku do rolnictwa i leśnictwa. W rzeczywistości jest to odrębny system gospodarowania, oparty na wykorzystaniu współzależności między roślinami zielnymi, drzewami a także zwierzętami. AL jako „trójwymiarowy” sposób uprawy naśladuje naturę i prowadzi do zrównoważonego systemu produkcji. Ponieważ AL ma głębokie korzenie w Europie, szczególnie w rejonie śródziemnomorskim, nasuwa się pytanie czy w tradycyjnej ekstensywnej formie ma szanse przetrwania i rozwoju. Z jednej strony zmiany, jakie zaszły w nowoczesnym rolnictwie, leśnictwie i sadownictwie, spowodowały drastyczne zmniejszenie powierzchni obszarów objętych tradycyjnymi agroleśnymi systemami gospodarowania. Z drugiej strony wybrane systemy agroleśne, dostosowane do nowoczesnych technik produkcyjnych, np. uprawa alejowa, badane są od wielu lat we Francji, Wielkiej Brytanii, Holandii, Danii czy w Niemczech i wprowadzane do praktyki. Wynika to z potrzeby podjęcia współczesnych wyzwań związanych z rozwojem obszarów wiejskich, szczególnie w zakresie ochrony środowiska naturalnego. Celem tego artykułu jest zwrócenie uwagi na szczególnie potencjał praktyk i systemów agroleśnych w zmniejszeniu zagrożeń środowiskowych. Aktualność tematu wynika dodatkowo z faktu, że Organizacja Narodów Zjednoczonych ogłosiła rok 2011 międzynarodowym rokiem lasów, a Europa jest na etapie odwracania niekorzystnych zjawisk wylesiania.

Agroleśnictwo – definicja, klasyfikacja, główne systemy europejskie

Agroleśnictwo oznacza dziedzinę wiedzy i praktyki, która łączy w sposób celowy rolnictwo i leśnictwo, tworząc zintegrowany system użytkowania ziemi. W takim systemie wykorzystanie gruntu do uprawy roślin lub do wypasu zwierząt łączone jest z jednoczesnym wzrostem drzew na tym samym terenie. Celowe wykorzystanie drzew w gospodarstwie rolnym – to najprostsza definicja AL. W wielu definicjach AL podkreśla się, że jest to zbiorcza nazwa dla systemów zagospodarowania ziemi, które poprzez zarządzanie zasobami naturalnymi, optymalizują korzyści ekonomiczne i ekologiczne z wzajemnych zależności biologicznych elementów systemu oraz przynoszą korzyści społeczne. Mnogość definicji AL świadczy o tym, że istnieje duża różnorodność agroleśnych praktyk i systemów gospodarowania [5, 7, 45].

Integracja roślin drzewiastych (drzew i krzewów leśnych, ale także ogrodniczych) z roślinami uprawnymi (głównie jednorocznymi, ale także wieloletnimi, np. na bioenergię i biopaliwa) lub z użytkami trwałymi i produkcją zwierzęcą, występuje w odpowiednim układzie przestrzennym, poziomym i pionowym oraz w określonym następstwie czasowym [33, 45]. W systemie gospodarki leśnej pod koronami drzew, uprawiane są także grzyby i rośliny runa leśnego o jadalnych owocach lub właściwościach leczniczych [45].

Rolą człowieka jest zarządzanie sztucznym systemem AL przez dobór gatunków odpowiednich do lokalnych zasobów i warunków środowiska, a także utrzymanie elementów składowych systemu w równowadze w trakcie jego rozwoju, poprzez promowanie wzajemnych oddziaływań korzystnych, a eliminowanie negatywnych.

Gospodarstwo agroleśne służy zaspokajaniu potrzeb zarówno materialnych jak i pozamaterialnych człowieka [25, 39].

Zaznaczyć trzeba, że ze względu na dużą różnorodność systemy AL klasyfikowane są – na podstawie różnych kryteriów – na wiele sposobów [33]. Ponieważ w praktyce różne kryteria, określające rodzaj systemu AL występują jednocześnie, jednoznaczne zakwalifikowanie systemu do określonej grupy nie zawsze jest możliwe i w źródłach literaturowych spotyka się odmienne zaszeregowanie praktyk i systemów AL [39]. W tabeli 1 znajduje się przegląd systemów AL praktykowanych współcześnie w Europie. Dla porównania, w strefie klimatu umiarkowanego w USA, podstawowe praktyki AL obejmują, podobnie jak w Europie, takie systemy jak: uprawa alejowa, pastwiska leśne, wiatrochrony i żywopłoty ochronne, nadbrzeżne pasy buforowe drzew czy gospodarka leśna [48].

Tabela 1. Podstawowe systemy agroleśne we współczesnej Europie [33 zmodyfikowane]

Podtyp, system lub praktyka agroleśnictwa	Organizacja składowych (drzewa i inne) w przestrzeni	Organizacja składowych w czasie	Funkcje składowych
Leśno-orny uprawa alejowa drzewa graniczne	drzewa uprawa alejowa – szeroko rozstawione rzędy lub pasy przemienne drzew i upraw drzewa graniczne – opaski liniowe wokół uprawy międzyuprawa roczne lub trwałe rośliny uprawne	równoczesność	produkty drzewne i spożywcze lub paszowe
Leśno-orny ulepszone ugory	drzewa szybko rosnące, najlepiej z symbiozą azotową pole odłogowane	następstwo – fa- za odłogowania	poprawa żyzności gleby, produkty drzewne (biopaliwo)
Leśno-orny i leśno-pastwiskowy drzewa wielofunkcyjne	drzewa owocowe lub inne, przypadkowo lub systematycznie rozmieszczone rzadko rozproszony – krajobraz parkowy pole uprawne lub pastwisko	równoczesność lub następstwo z zazębaniem w czasie	produkcja owoców, drewna, opału, upraw i paszy
Leśno-pastwiskowy pastwiska leśne	drzewa lasu naturalnego – rozmieszczenie przypadkowe lub sztucznego – rozmieszczenie systematyczne uprawa i wypas pod koronami drzew uprawa roślin paszowych jednorocznych i trwałych wypas zwierząt gospodarskich	równoczesność i następstwo	produkty drzewne ochrona i osłona dla zwierząt produkty zwierzęce
Gospodarstwo leśne	drzewa lasu naturalnego – rozmieszczenie przypadkowe lub sztucznego – rozmieszczenie systematyczne uprawa pod koronami drzew rośliny specjalne, cieniolubne, grzyby	równoczesność	produkty drzewne i spożywczo- -przyprawowe, medyczne lub dekoracyjne
Nadbrzeżne pasy buforowe	paszy roślinności trwałej – drzewa / krzewy / trawy naturalne lub sztuczne pomiędzy polem i zasobami wodnymi – strumień, staw, jezioro, mokradło	równoczesność	ochrona jakości wody bioróżnorodność

Rys historyczny agroleśnictwa w Europie

Agroleśnictwo było pierwotnym sposobem gospodarowania i w Europie aż do wieków średnich tereny pod uprawę uzyskiwano po oczyszczeniu wiatrołomów i wypaleniu ściętych resztek. Na tym miejscu przez różny okres uprawiano rośliny jadalne i siano lub sadzono drzewa przed, jednocześnie lub po wysianiu roślin uprawnych. W wiekach następnych system ten tracił popularność. W Finlandii jednak stosowano go powszechnie do końca XIX wieku, a w niektórych rejonach Niemiec nawet do lat 20. XX wieku. W końcu zeszłego stulecia systemy AL stosowane były w strefie klimatu umiarkowanego już w znacznym stopniu jako sposób rekultywacji gleby na terenach zdegradowanych [15].

Do tradycyjnych technologii AL w Europie zalicza się w rejonie śródziemnomorskim hiszpańskie dehesa i portugalskie montado w rejonie suchym, a w rejonie strefy umiarkowanej pollards w Europie Północnej, Alpach i Pirenejach, szwajcarskie

pastwiska leśne w górach Jura, brytyjskie i bałkańskie lasy z hodowlą dzika i świń. Do systemów leśno-pastwiskowych zalicza się także angielski parkland i sad tradycyjny oraz sady na pastwiskach pre-veger we Francji i boguards w Holandii oraz niemieckie streuobst i pomeradas w Hiszpani [33, 47]. Wiedza o tradycyjnych praktykach AL może jednak zaginać tam, gdzie te praktyki nie są kultywowane.

Współczesne agroleśnictwo Europy

Wiele współczesnych systemów AL jest odtworzeniem lub przetworzeniem systemów stosowanych w przeszłości [15]. W Europie, podobnie jak w wielu innych rejonach świata, marginalizacja systemów AL nastąpiła głównie na skutek rozwoju intensywnego rolnictwa, leśnictwa i sadownictwa i wprowadzenia monokultur roślin uprawnych i drzewiastych. Mechanizacja uprawy powodowała wycinanie rozproszonych na polach drzew. Zwiększenie powierzchni pól, na których uprawiano rośliny w monokulturze, przyczyniło się do zanikania granicznych drzew i żywopłotów, wiatrochronów i zadrzewień śródpolnych. Wysokie wymagania stawiane jakości owoców i redukcja zasobów siły roboczej sprzyjały rozwojowi intensywnej produkcji sadowniczej przy jednoczesnym ograniczeniu praktyki sadzenia drzew owocowych na pastwiskach lub polach uprawnych. Wieloletni brak dopłat nie sprzyjał sadzeniu drzew na glebach ornych. W rezultacie nastąpiło zubożenie i ujednoczenie krajobrazu wiejskiego [14]. Intensyfikacja produkcji roślinnej spowodowała liczne niekorzystne zjawiska w środowisku naturalnym [12].

Odtwarzanie i współczesny rozwój systemów AL datuje się na lata 70. XX wieku, kiedy to nastąpił wzrost zapotrzebowania na produktywność ekosystemów i na dostateczne zaopatrzenie w żywność. Towarzyszy mu wzrost zainteresowania sposobami gospodarowania zmniejszającymi zarówno lokalne jak i globalne zagrożenia środowiskowe, które ograniczają naturalną produktywność biosfery [33]. Praktyka wykorzystania drzew w gospodarstwach rolnych została nazwana agroleśnictwem za sprawą kanadyjskiego leśnika Johna Bene, który wprowadził ten termin [41], a zaczęła się odradzać dzięki licznym walorom takiego sposobu gospodarowania [10, 24, 38, 40, 47].

Agroleśnictwo jako dziedzina wiedzy naukowej

Rewitalizacja tradycyjnych i wprowadzanie współczesnych systemów AL stały się impulsem do podjęcia badań naukowych i rozwoju wiedzy o systemach AL. Początkowo opisywano, oceniano i badano głównie systemy występujące w strefie tropikalnej [10]. Dynamiczny rozwój badań stał się możliwy po powstaniu w 1978 **International Council for Research in Agroforestry – ICRAF**, z siedzibą w Afryce (Nairobi, Kenia), powołanego do badań i propagowania AL w krajach rozwijających

się. W 1991 ICRAF przekształcił się w Centrum i rozszerzył obszar działania na południowo-wschodnią Azję i Amerykę Południową. Rozwój AL w USA wiązać można z powstaniem w 1990 roku National Agroforestry Center – NAC przy USDA. W Kanadzie już od ponad stu lat działa Centrum Wiatrochronów (Shelterbelt Centre), obecnie Agri-Environment Services Branch (AESB) Agroforestry Development Centre. Po zawiązaniu towarzystwa naukowego Association for Temperate Agroforestry (AFTA) od 1995 roku wydawany jest kwartalnik „Temperate Agroforester”, poświęcony AL strefy umiarkowanej Ameryki Północnej. Pierwsza konferencja AL klimatu umiarkowanego Ameryki Północnej odbyła się w 1989 roku w Guelph, Kanada, a ostatnia dwunasta w 2011 roku w Athens, Georgia, USA.

W 2002 ICRAF (International Centre for Research in Agroforestry) stał się faktycznie światowym centrum agroleśnictwa, zachowując dotychczasową nazwę. Szeroką wymianę doświadczeń zapoczątkował pierwszy światowy kongres agroleśnictwa, który odbył się w 2004 roku w Orlando, Florida, USA, kontynuował drugi, w 2009 roku w Nairobi, Kenia.

Współpraca naukowa w dziedzinie AL jest w Europie mniej zorganizowana i zaawansowana, choć od przełomu wieku odbyło się kilka międzynarodowych kongresów naukowych [33]. Od sierpnia 2001 do marca 2005, jako część programu the European Commission's 'Quality of Life and Management of Living Resources', został zrealizowany duży projekt poświęcony AL leśno-ornemu – SAFE (Silvoarable Agroforestry for Europe). Był wynikiem współpracy ośrodków naukowych z 10 europejskich krajów [36]. W ramach badań nad zrównoważonymi systemami AL prowadzono także międzynarodowe projekty poświęcone integracji sposobów zarządzania krajobrazami wiejskimi Europy [10]. Informacji o aktualnej współpracy naukowej w agroleśnictwie europejskim szukać można na stronie internetowej European Agroforestry Society [15].

Walory środowiskowe i społeczne systemów AL są uznawane przez instytucje europejskie i wymieniane w takich dokumentach jak strategia leśna UE z 1999 roku, regulacje European Agricultural Fund for Rural Development z 2005 roku (Council Regulation (EC) No 1698/2005, 20 September 2005) i w wytycznych UE Rural Development Regulation na lata 2007–2013. AL jest uwzględnione także w przewodniku Guidance for Land Use, Land – Use Change and Forestry Good Practice, zaakceptowanym przez IPCC – Intergovernmental Panel of Climate Change na spotkaniu plenarnym w roku 2003.

Agroleśnictwo – problemy współczesnej nauki i praktyki

Współczesne badania systemów agroleśnych wpisują się w zakres badań na rzecz zrównoważonego rolnictwa [18]. Najważniejsze z nich wiążą się z sekwestracją węgla, zachowaniem bioróżnorodności i zróżnicowaniem ekonomicznym produkcji oraz ochroną i poprawą jakości wód i zachowaniem żyzności gleby [38].

Probleмами wiodącymi na pierwszym światowym kongresie AL była możliwość zastosowania drzew szybkiej rotacji i roślin fitoremediacyjnych w systemach AL, badanie interakcji składników systemów AL i dobór gatunków w różnych warunkach środowiska oraz zdolność sekwestracji węgla w systemach AL [28].

Przegląd zagadnień prezentowanych na drugim światowym kongresie AL znaleźć można na stronie internetowej [49] i w specjalnym pokongresowym wydaniu czasopisma *Journal of Environmental Quality* [27]. Problematyka europejskiego AL reprezentowane była na kongresie w niewielkim zakresie (2 z 30 wystąpień w ramach sympozjów i 1 z 31 sesji w ramach prezentacji ustnych) [49].

Najnowsze podsumowanie stanu wiedzy naukowej o europejskim AL znaleźć można w monograficznej książce Rigüero-Rodrigueza i in. [33]. Badania AL realizowane są zarówno w ramach systemów państwowych (Grecja, Hiszpania, Francja, Wielka Brytania) jak i organizacji pozarządowych i prywatnych, np. Agroforestry Research Trust w Wielkiej Brytanii [33]. Przegląd najnowszej literatury dokumentuje dużą aktywność badawczą na południu Europy: Portugalia [2, 20, 21, 22, 31, 42], Hiszpania [6, 34, 37], Francja [19], Grecja [32], Włochy [35]. Przedmiotem badań są w znacznym stopniu różnego typu pastwiska leśne [1, 46] oraz uprawa alejowa [43].

Wydaje się, że unieczynnianie węgla w uprawianych roślinach i w glebie jest jedną z naczelnych korzyści ze stosowania AL nie tylko w poszczególnych gospodarstwach czy regionach, ale w skali światowej [26, 27, 38]. Uważa się, że systemy AL mają wyższy potencjał sekwestracji węgla niż monokultury roślin uprawnych i tradycyjne pastwiska, ze względu na lepsze pobieranie i wykorzystanie zasobów środowiska do wzrostu biomasy oraz gromadzenie dużej ilości węgla organicznego w glebie [26]. Potencjał sekwestracji węgla w światowych ekosystemach agroleśnych został uwzględniony przez IPCC w 2000 roku i oszacowany na poziomie kilku procent całkowitej światowej sekwestracji węgla w ekosystemach leśnych do 2040 roku [17]. Pierwszy na świecie długoterminowy kontrakt zawarty przez producenta agroleśnego z firmą energetyczną, związany z sekwestracją węgla, został zawarty w Australii w 2004 roku [38]. Pełny zakres aktualnej informacji na temat sekwestracji węgla w systemach AL znajduje się w najnowszych publikacjach [11, 16, 23, 26, 27].

Na ewolucję wiedzy naukowej o AL, od początkowych badań opisowych do fazy integracji i analizy, wskazuje fakt powstawania ogólnych modeli produktywności systemów AL, pozwalających przewidywać, z ograniczoną jeszcze dokładnością, pobieranie zasobów, produktywność oraz korzyści środowiskowe dla wsi ze stosowania tych systemów [13, 29, 50]. Efektem projektu SAFE są zaawansowane prace nad modelem ekonomicznym, wspomagającym podejmowanie decyzji o wprowadzaniu AL leśno-ornego na terenie UE [8, 9]. Powstają też narzędzia diagnostyczne, wspomagające zarządzanie zasobami mineralnymi systemu AL, np. do oceny stanu równowagi składników mineralnych [12] czy ułatwiające inwentaryzację zasobów drzew włączonych w AL [30].

Agroleśnictwo – perspektywy na przyszłość w Europie

Łączenie upraw i drzew lub drzew i zwierząt w jeden system produkcyjny zwiększa bioróżnorodność, umożliwia ochronę gleby i wody, zapewnia sekwestrację węgla i zmniejszenie efektu cieplarnianego. Są to podstawowe przesłanki do tego, aby doceniając praktyki tradycyjne, korzystać z nowoczesnych schematów produkcji i technologii, lepiej dopasowanych do obecnych warunków ekonomicznych. Przytoczyć warto najważniejszy wniosek z badań prowadzonych w ramach projektu SAFE stwierdzający, że nowoczesne AL jest efektywnym sposobem produkcji zarówno roślin uprawnych jak i drzew, a po pewnych modyfikacjach w zabiegach agrotechnicznych można je połączyć z nowoczesnym rolnictwem [8].

AL jako szansa na postęp w rolnictwie EU

Postęp w sensie filozoficznym oznacza zmianę świata na lepsze. Wprowadzanie, stosowanie i rozwijanie nowoczesnych systemów agroleśnych może być uznane za postęp ponieważ:

1. AL jest celowym, świadomym wykorzystaniem praw natury, tak, aby zaspokajając potrzeby człowieka nie naruszając równowagi środowiska naturalnego. System AL, wzorowany na naturalnych ekosystemach, ale niespotykany w naturze, jest złożonym, dynamicznym ekosystemem celowo kreowanym przez człowieka. W tym sensie jest każdorazowo rodzajem nowego eksperymentu i motywuje do twórczego działania.
2. AL jest współczesnym sposobem produkcji, który jest tworzony i zarządzany przez człowieka i jednocześnie uwzględnia człowieka jako integralny składnik systemu. Człowiek jest siłą sprawczą w systemie AL, a zarazem wyraźnie jest częścią systemu, powiązaną licznymi oddziaływaniami z abiotycznymi i biotycznymi elementami systemu.
Drzewa przyczyniają się do powstawania środowiska przyjaznego człowiekowi, tworząc korzystny mikroklimat. Sprzyja on również organizmom dzięki przyrodzie, w tym także sprzymierzeńcom człowieka w walce ze szkodnikami i chorobami roślin.
3. AL dopuszczając rozważne stosowanie nawożenia mineralnego i chemicznych metod ochrony w nowoczesnych technologiach, redukuje rozmiary chemizacji, koszty ekonomiczne i środowiskowe produkcji, a jednocześnie wprowadza mechanizmy ochrony gleby, wody i powietrza.
4. AL pozwala na dużą różnorodność systemów produkcyjnych, od małych gospodarstw o tradycyjnych praktykach do gospodarstw dużych, wykorzystujących nowoczesne technologie m.in. mechanicznej pielęgnacji drzew i zbioru owoców. Różnorodność systemów zaś jest zapleczem dla podtrzymania bioróżnorodności.

5. AL wiąże się ze zmianą perspektywy czasowej i skali w sensie społecznym, przejściem od zaspokajania aktualnych, indywidualnych potrzeb do zaspokajania przyszłych potrzeb następnego pokolenia. Długi horyzont czasowy uprawy drzew powoduje, że dochody z drewna uzyskają dzieci rodziców, którzy zainwestowali w sadzenie drzew, a korzyści środowiskowe staną się dobrem ogólnym.

AL jako polikultura roślin jednorocznych i wieloletnich nie jest odpowiednim rozwiązaniem w każdym miejscu i dla każdego rolnika. Może stanowić postęp jeśli dostosowana jest do warunków lokalnych. W Europie zróżnicowanie praktyk tradycyjnych wskazuje na rejony klimatyczne AL: śródziemnomorski, atlantycki oraz kontynentalny panoński i alpejski. Pod uwagę brać trzeba także mikroklimat; drzewa dają szczególną ochronę przed wiatrem i zacienianie na rozległych, nasłonecznionych równinach. Rzeźba terenu może także sprzyjać odrodzeniu lub wprowadzaniu AL na tereny górskie, o dużej erozji. Tak jak w rolnictwie konwencjonalnym zasadnicze znaczenie mają właściwości gleb, a AL jest szansą dla gleb zdegradowanych i obszarów marginalnych, gdzie wykorzystane być mogą gatunki roślin wspomagających, np. z symbiozą azotową. Odtwarzaniu AL sprzyja mała wielkość gospodarstw i rozdrobnienie prywatnych gospodarstw. Zmiana struktury wiekowej wsi w starzejących się społeczeństwach powoduje zmiany sposobów użytkowania ziemi i zwiększa obszary ziemi odłogowanej i ugorów. Wprowadzanie drzew i ugorów ulepszonych jest dobrym rozwiązaniem dla nowych właścicieli, często bardziej zainteresowanych ochroną krajobrazu niż produkcją rolniczą. Duże lokalne bezrobocie przemawia za produkcją w systemie AL, która dostarcza dodatkowych, różnorodnych produktów pochodzących z drzew i daje dodatkowe zatrudnienie. Sytuacja na rynku paliw i konieczność sekwestracji węgla wymusza sadzenie roślin wieloletnich na produkcję biopaliw, a w gospodarstwach AL sprzyja samozaopatrzeniu w bioenergię. Wykorzystanie lokalnych, tradycyjnych gatunków i odmian roślin i zwierząt w gospodarstwach AL zaspokaja potrzeby żywnościowe i specyficzne preferencje smakowe i wprowadza duże zróżnicowanie produktów jadalnych, z wykorzystaniem roślin dziko rosnących. Przesłanki ekonomiczne wprowadzania AL to możliwości inwestycyjne gospodarstw. Duże początkowe nakłady na sadzenie drzew mogą być barierą, bo dochód z drzew jest oddalony w czasie. W systemach ekstensywnych ograniczanie nakładów na nawożenie, ochronę, nawadnianie i mechanizację oraz dodatkowe dochody za produkty leśne mogą częściowo kompensować nakłady na drzewa. W przypadku gospodarstw AL o niskim stanie zamożności, polityka państwa poprzez system dopłat za korzyści środowiskowe, powinna zapewniać realne wsparcie. Dopłaty muszą być jednak oparte na realnych miernikach korzyści z sekwestracji węgla czy ochrony cieków wodnych i bioróżnorodności. AL może także służyć zaspokojeniu potrzeb na tereny rekreacyjne, promując gospodarstwa agroturystyczne i ochronę krajobrazów wiejskich. W systemach zaś intensywnego gospodarowania AL może być konkurencyjne w stosunku do monokultur.

Zadania nowoczesnego AL europejskiego

Zadania, jakim musi sprostać agroleśnictwo, aby stać się konkurencyjnym w stosunku do wielkoobszarowego, intensywnego rolnictwa, leśnictwa czy ogrodnictwa dotyczą:

- doboru komplementarnych gatunków roślin uprawnych, drzewiastych i zwierząt, odpowiednich do różnych rejonów klimatyczno-glebowych Europy;
- reakcji na zmiany klimatyczne, w szczególności przystosowania AL do warunków suszy i intensywnych opadów oraz zwiększenia produktywności i sekwestracji węgla;
- ulepszania genotypów uprawianych roślin, z uwzględnieniem dużego zróżnicowania gatunków w AL, aby dostarczyć produktów pochodzących z drzew o dużej wartości rynkowej (np. orzechów) i o wysokiej jakości (np. drewna);
- zrównoważenia ekosystemów, tzn. zapewnienia równowagi zapotrzebowania roślin i zwierząt na zasoby środowiskowe z zaopatrzeniem w te zasoby przez umiejętne zarządzanie systemami AL i opracowanie narzędzi ilościowej i jakościowej oceny korzystnego wpływu AL na środowisko;
- badania mikroflory i makro-/mikrofauny glebowej w celu rozpoznania składników gleby wymagających interwencji poprzez praktyki AL;
- zapewnienia ochrony biologicznej i agrotechnicznej produkcji w systemach AL;
- prowadzenia analizy jakości produktów, wspierania wysokiej jakości przez system świadectw jakości i ochronę jakości.

Możliwości rozwoju AL w Europie

Szacuje się, że wprowadzenie ulepszonych systemów rolniczych może, dostarczając produkcję na podobnym poziomie, zwolnić nawet 30–50% gruntów będących aktualnie w użytkowaniu rolniczym pod roślinnością naturalną lub zalesianie. Zmiany takie przewidywane są także w Europie i mogą stanowić punkt wyjścia do rozpowszechniania się systemów agroleśnych, które nie są jednak sposobem zalesiania [17].

Powrót do bliższych naturze systemów AL jest utrudniony w związku z tym, że ich stopień skomplikowania jest znacznie większy niż monokultur rolniczych, sadowniczych i leśnych [46]. Pomimo że wyniki badań z projektu UE SAFE sugerują, że uprawa rzędowa (alejowa) przy intensywnym zarządzaniu i kontroli chwastów może być systemem konkurencyjnym do systemów intensywnego rolnictwa i leśnictwa, autorzy projektu w dokumencie końcowym diagnozują istotne problemy, hamujące rewitalizację AL [8].

Problem odbudowy AL w Europie porównać można z „przelewaniem starego wina do nowych butelek”. Wino pozbawione osadu i napowietrzone ujawnia pełnię smaku i aromatu. Tradycyjne AL powinno, jak wino w dekanterze, pozostawić „osad” tego, co stanowi jego wady, a „napowietrzone” nowoczesnymi technologiami ukazać

w pełni bukiet swoich zalet. Bukiet wspomniały, bo każda z praktyk AL ma przecież swoje specyficzne zalety (ale to już materiał na osobny artykuł). Uważam, że osiągnięciu takiego efektu „zdekantowania” służyć będzie:

- całościowy program badań w dziedzinie AL, szczególnie pod kątem doboru, rozmieszczenia składników systemów AL, wprowadzenia nowych technologii i sposobów zarządzania systemem w celu uzyskania synergii między tymi składnikami;
- wykształcenie narzędzi ekonomicznej i środowiskowej oceny efektów produkcji AL;
- popularyzacja na szeroką skalę nowoczesnych systemów produkcji AL, z zachowaniem wiedzy o praktykach tradycyjnych;
- edukacja rolników i kształcenie specjalistów interdyscyplinarnych dla rozwoju tego kierunku socjo-ekonomicznego;
- realizacja polityki państwa, pobudzającej rozwój AL drogą odpowiedniej zachęty ekonomicznej;
- polityka UE w zakresie AL, uwzględniająca regiony klimatyczne i biogeograficzne Europy i doświadczenia AL z innych rejonów świata o zbliżonym klimacie.

Podsumowanie i wnioski

Rozwój nowoczesnych praktyk i technologii AL, czerpiących ze skarbcza doświadczeń tradycyjnego AL, stanowić może jedną z dróg postępu w rolnictwie europejskim, głównie dzięki: zaletom środowiskowym, w tym rekultywacyjnym, wysokiej efektywności i zrównoważeniu systemów produkcji oraz różnorodności systemów, która pozwala na dostosowanie ich do lokalnych warunków siedliskowych i potrzeb społecznych.

AL zaliczać się będzie do nowoczesnych systemów gospodarowania pod warunkiem, że sprosta licznym zadaniom z zakresu: zarządzania systemami produkcyjnymi, doskonalenia obecnych i hodowli nowych odmian drzew i roślin uprawnych wytwarzających produkty wysokiej jakości, wykorzystania biologicznych i agrotechnicznych metod ochrony roślin oraz maksymalizacji korzystnych oddziaływań na środowisko.

Przemiany w użytkowaniu gruntów ornych sprzyjają niewątpliwie rewitalizacji agroleśnych systemów produkcyjnych w Europie. Proces przywracania i rozwoju AL, napotykając liczne bariery, nie zachodzi jednak w Europie w sposób samoistny. Moim zdaniem zasługuje on na wszechstronne wsparcie, poczynając od poziomu budowania świadomości o systemach AL do poziomu decyzji politycznych poszczególnych państw i całej wspólnoty europejskiej w kwestii ich promowania.

Nadeszła pora, aby w rolnictwie przejść od „totalitaryzmu” w postaci monokultur do „demokracji” w formie polikultur, reprezentowanych przez praktyki i systemy agroleśne.

Literatura

- [1] Bergmeier E., Petermann J., Schröder E. 2010. Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: diversity, threats and conservation. *Biodivers. Conserv.* 19: 2995–3014.
- [2] da Silva P.M., Aguiar C.A.S., Silva I., Serrano A.R.M. 2011. Orchard and riparian habitats enhance ground dwelling beetle diversity in Mediterranean agro-forestry systems. *Biodivers. Conserv.* 20: 861–872.
- [3] Eichhorn M.P., Paris P., Herzog F. et al. 2006. Silvoarable systems in Europe – past, present and future prospects. *Agroforestry Systems* 67: 29–50.
- [4] „European Agroforestry Society” <<http://agroforestry.eu/>>.
- [5] Freese D., Böhm Ch., Quinkenstein A., Hüttl F.R. 2009. Assessment of ecosystem services provided by agroforestry systems in Europe. World Congress of Agroforestry. <<http://www.worldagroforestry.org/wca2009/reports/docs/Book%20of%20Abstracts-Final%20with%20Index%20new.pdf>>.
- [6] Fouz P.S., Avalos J.M.M., Vázquez E.V., González A.P. 2009. Phosphorus contents and loads at the outlet of an agroforestry catchment in Northwestern Spain. *Commun. Soil Sci. & Plant Analysis* 40(1–6): 660–671.
- [7] Gold M.A., Hanover J.W. 1987. Agroforestry systems for the temperate zone. *Agroforest.Syst.* 5: 109–121.
- [8] Graves A.R., Burgess P.J., Palma J. et al. 2010. Implementation and calibration of the parameter-sparse Yield-SAFE model to predict production and land equivalent ratio in mixed tree and crop systems under two contrasting production situations in Europe. *Ecol. Model.* 221: 1744–1756.
- [9] Graves A.R., Burgess P.J., Liagre F. et al. 2011. Farm-SAFE: the process of developing a plot- and farmscale model of arable, forestry, and silvoarable economics. *Agroforest. Syst.* 81: 93–108.
- [10] Höchtl F., Ruşdea E., Schaich H. et al. 2007. Building bridges, crossing borders: Integrative approaches to rural landscape management in Europe. *Norsk Geografisk Tidsskrift – Norwegian J. Geogr.* 61(4): 157–169.
- [11] Howlett D.S., Mosquera-Losada M.R., Nair P.K.R. et al. 2011. Soil carbon storage in silvopastoral systems and a treeless pasture in northwestern Spain. *J. Environ. Qual.* 40: 825–832.
- [12] Isaac M.E., Kimaro A.A. 2011. Diagnosis of nutrient imbalances with vector analysis in agroforestry systems. *J. Environ. Qual.* 40: 860–866.
- [13] Keating B.A., McCown R.L. 2001. Advances in farming systems analysis and intervention. *Agri.Syst.* 70: 555–579.
- [14] Kort J., Poppy L., Gordon A., Caron L. 2009. Temperate agroforestry: When trees and crops get together. *Agri. Ecosyst. & Environ.* 131: 1–3.
- [15] Kumar B.M. 2006. Agroforestry: the new old paradigm for Asian food security – Review/synthesis. *J. of Tropical Agriculture* 44(1–2): 1–14.
- [16] Kumar B.M., Nair P.K.R. 2011. Carbon sequestration potential of agroforestry systems opportunities and challenges. *Advances in Agroforestry* 8: 43–59.
- [17] Lal R. 2005. Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecol. & Manag.* 220: 242–258.
- [18] Lichtfouse E., Navarrete M., Debaeke P. et al. 2009. Agronomy for sustainable agriculture. *A review. Agron. Sustain. Dev.* 29: 1–6.
- [19] Liguori M., Tixier M.-S., Hernandez A.F. et al. 2011. Agroforestry management and phytoseiid communities in vineyards in the South of France. *Exp. Appl. Acarol.* 55: 167–181.
- [20] Mendes S.M., Santos J., Freitas H., Sousa J.P. 2011. Assessing the impact of understory vegetation cut on soil epigeic macrofauna from a cork-oak Montado in South Portugal. *Agroforest. Syst.* 82: 139–148.
- [21] Martins A., Raimundo F., Borges O. et al. 2011. Effects of soil management practices and irrigation on plant water relations and productivity of chestnut stands under Mediterranean conditions. *Plant & Soil* 327(1–2): 57–70.
- [22] Martins A., Marques G., Borges O. et al. 2011. Management of chestnut plantations for a multifunctional and use under Mediterranean conditions: effects on productivity and sustainability. *Agroforest. Syst.* 81: 175–189.
- [23] Mosquera-Losada M.R., Santiago-Freijanes J.J., Rigueiro-Rodríguez A. 2009. Carbon sequestration and biodiversity in agroforestry systems established in the Atlantic biogeographic region of Europe. World Congress of Agroforestry. Book of abstracts: 20 ss. <<http://www.worldagroforestry.org/wca2009/reports/docs/Book%20of%20Abstracts-Final%20with%20Index%20new.pdf>>
- [24] Motis T. 2007. Agroforestry principles. Echo. <<http://www.echonet.org/>>.
- [25] Nair P.K.R. (ed.) 1989. Agroforestry systems in the tropics. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
- [26] Nair P.K.R. 2011. Agroforestry systems and environmental quality: introduction. *J. Environ. Qual.* 40: 784–790.

- [27] Nair P.K.R., Nair V.D., Kumar B.M., Showalter J.M. 2010. Carbon sequestration in agroforestry systems. *Adv. Agron.* 108: 237–307.
- [28] Nair P.K.R., Rao M.R., Buck L.E. (red.) 2004. New vistas in agroforestry: A compendium for 1st World Congress of Agroforestry. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht, the Netherlands: 488 ss.
- [29] Palma J.H.N., Graves A.R., Bunce R.G.H. et al. 2007. Modeling environmental benefits of silvoarable agroforestry in Europe. *Agriculture, Ecosyst. & Environ.* 119: 320–334.
- [30] Perry C.H., Woodall C.W., Liknes G.C., Schoeneberger M.M. 2009. Filling the gap: improving estimates of working tree resources in agricultural landscapes. *Agroforest. Syst.* 75: 91–101.
- [31] Pinto-Correia T., Ribeiro N., Sa'-Sousa P. 2011. Introducing the montado, the cork and holm oak agroforestry system of Southern Portugal. *Agroforest. Syst.* 82: 99–104.
- [32] Plieninger T., Schaich H., Kizos T. 2011. Land-use legacies in the forest structure of silvopastoral oak woodlands in the Eastern Mediterranean. *Reg. Environ. Change* 11: 603–615.
- [33] Rigueiro-Rodríguez A., McAdam J., Mosquera-Losada M.R. (red.) 2009. Agroforestry in Europe – current status and future prospects. Springer: 452 ss.
- [34] Rubio A., Merino A., Blanco A. 2010. Soil–plant relations in Mediterranean forest environments. *Eur. J. Forest. Res.* 129: 1–3.
- [35] Ruhl J., Caruso T., Giucastro M., La Mantia T. 2011. Olive agroforestry systems in Sicily: Cultivated typologies and secondary succession processes after abandonment. *Plant Biosystems* 145(1): 120–130.
- [36] SAFE Projekt: Silvoarable Agroforestry For Europe home page <<http://www.ensam.inra.fr/safe/>>.
- [37] Sixto H., Salvia J., Barrio M. et al. 2011. Genetic variation and genotype-environment interactions in short rotation *Populus* plantations in southern Europe. *New Forests* 42:163–177.
- [38] Schoeneberger M.M. 2009. Agroforestry: working trees for sequestering carbon on agricultural lands. *Agroforest Syst* 75: 27–37.
- [39] Sinclair F.L. 1999. A general classification of agroforestry practice. *Agroforest. Syst.* 46: 161–180.
- [40] Shibu J. 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforest. Syst.* 76: 1–10.
- [41] Stancheva J., Bencheva S., Petkova K., Piralkov V. 2007. Possibilities for agroforestry development in Bulgaria: Outlooks and limitations. *Ecol. Engin.* 29: 382–387.
- [42] Surova D., Surovy P., Ribeiro N., Pinto-Correia T. 2011. Integrating differentiated landscape preferences in a decision support model for the multifunctional management of the Montado. *Agroforest. Syst.* (2011) 82: 225–237.
- [43] Quinkenstein A., Wollecke J., Bohma Ch. et al. 2009. Ecological benefits of the alley cropping agroforestry system in sensitive regions of Europe. *Environ. Sci. & Policy* 12: 1112–1121.
- [44] Schoeneberger M. 2011. The 12th North American Agroforestry Conference, Agroforestry: A Profitable Land Use, June 4–9, 2011, in Athens Georgia Sessions Listing <<http://hosting.caes.uga.edu/2011NAAC/documents/SessionListing-tobepostedonline5-23.pdf>>.
- [45] Umrani R., Jain C.K. 2010. Agroforestry systems and practices. Oxford Book Company, Jaipur. India.
- [46] Wojtkowski P.A. 1998 The theory and practice of agroforestry design. Enfield, NH, Science Publishers.
- [47] Wojtkowski P.A. 2006. Introductio to agroecology – principles and practices. Food Products Press.
- [48] Workman S.W., Allen S.C. 2004. The practice and potential agroforestry in the southeastern United States. University of Florida IFAS extension. <<http://edis.ifas.ufl.edu/pdffiles/FR/FR14600.pdf>>.
- [49] World Congress of Agroforestry <<http://worldagroforestry.org/wca2009>>.
- [50] Van Noordwijk M., Lusiana B. 1999. WaNuLCAS, a model of water, nutrient and light capture in agroforestry systems. *Agroforest. Syst.* 43: 217–242.

Agroforestry in Europe – underdevelopment or progress?

Keywords: agroforestry, silvoarable system, alley-cropping, silvopastoral system, sustainable development, carbon sequestration

Summary

The article introduces the term „agroforestry” and briefly presents different agroforestry systems in Europe. It further presents a short history of temperate climate agroforestry practices, the decline of traditional agroforestry systems in Europe and reasons for contemporary agroforestry revitalization and the development of modern systems. Agroforestry as a scientific discipline deals with the following main issues: the environmental benefits of agroforestry, especially carbon sequestration, and socio-economic advantages. The question presented in the title is positively answered – agroforestry can be recognized as progress – a sustainable and, simultaneously, profitable way of using the land, as it has been for ages. Modern agroforestry is a good solution for the present-day European agriculture because it introduces polycultures into monoculture crops. The way to make this successful is suggested.

Znaczenie glebowego banku nasion chwastów dla bioróżnorodności terenów uprawnych

Anna Bochenek¹, Janusz Gołaszewski², Krystyna Żuk-Gołaszewska³

Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie,

¹Katedra Fizjologii i Biotechnologii Roślin, ²Katedra Hodowli Roślin i Nasiennictwa,

³Katedra Agrotechnologii i Zarządzania Produkcją Roślinną

ul. Oczapowskiego 1a, 10-719 Olsztyn.

e-mail: anna.bochenek@uwm.edu.pl

Słowa kluczowe: agroekosystem, bioróżnorodność, nasiona chwastów, glebowy bank, nasionożercy

Wstęp

Flora, która naturalnie występuje w agrocenozach, jest znaczącą przeszkodą w osiągnięciu zysków z produkcji rolnej, głównie poprzez współzawodnictwo z roślinami uprawnymi o zasoby oraz przez obniżenie jakości plonów. Współcześnie intensyfikacja rolnictwa jest związana z dramatycznym obniżeniem różnorodności i ilości występowania chwastów na polach uprawnych. Wykazano jednak, że chwasty, a zwłaszcza ich nasiona, pełnią ważną ekologiczną rolę. Znaczenie nasion chwastów dla ekosystemów rolniczych polega przede wszystkim na tym, że stanowią one źródło zasobów dla wyższych grup troficznych, takich jak drobne ssaki, ptaki, chrząszcze, mrówki czy dżdżownice [24, 69]. Zmniejszenie dostępności tego źródła pożywienia jest prawdopodobnie głównym powodem obniżenia bioróżnorodności w agroekosystemach w ostatnich dekadach. Z drugiej strony, zwierzęta odżywiające się nasionami mogą powodować zmniejszenie gęstości populacji samych chwastów [47, 63]

Glebowe banki nasion chwastów

Pula żywych nasion zalegających w glebie lub na jej powierzchni została nazwana przez Harpera [30] bankiem nasion, co zostało powszechnie zaakceptowane przez rolników, ekologów i fizjologów roślin. Termin nasiona jest tu rozumiany szeroko i obejmuje oprócz nasion prawdziwych, również owoce [73]. Bank nasion można określić jako trwały, jeśli nasiona kiełkują w czasie dłuższym niż 1 rok. Bank, z które-

go kiełkowanie kończy się w ciągu jednego roku licząc od momentu morfologicznej dojrzałości i rozsiewania nasion, nosi nazwę przejściowego [3, 71].

W większości zbiorowisk roślinnych występują trwałe banki nasion w glebie, które jednak znacznie różnią się między sobą pod względem zasobności. Najbogatsze banki nasion związane są z gruntami ornymi, stosunkowo mniej żywotnych diaspor w glebie występuje na terenach trawiastych, torfowiskach i w lasach. Niewiele nasion w glebie zawierają słone bagna i lasy iglaste, a zbiorowiska roślinne alpejskie i sub-alpejskie bardzo mało [4, 22].

Nasiona zalegające w glebie są częścią flory na danym terenie, stąd obecność żywych nasion w glebie ma szczególne znaczenie dla funkcjonowania zbiorowisk roślinnych. Trwały bank nasion odgrywa decydującą rolę w podtrzymywaniu florystycznej różnorodności. Ma on wielkie znaczenie dla stabilności populacji roślinnych, ponieważ jest jednocześnie bankiem genów [62] i dlatego wpływa na procesy ewolucyjne. Pełni on rolę mechanizmu buforującego wpływ zróżnicowanego i zmiennego środowiska. Stanowi także genetyczną pamięć populacji roślinnych reprezentujących określoną kombinację genów wyselekcjonowanych w dłuższym czasie [4, 22, 71]. Banki nasion uważa się obecnie za główne źródło nowych roślin jednorocznych zachwaszczających uprawy polowe. Najważniejszym stanem fizjologicznym, który decyduje o kiełkowaniu chwastów z glebowego banku jest spoczynek nasion, jego rodzaj, głębokość, a także kierunek i dynamika jego zmian [5, 21].

Bioróżnorodność

Różnorodność biologiczna jest sumą wszystkich form życia na Ziemi na różnych poziomach organizacji: genetycznym, gatunkowym, ekosystemowym, a nawet krajobrazowym. W ostatnich latach coraz więcej uwagi zwraca się na jej zachowanie i rozwijanie w ekosystemach naturalnych oraz zmienionych na skutek antropopresji. Bioróżnorodność jest pożądana, gdyż powszechnie sądzi się, że stabilizuje ona środowisko przyrodnicze i zapobiega jego niekorzystnym zmianom. Obecnie przy ocenie bioróżnorodności bierze się pod uwagę 6 królestw organizmów: *Procaroyota* (*Bacteria*) i *Eucaryota* (*Protozoa*, *Chromista*, *Fungi*, *Plantae*, *Animalia*) [14, 15].

Rola zbiorowisk chwastów gruntów ornich w podtrzymywaniu naziemnej różnorodności biologicznej została dość dobrze poznana. Dużo mniej wiadomo, jak glebowy bank nasion chwastów wpływa na nią w ekosystemach rolniczych. Przyczyną tego jest fakt, że duża ilość procesów zależnych od nasion zachodzi pod ziemią i stąd są one trudne do obserwacji. W ostatnich latach zaczęto rozumieć, jak ważne są glebowe banki nasion i zaczęto je intensywnie badać. Obecnie coraz więcej wiemy na temat znaczenia wielkości i różnorodności gatunkowej nasion chwastów zalegających w glebie dla bioróżnorodności agroekosystemów [5, 23].

Większy i bardziej zróżnicowany bank nasion chwastów ma możliwość utrzymywania większej ilości innych gatunków flory i fauny w ekosystemie rolniczym.

Dotyczy to zarówno gatunków z pozytywną funkcją ekologiczną zwanych gatunkami dostarczającymi zasobów oraz gatunków pomocniczych, jak i gatunków o ujemnym wpływie na funkcjonowanie agroekosystemu zwanych destruktywnymi [26].

Nasuwa się, jednak, bardzo ważne pytanie: jak duża skala bioróżnorodności jest pożądana? Z powodu znacznej dynamiki ekosystemów nie ma jednej absolutnie dobrej odpowiedzi na to pytanie. Przyroda będzie zawsze kontynuować selekcję genotypów korzystnych dla ich posiadaczy, to znaczy będzie dynamicznie reagować na zmiany w abiotycznym i biotycznym środowisku. Odpowiedź na to pytanie dla każdego ekosystemu musi być zróżnicowana. Dla ekosystemów rolniczych trzeba uwzględnić odpowiednie kryteria, na przykład wydajność i regenerację funkcji służących ekosystemowi, takich jak obieg wody, cykl nutrientów czy odporność na szkodniki i choroby. Ponadto, żeby odpowiedzieć na pytanie o pożądaną skalę bioróżnorodności, wcześniej należy znaleźć odpowiedzi na kilka pytań pomocniczych. Co oznacza „pożądana skala”? W jaki sposób można ją mierzyć? W jakim celu, jak długo i na jakim obszarze bioróżnorodność ma być utrzymywana [44]?

Organizmy o pozytywnej funkcji dla agroekosystemu

Makrofauna żywiąca się nasionami odgrywa dużą rolę w regulacji liczebności i rozsiewaniu nasion chwastów na gruntach ornych. Z drugiej strony, dostępność nasion chwastów utrzymuje populacje nasionożerców, którzy w różny sposób mogą wpływać na funkcjonowanie agroekosystemu. Większość gatunków makrofauny odżywia się nasionami na powierzchni gleby, jednak znaczny procent nasion zakopanych w glebie również wchodzi w skład diety wielu gatunków zwierząt [55, 57].

Bank nasion chwastów pomaga w utrzymaniu populacji dżdżownic i tym samym pośrednio poprawia jakość gleby. Dżdżownice (np. *Lumbricus terrestris* L.), jak wiadomo, przyspieszają rozkład glebowej materii organicznej, poprawiają strukturę gleby i stymulują troficzne interakcje. Zwykle preferują one małe nasiona [59]. Stwierdzono, że większość gatunków wybiera selektywnie nasiona w zależności od rozmiaru, kształtu i struktury powierzchni [20]. Dżdżownice aktywnie uczestniczą w zakopywaniu nasion, co z jednej strony zwiększa przeżywalność, a z drugiej może uniemożliwiać wschody na zbyt dużej głębokości [16, 18]. Nasiona niektórych gatunków chwastów mogą w przewodzie pokarmowym dżdżownic zostać w 100% strawione, natomiast innych gatunków ulegają tylko nadtrawieniu. Po wydaleniu zostaje przełamany spoczynek nasion przez zwiększenie przepuszczalności dla wody tkanek okrywowych. Poprawia się także kiełkowanie dzięki bodźcom chemicznym i fizycznym [19]. Dżdżownice poprzez spożywanie i rozsiewanie nasion wpływają na skład i dynamikę glebowego banku nasion, a w konsekwencji na skład i dynamikę zbiorowisk roślinnych [25]. Do gatunków, których nasionami chętnie się żywią należą między innymi: *Poa annua* L. (wiechłina roczna), *Trifolium pratense* L. (koniczyna czerwona), *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNH. (rzodkiewnik pospolity),

Cardamine hirsuta L. (rzeżucha włochata), *Stellaria media* (L.) VILL. (gwiazdnica pospolita), *Taraxacum officinale* WEBER ex WIGGERS (mniszek pospolity), *Plantago lanceolata* L. (babka lancetowata) i *Veronica* spp. (przetaczniki) [25].

Mrówki stanowią wśród stawonogów (*Arthropoda*) ważną grupę nasionożerców w ekosystemach polnych. Oportunistyczne gatunki, żyjące na gruntach ornych i w innych zaburzanych środowiskach, mogą żerować na bardzo wielu gatunkach nasion chwastów. Wybrane gatunki (np. *Messor bouvieri* BOND. w klimacie śródziemnomorskim) mogą usunąć z środowiska glebowego do 85% nasion określonych gatunków roślin (np. *Lobularia maritima* (L.) DESV.), z czego 70% jest efektywnie zjadana a pozostała ilość ulega rozsiewaniu [61]. Niektóre mrówki (np. *Solenopsis invicta* BUREN, inwazyjny gatunek w Ameryce Północnej) przenoszą do mrowisk nawet do 100% nasion kilku gatunków roślin, gdzie dokonują ich skaryfikacji (80% nasion *Sanguinaria canadensis* L.) lub zniszczenia (86% nasion *Viola rotundifolia* MICHX.) [81]. W Azji na polach ryżowych mrówki (*Solenopsis geminata* (FABRICIUS)) są głównymi konsumentami nasion chwastów, zjadając powyżej 75% nasion takich gatunków jak *Digitaria ciliaris* (RETZ.) KOELER, *Echinochloa colona* (L.) LINK i *Eleusine indica* (L.) GAERTN. [7]. Zdarza się, że mrówki (np. *Messor barbarus* L.) mogą zniszczyć niewielką część plonu, ale te straty (0,4%) raczej nie mają znaczenia [2]. Mrówki mają szczególnie pozytywny wpływ (zarówno bezpośredni, jak i pośredni) na strukturę zbiorowiska i funkcjonowanie agroekosystemu. Mogą one zmieniać skład gatunkowy zbiorowiska roślinnego i jego różnorodność przez wybiórcze żerowanie na nasionach, udział w rozsiewaniu nasion i współzawodnictwo z innymi nasionożercami [1]. Dodatkowo oddziaływanie mrówek na agroekosystem jest przede wszystkim związane z poprawianiem struktury gleby, właściwości wodnych gleby oraz krążenia składników pokarmowych [43, 45].

Nasionożerne chrząszcze z rodziny biegaczowatych (*Carabidae*) selektywnie konsumują nasiona chwastów i ta wybiórczość różni się pomiędzy gatunkami. Zaliczamy tu gatunki z rodzajów *Amara*, *Harpalus*, *Ophonus*, *Pseudoophonus*, *Zabrus*, rzadziej *Calathus*. Gatunki chwastów, których nasionami się żywią należą przede wszystkim do rodzajów *Amaranthus*, *Ambrosia*, *Capsella*, *Cassia*, *Centaurea*, *Chenopodium*, *Cichorium*, *Cirsium*, *Galinsoga*, *Galium*, *Lamium*, *Matricaria*, *Poa*, *Polygonum*, *Stellaria*, *Taraxacum*, *Thlaspi*, *Urtica* i *Viola* [35, 36, 37, 39, 64, 78]. Stwierdzono wyraźne związki między dostępnością nasion chwastów a różnorodnością biegaczowatych chrząszczy [27]. Wpływ wyłącznie nasionożernych biegaczowatych chrząszczy na funkcjonowanie agroekosystemu jest ograniczony do regulacji wielkości i składu banku nasion. Natomiast wszystkożerne chrząszcze biegaczowate potrafią znacznie obniżyć populacje szkodników, takich jak, mszyce, ślimaki i larwy chrząszczy. Gatunki wszystkożerne, np. *Pterostichus melanarius* ILLIGER mogą żywić się początkowo nasionami, a w drugiej części sezonu zmieniają się w insektożerców [26, 35].

Dobrze została poznana rola chwastów gruntów ornych w utrzymaniu populacji ptaków ziarnojadów żyjących na terenach rolniczych, jak i wpływ zmian w rolnictwie na te ptasie populacje. Ptaki te żywią się przede wszystkim ziarnami zbóż *Triticum*, *Hordeum* i *Avena*. W klimacie umiarkowanym w Europie nasiona pospolitych rodzajów chwastów, takich jak *Amaranthus*, *Atriplex*, *Avena*, *Cerastium*, *Cirsium*, *Chenopodium*, *Poa*, *Polygonum*, *Rumex*, *Senecio*, *Sinapis*, *Stellaria*, *Taraxacum* i *Viola* stanowią pokarm niezbędny do przeżycia ptaków terenów wiejskich, szczególnie w okresie jesieni i zimy [32, 33, 34, 54, 79]. Równie ważnym pożywieniem dla tych ptaków, zwłaszcza w okresie lęgowym, są skoczki, błonkówki, pająki, chrząszcze, mrówki, ryjkowce, motyle, ćmy oraz ich larwy, a także mszyce, komarnice i ich larwy, będące w wielu przypadkach groźnymi szkodnikami upraw [32]. Intensyfikacja rolnictwa spowodowała, że populacje takich ptaków jak kuropatwa, skowronek, dzierlatka, wróbel domowy, mazurek, makolągwa, gil, trznadel, cierlik, potrzos czy ortolan uległy znacznemu obniżeniu [63, 72, 79]. Znalaziono wyraźne zależności między zasobnością i różnorodnością glebowego banku nasion chwastów a wielkością populacji ptaków na polach uprawnych.

Stwierdzono, że na obszarach upraw ekologicznych występują liczniejsze populacje ptaków, niż na terenach uprawianych tradycyjnie [52]. Ponadto ptaki, jak i inni nasionożercy, żywiąc się nasionami chwastów uczestniczą w kontroli zachwaszczenia na polach uprawnych [33]. Sugeruje się, że ze względu na ochronę ptaków, niektóre gatunki chwastów na gruntach ornych powinno się utrzymywać, przynajmniej na niskim poziomie [79].

Gryzonie, szczególnie myszy, są również ważnymi zjadaczami nasion chwastów na powierzchni gleby i nasion zakopanych w glebie. Dla tych drobnych ssaków głównym źródłem pożywienia są ziarniaki zbóż, jednak na obszarach innych upraw utrzymują się dzięki nasionom chwastów [31]. Gryzonie preferują zwykle duże nasiona, na przykład *Apodemus flavicollis* MELCH. i *A. sylvaticus* L. chętnie spożywają nasiona *Centaurea cyanus* L. [6, 42]. *Mus spicilegus* PETËNYI preferuje nasiona z rodzaju *Setaria* [38], a *Mus spretus* LATASTE diaspory *Lolium multiflorum* LAM. i *Vicia vilosa* ROTH. [2]. Według Westerman i in. [80] myszy zjadają największą część nasion chwastów (30–88%) w ekologicznych uprawach zbożowych. Dostępność nasion chwastów pomaga utrzymać też populacje gatunków chronionych, takich jak np. chomik europejski [26]. Ponadto bank nasion sam może składać się z gatunków bliskich wyginięcia i wymagających ochrony, takich jak *Agrostemma ghitago* L., *Anagalis arvensis* L., *Consolida regalis* S. F. GRAY, *Fumaria officinalis* L. czy *Nigella arvensis* L. Zwykle te gatunki są związane z zanikającymi formami rolnictwa tradycyjnego [10, 67].

Funkcjonowanie agroekosystemu jest w dużym stopniu regulowane przez glebowe zbiorowiska mikrobiologiczne, które oddziałują na niego przez wpływ na obieg nutrietów, strukturę gleby, presję patogenów roślinnych i możliwości biokontroli. Nasiona mogą zwiększać biologiczną różnorodność zbiorowisk mikrobów umożli-

wiając im infekowanie nowych gospodarzy i rozprzestrzenianie się na nowe obszary. Ponadto, diaspory chwastów stymulują mikrobiologiczną aktywność przez uwalnianie do gleby różnych związków organicznych, takich jak śluzy, rozpuszczalne węglowodany, aminokwasy i kwasy organiczne. Oprócz tego, nasiona oddziałują na zbiorowiska mikrobiologiczne przez tworzenie nowych mikrosiedlisk, nie tylko na powierzchni nasion, ale i w wewnętrznych tkankach oraz w glebie otaczającej nasiona, tak zwanej spermosferze [28, 53, 56]. Nasiona aktywnie wpływają na zbiorowiska mikrobiologiczne z nimi związane. W łupinie nasiennej wielu gatunków chwastów (np. *Abutilon theophrasti* MEDIK.) często znajdują się związki o charakterze antybakteryjnym i antygrzybowym (np. fenole, flawonoidy, związki taninopodobne) [40]. Nasiona także potrafią stymulować aktywność mikroorganizmów zdolnych do zwalczania patogenów nasion. Pewne grupy mikroorganizmów, stymulowane przez nasiona, odgrywają dużą rolę w kondycji zdrowotnej swoich gospodarzy. Znalaziono różne zbiorowiska grzybów związane z poszczególnymi gatunkami rodzaju *Festuca* (kostrzewa). Należą one do rodzajów *Epichloë* i *Neotyphodium* i są mutualistycznymi endofitami tych gatunków traw. Kolonizowane rośliny produkują więcej biomasy i są bardziej konkurencyjne niż niekolonizowane [46, 66]. Nasiona chwastów w glebie wchodzi w interakcje z glebowymi mikroorganizmami. Mogą one służyć różnym gatunkom saprofitycznych grzybów jako ważne źródło substancji odżywczych. Nasiona *Ambrosia trifida* L. trudno ulegają kolonizacji przez gatunki glebowe *Ascomycota*, a te, które uległy zakażeniu, zamierają. Diaspory *Eriochloa villosa* (THUNB.) KURTH są związane z grzybem *Chaetomium globosum* KUNZE ex FR., a *Polygonum pensylvanicum* L. z *Cordyceps sinensis* (BERK.) SACC. Te gatunkowo-specyficzne związki nie prowadzą jednak do biodegradacji nasion [8]. Ullrich i in. [76] sugerują, że glebowe mikroorganizmy nie odgrywają decydującej roli w śmiertelności nasion chwastów. Według Kremera [41] aż 80% bakterii związanych z nasionami chwastów wykazuje aktywność antygrzybową, co może ograniczać śmiertelność nasion przez potencjalnie patogenne grzyby. Ponadto, chwasty i ich nasiona mogą być źródłem korzystnych dla wzrostu roślin ryzobakterii należących do grup *Firmicutes*, *Pseudomonas* i *Stenotrophomonas maltophilia* [70].

Bank nasion chwastów często stanowi rezerwar lub wektor pewnych patogenów roślinnych. Ich wpływ na funkcjonowanie agroekosystemu jest pozytywny, gdy patogeny nasion selektywnie powodują choroby chwastów, a nie roślin uprawnych. Znalaziono przykłady nasion chwastów dających schronienie patogenom, które pomagają kontrolować inne gatunki chwastów. Wiadomo też, że zbiorowiska grzybowe na nasionach i śmiertelność nasion zależą od metod uprawy. Zredukowanie orki i rotacji upraw zwiększa zróżnicowanie glebowego banku nasion chwastów jednorocznych, ale wyraźnie zmniejsza zagęszczenie ich występowania w glebie [50]. Obiecującym problemem badawczym jest biologiczna kontrola zachwaszczenia oparta na uprawie pola stymulującej aktywność glebowych patogenów specyficznych dla nasion i siewek chwastów, powodująca powstanie tzw. chwastowo-supresyjnych

gleb, ale niestety nie otrzymano dotąd zadowalających wyników [9, 41, 60, 77]. Davis i in. [13] zaproponowali, jednak, system uprawy, który miał pobudzać rozwój mikrobiologicznych zbiorowisk powodujących śmiertelność nasion chwastów w glebie. Okazało się, że w pewnych warunkach, historia uprawy, mikrobiologiczne zbiorowiska i śmiertelność glebowego banku nasion są ze sobą powiązane.

Organizmy o ujemnej funkcji dla agroekosystemu

Wszystkożerne szkodniki mogą korzystać z nasion chwastów jako alternatywnego źródła pokarmu lub jako dodatku do zwykłej diety. Ślimaki i gąsienice mogą być poważnymi szkodnikami roślin uprawnych, szczególnie kiedy są one w stadium siewki. Ślimaki spożywają zarówno elajosomy, jak i całe nasiona, mogą też przyczyniać się do ich rozsiewania [74]. Istnieją dowody, że dostępność nasion chwastów może mieć udział w występowaniu ślimaków i gąsienic w uprawach, chociaż prawdopodobnie odgrywają one tylko skromną rolę w dynamice populacji tej fauny [42].

Wiele patogenów roślinnych nie jest ściśle związanych z jednym gatunkiem gospodarza, ale poraża szeroki zakres gatunków zarówno roślin uprawnych jak i chwastów. Bank nasion chwastów znacznie zwiększa trwałość pewnych patogenów, gdyż generalnie łatwiej przeżywają one związane z gospodarzem (np. spoczynkowymi nasionami) niż w glebie. Niektóre gatunki patogenów mogą przetrwać porę roku, kiedy orne pole jest pozbawione roślinności, głównie dzięki nasionom chwastów [57, 74].

Dość dobrze poznano rolę nasion chwastów w epidemiologii wirusa mozaiki ogórka (CMV, ang. cucumber mosaic virus), patogena warzyw, roślin białkowych i innych roślin uprawnych. CMV bardzo krótko utrzymuje się na martwych tkankach i wymaga trwałego gospodarza roślinnego lub nasion, aby przetrwać okres między sezonami uprawnymi i zainfekować następną uprawę. Wirus infekuje szerokie spektrum pospolitych chwastów należących do wielu rodzin. Znane są przykłady przeniesienia wirusa przez nasiona *Stellaria media* VILL. (21–40%), a także *Lamium purpureum* L., *Cerastium holosteoides* FR. AM. HYL. i *Spergula arvensis* L. (do 4%). Nasiona *Stachys arvensis* L. mogą być przenośnikami do 2% wirusa mozaiki lucerny (ang. alfalfa mosaic virus AMV) [51]. Znane są też przykłady przenoszenia wirusa czarnej pierścieniowej plamistości pomidora (TBRV, ang. tomato black ring virus) i wirusa pierścieniowej plamistości maliny (RRV, ang. raspberry ringspot virus) przez nasiona licznych chwastów [49]. Bank nasion może stanowić ważny rezerwuwar wirusów przez dłuższy czas, aż odpowiednie rośliny-gospodarze będą uprawiane, a rozsiewanie zainfekowanych nasion pozwala infekować nowe pola [68].

Bakterie należące do kompleksu szczepów *Pseudomonas syringae* VAN HALL powodują choroby licznych roślin uprawnych, ale przez chwasty są często przenoszone bez wykazywania symptomów. Wektorem bakterii *P. syringae* pv. *tomato* mogą być nasiona *Arabidopsis thaliana* (L.) HEYNHOLD (rzodkiewnika pospolitego), *Gnaphalium* spp. (szaroty), *Lamium amplexicaule* L. (jasnoty różowej), *Oenothera* spp. (wiesiołka), *Stellaria media* VILL. (gwiazdnicy pospolitej) i *Abutilon theophrasti*

MEDIK. (zaślazu pospolitego). Sugeruje się, że *P. syringae* pv. *tagetis* może zostać użyty do biokontroli *Cirsium arvense* L. (SCOP.) (ostrożenia polnego) i *Ambrosia grayi* (A. NELS.) SHINNERS [26]. Ostatnio wykazano, że bakteryjne zbiorowiska związane z nasionami zalegającymi w glebowym banku, takich gatunków chwastów jak *Chenopodium album* L. i *S. media*, nie pochodzą z gleby, ale od rośliny matecznej. Ponadto obecność glebowego banku nasion chwastów wyraźnie zwiększa mikrobiologiczne zróżnicowanie gleby [56]. Według Kremera [40] około 15% bakterii związanych z nasionami chwastów jest potencjalnie fitopatogenicznych.

Większość gatunków grzybów związanych z nasionami chwastów infekuje rozwijające się nasiona na roślinie matecznej. W glebowym banku nasiona mają też kontakt z ogromną ilością gatunków grzybów pochodzenia glebowego [65]. Gatunki grzybów z rodzaju *Fusarium* występują pospolicie w systemach rolniczych i są przyczyną wielu chorób. Wiele gatunków chwastów może być naturalnymi przenośnikami *Fusarium* spp. Roślina mateczna przekazuje patogen na nasiona, gdzie może być on obecny na powierzchni lub w tkankach wewnętrznych. *Fusarium* spp. może trwać na nasionach przez dłuższy czas oraz dzięki nim rozprzestrzeniać się, chociaż może też przetrwać w glebie bez udziału nasion. Patogen może infekować nasiona chwastów z wielu rodzin, m.in. *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae*, *Asteraceae*, *Malvaceae*, *Poaceae*, *Polygonaceae*, *Scrophulariaceae* i *Urticaceae* [26]. Z nasion chwastów zalegających w glebowym banku izolowano też wiele innych patogenicznych gatunków grzybów należących głównie do rodzajów *Phytium* i *Alternaria*, ale także *Acremonium* i *Phoma* [77].

Nasiona chwastów są ważnym gospodarzem przenoszącym w epidemiologii *Ditylenchus dipsaci* (KUHN) FILIPJEV (niszczyka zjadliwego), nicienia atakującego łodygi, cebule i bulwy warzyw, roślin strączkowych i zbóż [17, 58]. W zainfekowanych nasionach patogen ten może przetrwać wiele lat. Dzięki nasionom chwastów łatwo się rozprzestrzenia. Gospodarzami *D. dipsaci* mogą być nasiona *Anagalis arvensis* L., *Avena sativa* L., *Galium* spp., *Hypochaeris radicata* L., *Lamium purpureum* L., *L. amplexicaule* L., *L. album* L., *Medicago sativa* L., *Plantago* spp., *Stellaria media* (L.) VILL., *Taraxacum officinale* WEB ex WIGGER i *Trifolium* spp. [11, 29]. Kilka gatunków jednorocznych zimujących chwastów (między innymi *L. purpureum*, *L. amplexicaule*, *Thlaspi arvense* L., *Capsella bursa-pastoris* (L.) MEDICUS) może być gospodarzami nicienia mątwika sojowego (*Heterodera glycyines* Ichinohe), patogena niszczącego korzenie soi [12, 48, 75].

Podsumowanie

Badania wpływu banku nasion chwastów na funkcjonowanie agroekosystemów mają na celu przede wszystkim ułatwienie kontroli banków nasion i minimalizowanie strat w uprawach spowodowanych przez chwasty. Prace te powinny jednak uwzględniać alternatywną pozytywną ekologiczną rolę nasion chwastów. Kiedy nasiona chwastów uczestniczą w utrzymaniu gatunków o pozytywnej lub pomocniczej roli

w ekosystemie, potrzeba kontroli zachwaszczenia musi być równoważona potrzebą utrzymywania tych gatunków. Jeśli taksony utrzymywane przez chwasty pełnią destruktywną rolę, wtedy nie ma rozbieżnych celów. Identyfikacja gatunków nasion chwastów, które są ważne dla utrzymania funkcjonalnych dla ekosystemu gatunków flory i fauny może prowadzić do stworzenia rekomendacji, aby pozostawiać w uprawach pewne mniej konkurencyjne gatunki chwastów na niskim poziomie, przy pełnej kontroli innych gatunków. Takie rekomendacje dotyczące kontroli zachwaszczenia funkcjonują już w Wielkiej Brytanii w celu utrzymania populacji ptaków ziarnojadów występujących na terenach rolniczych [79].

Mądra strategia adaptacyjnego zarządzania w rolnictwie jest możliwa tylko w przypadku, gdy podejmowane decyzje będą oparte na rzetelnej wiedzy o budowie i funkcjonowaniu świata, zarówno fizycznego, jak i biologicznego. Taka wiedza pozwala nam spojrzeć na rolnictwo jak na specjalny przypadek ogólnej ekspresji bioróżnorodności w przyrodzie. Musimy też nauczyć się oceniać, w jaki sposób bogactwo gatunkowe może mieć udział w utrzymaniu rolnictwa na satysfakcjonującym poziomie, zarówno pod względem długoterminowych celów ekologicznych, jak i krótkoterminowych celów rolniczych i ekonomicznych [44].

Literatura

- [1] Albert M.J., Escudero A., Iriondo J.M. 2005. Assessing ant seed predation in threatened plants: a case study. *Acta Oecol.* 28: 213–220.
- [2] Baraibar B., Carrión E., Recasens J., Westerman P.R. 2011. Unravelling the process of weed seed predation: Developing options for better weed control. *Biol. Control* 56: 85–90.
- [3] Bochenek A. 1998. Ekofizjologiczne uwarunkowania dynamiki glebowego banku nasion chwastów. *Post. Nauk Rol.* 6: 83–100.
- [4] Bochenek A. 2000. Wpływ czynników biotycznych i zabiegów uprawowych na glebowy bank nasion chwastów. *Post. Nauk Rol.* 2: 19–29.
- [5] Bochenek A., Gołaszewski J., Giełwanowska I. 2009. Współczesne poglądy na pojęcie spoczynku nasion. *Post. Nauk Rol.* 3–4: 127–136.
- [6] Booman G.C., Laterra P., Comparatore V., Murillo N. 2009. Post-dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: interactive influences of neighbor land use and local environment. *Agr. Ecosyst. Environ.* 129: 277–285.
- [7] Chauchan B.S., Migo T., Westerman P.R., Johnson D.E. 2010. Post-dispersal predation of weed seeds in rice fields. *Weed Res.* 50: 553–560.
- [8] Chee-Sanford J.C. 2008. Weed seed as nutritional resources for soil Ascomycota and characterization of specific association between plant and fungal species. *Biol. Fertil. Soils* 44: 763–771.
- [9] Chee-Sanford J.C., Williams II M.M., Davis A.S., Sims G.K. 2006. Do microorganisms influence seed-bank dynamics? *Weed Sci.* 54: 575–587.
- [10] Chmiel J. 2006. Rośliny specjalnej troski i wartościowe obszary przyrodnicze w północno-wschodniej Wielkopolsce. Prace Zakładu Taksonomii Roślin UAM w Poznaniu. 15: 1–97. Bogucki Wyd. Nauk.
- [11] Clayden I., Hooper D.J. 1981. New weed hosts for the giant race *Ditylenchus dipsaci* (KUNCH) FILIPIEW. *Plant Pathol.* 30: 251–252.
- [12] Creech J.E., Westphal A., Ferris W.R., Faghilhi J., Vyn T.J., Santini J.B., Johnson W.G. 2008. Influence of winter annual weed management and crop rotation on soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) and winter annual weeds. *Weed Sci.* 56: 103–111.
- [13] Davis A.S., Anderson K.I., Hallett S.G., Renner K.A. 2006. Weed seed mortality in soils with contrasting agricultural management histories. *Weed Sci.* 54: 291–297.

- [14] Dekker J. 1997. Weed diversity and weed management. *Weed Sci.* 45: 357–363
- [15] Dobrzański A., Adamczewski K. 2009. Wpływ walki z chwastami na bioróżnorodność agrofitycenozy. *Prog. Plant Protection/Post. Ochr. Roślin* 49: 982–995
- [16] Donath T.W., Eckstein R.L. 2011. Litter effects on seedlings establishment interact with seed position and earthworm activity. *Plant Biology* DOI: 10.1111/j.1438–8677.2011.00490.x
- [17] Douđa O. 2005. Host range and growth of stem and bulb nematode (*Ditylenchus dipsaci*) populations isolated from garlic and chicory. *Plant Prot. Sci.* 41(3): 104–108.
- [18] Eisenhauer N., Marhan S., Scheu S. 2008. Assessment of anecic behavior in selected earthworms species: effects on wheat seed burial, seedlings establishment, wheat growth and litter incorporation. *Appl. Soil Ecol.* 38: 79–82.
- [19] Eisenhauer N., Schuy M., Butenschoen O., Scheu S. 2009. Direct and indirect effects of endogeic earthworms on plant seeds. *Pedobiologia* 52: 151–162.
- [20] Eisenhauer N., Butenschoen O., Radsick S., Scheu S. 2010. Earthworms as seedling predators: Importance of seeds and seedlings for earthworms nutrition. *Soil Biol. Biochem.* 42: 1245–1252.
- [21] Finch-Savage W.E., Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.* 171: 501–523.
- [22] Fenner M. 1995. Ecology of seed banks. W: Seed development and germination. Kigel J., Galili G. (red.). Marcel Dekker, New York: 507–527.
- [23] Fenner M., Thompson K. 2007. The ecology of seeds. Cambridge University Press: 250 ss.
- [24] Fischer C., Thie C., Tschamtk T. 2011 Mixed effects of landscape complexity and farming practice on weed seed removal. *Perspec. Plant Ecol. Evol. Sys.* 13: 297–303.
- [25] Forey E., Barot S., Decaens T., Langlois E., Laossi K.-R., Margerie P., Scheu S., Eisenhauer N. 2011. Importance of earthworm-seed interactions for the composition and structure of plant communities: A review. *Acta Oecol.* doi: 10.1016/j.actao.2011.03.001.
- [26] Franke A.C., Plotz L.A., van der Burg W.J., van Overbeek L. 2009. The role of arable weed seeds for agroecosystem functioning. *Weed Res.* 49: 131–141.
- [27] Gaines H.R., Gratton C. 2010. Seed predation increases with ground beetle diversity in Wisconsin (USA) potato agroecosystem. *Agr. Ecosyst. Environ.* 137: 329–336.
- [28] Garbaeva P., van Veen J.A., van Elsas J.D. 2004. Microbial diversity in soil: selection of microbial populations by plant and soil type and implications for disease suppressiveness. *Ann. Rev. Phytopathol.* 42: 243–270.
- [29] Hanounik S.B., Bisri M. 1991. Status of faba bean in Mediterranean region and their control. *Options Méditerranéennes* 10: 59–66.
- [30] Harper J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York.
- [31] Heroldova M., Bryja J., Zejda J., Tkadlec E. 2007. Structure and diversity of small mammal communities in agriculture landscape. *Agr. Ecosyst. Environ.* 120: 206–210.
- [32] Holland J.M., Hutchison M.A.S., Smith B., Aebischer N.J. 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food farmland birds in Europe. *Ann. Appl. Biol.* 148: 49–71.
- [33] Holland J.M., Smith B., Southway S.E., Birkett T.C., Aebischer N.J. 2008. The effect of crop, cultivation and seed addition for birds on surface weed seed densities in arable crops during winter. *Weed Res.* 48: 503–511.
- [34] Holmes R.J., Froud-Williams R.J. 2005. Post-dispersal weed seed predation by avian and non-avian predators. *Agr. Ecosyst. Environ.* 105: 23–27.
- [35] Honek A., Martinkowa Z., Jarosik V. 2003. Ground beetles (*Carabidae*) as seed predators. *Eur. J. Entomol.* 100: 531–544.
- [36] Honek A., Martinkowa Z., Saska P., Koprdova S. 2009. Role of post-dispersal seed and seedling predation in establishment of dandelion (*Taraxacum* agg.) plants. *Agr. Ecosyst. Environ.* 134: 126–135.
- [37] Honek A., Martinkowa Z., Saska P. 2011. Effect of size, taxonomic affiliation and geographic origin of dandelion (*Taraxacum* agg.) seeds on predation by ground beetles (*Carabidae*, *Coleoptera*). *Basic Appl. Ecol.* 12: 89–96.
- [38] Hölzl M., Křišťofík J., Darolova A., Hoi H. 2011. Food preferences and mound-building behaviour of mound-building mice *Mus spicilegus*. *Naturwissenschaften* 98: 863–870.
- [39] Hurst C., Dobierski J. 2003. Wild flower seed predation by *Pterostichus madidus* (*Carabidae*, *Coleoptera*). *Ann. Appl. Biol.* 142: 251–254.
- [40] Kremer R.J. 1986. Antimicrobial activity of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds. *Weed Sci.* 34: 617–622.
- [41] Kremer R.J., Li J. 2003. Developing seed-suppressive soils through improved soil quality management. *Soil Till. Res.* 72: 193–202.

- [42] Kollmann J., Bassin S. 2001. Effects of management on seed predation in wildflower strips in northern Switzerland. *Agr. Ecosyst. Environ.* 83: 285–296.
- [43] Lobry de Bruyn L.A. 1999. Ants as bioindicators of soil function in rural environments. *Agr. Ecosyst. Environ.* 74: 425–441.
- [44] Main A.R. 1999. How much biodiversity is enough? *Agroforest. Syst.* 45: 23–41.
- [45] MacMahon J.A., Mull J.F., Crist T.O. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their community and ecosystem influences. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 265–291.
- [46] Marks S., Clay K., Cheplick G.P. 1991. Effect of fungal endophytes on interspecific and intraspecific competition in the grasses *Festuca arundinacea* and *Lolium perenne*. *J. Appl. Ecol.* 28: 194–204.
- [47] Meiss H., Le Lagadec L., Munier-Jolain N., Waldhardt R., Petit S. 2010. Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agr. Ecosyst. Environ.* 138: 10–16.
- [48] Mock V.A., Creech J.E., Ferris V.R., Hallett S.G., Johnson W.G. 2010. Influence of winter annual removal timings on soybean cyst nematode population density and plant biomass. *Weed Sci.* 58: 381–386.
- [49] Murant A.F., Lister R.M. 1967. Seed transmission in the ecology of nematode-borne viruses. *Ann. Appl. Biol.* 59: 63–76.
- [50] Murphy S.D., Clements D.R., Belaoussouf S., Kevan O.G., Swanton C.J. 2006. Promotion of weed species diversity and reduction of weed seedbank with conservation tillage and crop rotation. *Weed Sci.* 54: 69–77.
- [51] Nayudu M.V. 2008. Plant viruses. Tata McGraw-Hill Publishing Company Ltd. New Delhi: 1257 ss.
- [52] Navntoft S., Wratten S.D., Kristensen K., Esbjerg P. 2009. Weed seed predation in organic and conventional fields. *Biol. Control.* 49: 11–16.
- [53] Nelson E.B. 2004. Microbial dynamics and interactions in the spermosphere. *Annu. Rev. Phytopathol.* 42: 271–309.
- [54] Orłowski G., Czarnecka J. 2009. Granivory of birds and seed dispersal: viable seeds of *Amaranthus retroflexus* L. recovered from the droppings of the grey partridge *Perdix perdix* L. *Pol. J. Ecol.* 57: 191–196.
- [55] O'Rourke M.E., Heggenstaller A.H., Liebman M., Rice M.E. 2006. Post-dispersal weed seed predation by invertebrates in conventional and low-external-input crop rotation systems. *Agr. Ecosyst. Environ.* 116: 280–288.
- [56] van Overbeek L.S., Franke A.C., Nijhuis E.H.M., Groeneveld R.M.W., da Rocha U.N., Lotz L.A.P. 2011. Bacterial communities associated with *Chenopodium album* and *Stellaria media* seeds from arable soils. *Microbial Ecol.* 62: 257–264.
- [57] Petit S., Boursault A., Le Guilloux M., Munier-Jolain N., Reboud X. 2011. Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 31: 309–317.
- [58] Plowright R.A., Caubel G., Mizen K.A., 2002. Ditylenchus species. W: Plant resistance to parasitic nematodes. Starr J.L., Cook R., Bridge I. (red.). CAB International, Wallingford: 107–139.
- [59] Postma-Blaauw D.C., Bloem J., Faber J.H., van Groenigen J.W., de Goede R.G.M., Brussaard L. 2006. Earthworm species composition affects the soil bacterial community and net nitrogen mineralization. *Pedobiologia* 50: 243–256.
- [60] Quimby P.C., King L.R., Grey W.E. 2002. Biological control as a means of enhancing the sustainability of crop/land management system. *Agr. Ecosyst. Environ.* 88: 147–152.
- [61] Retana J., Picó F.X., Rodrigo A. 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos* 105: 377–385.
- [62] Roberts E.H., Totterdell S. 1981. Seed dormancy in *Rumex* species in responses to environmental factors. *Plant Cell Environ.* 4: 97–106.
- [63] Robinson R.A., Sutherland W.J. 2002. Post-war changes in arable farming biodiversity in Great Britain. *J. Appl. Ecol.* 39: 157–176.
- [64] Saska P., van der Werf W., de Vries E., Westerman P.R. 2008. Spatial and temporal patterns of carabid activity-density in cereals do not explain levels of predation on weed seeds. *B. Entomol. Res.* 98: 169–181.
- [65] Schafer M., Kotanen P.M. 2004. Impact of naturally-occurring soil fungi on seed of meadow plants. *Plant Ecol.* 175: 19–35.
- [66] Siegel M.R., Latch G.C.M., Johnson M.C. 1987. Fungal endophytes of grasses. *Annu. Rev. Phytopathol.* 25: 293–315.
- [67] Skrajna T., Kubicka H. 2009. Aktualny stan i możliwości ochrony flory segetalnej w ogrodzie botanicznym w Powsinie. *Ochr. Środ. Zasob. Natur.* 40: 338–347.
- [68] Stevens M., Liu H.Y., Lemaire O. 2006. Virus diseases. W: Sugar beet. A.P. Draycott (red.) Blackwell Publishing, Oxford: 256–285.

- [69] Storkey J., Westbury D.B. 2007. Managing arable weeds for biodiversity. *Pest Manag. Sci.* 63: 517–523.
- [70] Sturz A.V., Matheson B.G., Arsenault W., Kimpinski J., Christie B.R. 2001. Weeds as a source of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural soils. *Can. J. Microbiol.* 47: 1013–1024.
- [71] Symonides E. 1989. Bank nasion jako efekt strategii reprodukcji terofitów. *Wiad. Ekol.* 2: 107–144.
- [72] Taylor R.L., Maxwell B.D., Boik R.J. 2006. Indirect effects on bird food resources and beneficial arthropods. *Agr. Ecosyst. Environ.* 116: 157–164.
- [73] Thompson K. 2000. The functional ecology of soil seed banks. W: *Seeds – the ecology in plant communities*. Fenner M. (red.). CAB International, Wallingford: 215–235.
- [74] Türke M., Heinze E., Andreas K., Svendsen S.M., Gossner M.M., Weisser W.W. 2010. Seed consumption and dispersal of ant-dispersed plants by slugs. *Oecologia* 163: 681–693.
- [75] Venkatesh R., Harrison S.K., Riedel R.M. 2000. Weed hosts of soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) in Ohio. *Weed Technol.* 14(1): 156–160.
- [76] Ullrich S.D., Buyer J.S., Cavigelli M.A., Seidel R., Teasdale J.R. 2011. Weed seed persistence and microbial abundance in long-term organic and conventional cropping system. *Weed Sci.* 59: 202–209.
- [77] Wagner M., Mitschunas N. 2008. Fungal effects on seed bank persistence and potential applications in weed biocontrol: A review. *Basic Appl. Ecol.* 9: 191–203.
- [78] White S.S., Renner K.A., Menalled F.D., Landis D.A. 2007. Feeding preferences of weed seed predators and effect on weed emergence. *Weed Sci.* 55: 606–612.
- [79] Wilson J.D., Morris A.J., Arroyo B.E., Clark S.C., Bradbury R.B. 1999. A review of the abundance of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agr. Ecosyst. Environ.* 75: 13–30.
- [80] Westerman P.R., Hofman A., Vet L.E.M., van der Werf W. 2003. Relative importance of vertebrates and invertebrates in epigeic weed seed predation in organic cereal fields. *Agr. Ecosyst. Environ.* 95: 417–425.
- [81] Zettler J.A., Spira T.P., Allen C.R. 2001. Ant mutualisms: can red imported fire ants sour the relationship? *Biol. Conserv.* 101: 249–253.

Significance of the soil weed seed bank for the biodiversity of arable areas

Key words: agroecosystem, biodiversity, granivory, soil seed bank, weed seeds

Summary

Intensified agriculture has led to limited availability of weed seeds as food for higher trophic levels, which is probably to blame for the decreased biodiversity of agroecosystems. When weed seeds participate in the maintenance of species which play a beneficial and auxiliary role in ecosystem, the weed management should be balanced by the need to preserve these species. However, if the taxa supported by weeds are destructive, there are no divergent aims. It is suggested that some less competitive weed species should be left among crops, while others ought to be fully controlled, in order to protect numerous species of micro- and macrofauna as well as microflora. Species richness may take part in maintaining a satisfactory level of agriculture, with regard to both long-term ecological aims and short-term economic ones.

Cecha męskiej sterility u rzodkiewki (*Raphanus sativus* L.) – podłoże genetyczne i molekularne

*Anna Hawliczek-Strulak, Grzegorz Bartoszewski, Aleksandra Korzeniewska,
Katarzyna Niemirowicz-Szczytt*

*Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Wydział Ogródnictwa i Architektury Krajobrazu,
Katedra Genetyki Hodowli i Biotechnologii Roślin,
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
e-mail: ahawliczek@gmail.com; katarzyna_niemirowicz@sggw.pl*

Słowa kluczowe: rzodkiewka, CMS, Ogura, *orf138*, *Rfo*, *PPR-B*, restorer

Wstęp

W populacjach rzodkiewki występuje cytoplazmatyczno-jądrowa męska sterility (oznaczona tu jako CMS). System CMS *R. sativus* stał się jednym z najczęściej badanych na świecie, a ponadto jest wykorzystywany praktycznie w hodowli rzodkiewki, rzodkwi i rzepaku zarówno w Europie, jak i w Azji. Liczne badania naukowe, miały na celu dokładne opisanie czynników genetycznych kontrolujących pojawianie się roślin męskosterylnych oraz identyfikację i charakterystykę genów jądrowych mających zdolność przywracania płodności roślinom z CMS. Obecnie, w wyniku zastosowania nowych metod wykrywania mutacji w genomie mitochondrialnym, możliwe jest identyfikowanie roślin o sterylizującej cytoplazmie typu Ogura. Ponadto poznano sekwencje genów jądrowych *Rf* (ang. restorer of fertility), przywracających płodność roślinom z cytoplazmą typu Ogura. Dzięki tym odkryciom możliwe stało się wykorzystanie cytoplazmy typu Ogura w produkcji nasion mieszańcowych.

Charakterystyka gatunku *Raphanus sativus*

Raphanus sativus L. jest jednym z głównych gatunków roślin warzywnych uprawianych w Azji. W pozostałych częściach świata jest rośliną uprawianą na mniejszą skalę. Rodzaj *Raphanus* należy do rodziny *Brassicaceae* (kapustowate), oprócz zgrubienia korzeniowego ma wiele innych cech ważnych dla hodowców zajmujących się roślinami kapustnymi. Jedną z najważniejszych i najczęściej opisywanych w literaturze jest cecha cytoplazmatyczno-jądrowej męskiej sterility [28].

Pochodzenie męskiej sterility

W trakcie ewolucji rośliny wyższe wytwarzały mechanizmy mające na celu promowanie allogamii (obcocylności), która z jednej strony ogranicza występowanie depresji wsobnej, a z drugiej przyczynia się do wzrostu heterozygotyczności, zróżnicowania genetycznego i poprawia wigor roślin mieszańcowych. W konsekwencji mechanizmy te przyczyniają się do lepszego przystosowania poszczególnych osobników, a tym samym gatunków, zapewniając im przetrwanie i rozwój [19]. Do najważniejszych mechanizmów zapobiegających samozapyleniu zaliczmy rozdzielność płciowość. W przypadku roślin o kwiatach hermafrodytycznych do mechanizmów sprzyjających obcocylności zaliczmy protogynię, protoandrię, heterostylię, samoniezgodność oraz sterility męską lub żeńską. Ze wszystkich wyżej wymienionych systemów męska sterility (MS), jest najbardziej efektywnym systemem wymuszającym obce zapylenie. Sterility kwiatów może być warunkowana wyłącznie przez geny (jądrowe lub/i cytoplazmatyczne) albo czynniki środowiskowe, a może też być wynikiem współdziałania czynników genetycznych i środowiskowych [18].

Cytoplazmatyczno-jądrowa męska sterility

Cytoplazmatyczno-jądrowa męska sterility (CMS) może pojawiać się spontanicznie w materiale hodowlanym lub ujawniać się w potomstwie powstałym w krzyżowaniu oddalonym jako wynik wymiany genomów jądrowych i cytoplazmatycznych. CMS jest definiowana jako cecha dziedziczona jednorodzicielsko, matecznie, wynikająca z działania specyficznych genów mitochondrialnych, których ekspresja zaburza tworzenie żywotnego pyłku, nie zaburzając żadnych innych funkcji rośliny [7]. Formy męskosterylne zapyłone przez formę płodną wydają prawidłowy plon owoców i nasion. CMS została zidentyfikowana i scharakteryzowana u ponad 150 gatunków roślin [23]. W roślinach mających mitochondrialne geny wywołujące męską sterility dochodzi do zahamowania mikrosporogenezy i/lub mikrogametogenezy, przez co nie powstaje żywotny pyłek.

Obecnie rośliny męskosterylne są również otrzymywane przy wykorzystaniu metod inżynierii genetycznej. Często wykorzystywaną metodą jest fuzja protoplastów, zwykle cybrydyzacja, polegająca na połączeniu genomu jądrowego jednego gatunku z genomem cytoplazmatycznym drugiego gatunku. W ten sposób można przenieść mitochondria z roślin MS do roślin płodnych [25].

Geny mitochondrialne związane z wytwarzaniem CMS

Większość z poznanych do dnia dzisiejszego genów wywołujących męską sterility ma strukturę chimeralną i powstała prawdopodobnie w wyniku procesów rekombinacyjnych zachodzących w genomach mitochondrialnych. Zdarzenia rekombinacyjne mogły prowadzić do „zlepiania się” różnych nie powiązanych fragmentów genów mitochondrialnych, a w konsekwencji do powstania nowych otwartych ramek

odczytu. Wspólną cechą, zróżnicowanych zazwyczaj genów związanych z CMS, jest obecność w ich sekwencji fragmentów mitochondrialnych genów (na przykład: *atp6*, *atp8*, *atp9*, *cox2* i *nad3*) regulujących podstawowe procesy metaboliczne [30]. Ponadto geny CMS są zazwyczaj kotranskrybowane z genami mitochondrialnymi, niezwiązanymi z cechą MS, ale pełniącymi kluczowe funkcje dla komórek [7, 14]. Wiele białek związanych z wytwarzaniem cechy MS powstaje w wyniku translacji bicystronowych mRNA. Jednoczesna ekspresja genów CMS z innymi, niezbędnymi dla funkcjonowania komórki genami, wydaje się zapobiegać rekombinacyjnej eliminacji genów wywołujących męską sterility [1].

Funkcja białek kodowanych przez geny CMS nadal pozostaje nieznana. Brak też jednoznacznej odpowiedzi na pytanie dlaczego zaburzenia w funkcjonowaniu mitochondriów ujawniają się tylko w tkankach pylnikowych i manifestują pod postacią męskiej sterility. Mechanizm wpływający na tkankową specyficzność cechy jest prawdopodobnie bardzo złożony.

Geny jądrowe przywracające płodność

W przypadku cytoplazmatyczno-jądrowej męskiej sterility negatywny wpływ białek CMS może być znoszony przez produkty jednego lub większej liczby genów jądrowych zwanych restorerami (*Rf* – ang. Restorer of fertility). Rośliny zawierające w genomie jądrowym gen(y) restorujące, wytwarzają żywotny, funkcjonalny pyłek, mimo obecności mitochondrialnych genów CMS [20]. Ujawnienie genów przywracających płodność bywa często wynikiem krzyżowania rośliny męskosterylnej z płodną rośliną o odmiennym genotypie. Niektóre allele genów jądrowych podtrzymują CMS, inne wpływają na przywrócenie płodności.

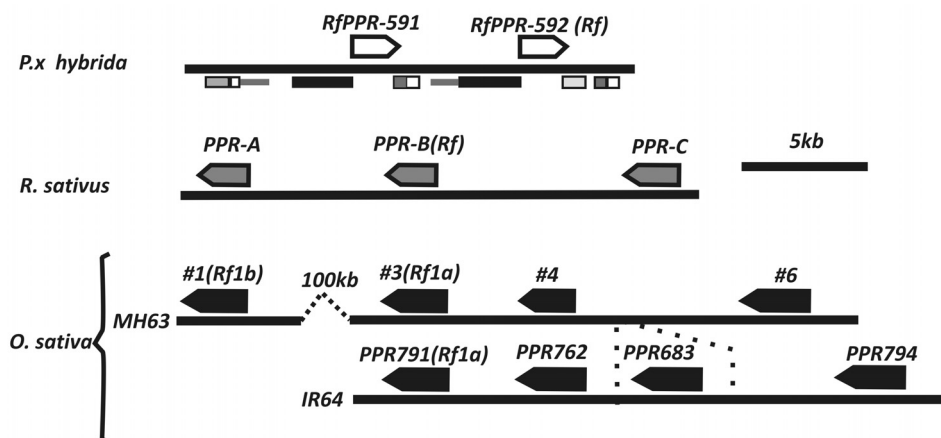
Geny regulujące przywracanie płodności (*Rf*) zostały sklonowane u wielu gatunków roślin. Jako pierwszy sklonowany został gen *Rf2* kukurydzy, kodujący białko wykazujące aktywność dehydrogenazy aldehydowej [24]. Allel *Rf2* przywraca płodność roślinom MS z cytoplazmą typu T, tylko w obecności genu restorującego w locus *rfl* [35]. Z wyjątkiem tego genu, wszystkie pozostałe sklonowane geny *Rf* kodują białka składające się z tandemowo ułożonych 35 aminokwasowych motywów i należą do rodziny białek określanymi jako PPR (ang. Pentatricopeptide Repeat Proteins). Geny z grupy PRP regulujące przywracanie płodności sklonowano między innymi u petunii [3], ryżu [33] i rzodkiewki [6, 8, 21].

Liczne badania genetyczne i biochemiczne mające na celu ustalenie mechanizmu działania białek PPR wskazują, że łączą się one bezpośrednio ze specyficznym RNA i tym samym, przez potranskrypcyjny splicing, obróbkę, edycję lub destabilizację mRNA wpływają na regulację inicjacji translacji [22, 13]. Inny mechanizm działania wykazuje gen *Rfo* (restorer *R. sativus*), który nie działa na poziomie mRNA natomiast prowadzi do destabilizacji białka ORF138 [2].

Cechą wspólną, łączącą różne loci regulujące przywracanie płodności, jest fakt, że często zawierają kilka podobnych genów PPR (rys. 1). Między innymi gen *RfPPR592* petunii flankuje gen *RfPPR591*. Sekwencje kodujące tych dwóch genów są identyczne w 93% [3]. Stwierdzono jednak liczne duplikacje i rearanżacje w rejonach: promotorowym i 3'UTR genów *RfPPR591* i *RfPPR592*.

R. sativus ma locus *Rfo* zawierający trzy podobne geny: *PPR-A*, *PPR-B*, *PPR-C*, których sekwencje nukleotydowe wykazują minimum 72% identyczności [6, 8] (rys. 1). Gen *Rf1a* ryżu poprzedza (w zależności od linii), dwa lub trzy inne geny PPR o identycznej sekwencji [33] (rys. 1). W locus *Rf1* zidentyfikowano dziewięć homologów genu *Rf*. Istotne wydaje się, że tylko jeden gen PPR z całej grupy pełni funkcję rzeczywistego restorera [33]. Fakt, że geny, których sekwencja jest w 93,2% identyczna z sekwencją restorera *Rf1a*, nie mają zdolności przywracania płodności roślinom męskosterylnym, może wskazywać, że nawet niewielkie zmiany sekwencji aminokwasowej genów PPR mogą prowadzić do utraty funkcji białka.

Jest wysoce prawdopodobne, że geny CMS i jądrowe restorery koewoluowały na zasadzie licznych 'prób i błędów', co w konsekwencji doprowadziło do powstania genów *Rf* pełniących funkcję restorerów znoszących działanie genów cytoplazmatycznych. Przyjmuje się, że restorery z grupy PPR funkcjonują jako geny dominujące nad genami CMS [12]. Jednakże, uwzględniając fakt, że CMS jest wynikiem niekompatybilności pomiędzy jądrem komórkowym a mitochondriami, można przypuszczać, że istnieją recesywne geny *rf*. Tego typu restorer, powstały na zasadzie „utraty funkcji”, został opisany u kukurydzy S-CMS [34]. Dominujący allel genu restorera (*Rf11*) jest pozytywnie skorelowany z akumulacją podjednostki A syntazy ATP (ATPA). ATPA może oddziaływać z produktem genu *orf355-orf77* prawdopodobnie



Rysunek 1. Schematyczne przedstawienie struktury loci *Rfo* u 3 gatunków roślin. Strzałki wskazują rejony ORF genów PRP. Geny PPR w obrębie gatunku wykazują podobieństwo sekwencji min. 72%. U petunii zaznaczono rejony zduplikowane. Rf – funkcjonalny restorer. Schemat zmodyfikowany za Fujii i Toriyama [20]

wywołując męską sterility. W przypadku braku *Rfl1*, w tkankach haploidalnych, przywracana jest płodność. Rośliny homozygotyczne *rfl1rfl1* są letalne ponieważ nie akumulują ATPA w mitochondriach. Identyfikacja genu *rfl1* była możliwa, ponieważ przywracanie płodności u kukurydzy (S-CMS) zachodzi w tkance haploidalnej (pyłek), w której nie obserwuje się dominacji i recesywności alleli.

Męska sterility *R. sativus*

Męska sterility w populacji *R. sativus*, po raz pierwszy została opisana przez Ogura [28] w Japonii. Cecha ta ma charakter cytoplazmatyczno-jądrowy. Od momentu odkrycia, system CMS *R. sativus* stał się jednym z najczęściej badanych na świecie. Badania cytologiczne wykonane przez Ogura [28] wykazały, że rozwój komórek macierzystych mikrospor przebiega prawidłowo do momentu powstania mikrospor, które bardzo szybko zaczynają zamierać, nie przekształcając się w ziarna pyłku. Obumieranie mikrospor jest w przypadku rzodkiewki skorelowane z przedwczesną degradacją tapetum, co prawdopodobnie prowadzi do zaburzeń dostarczania składników pokarmowych dla tworzących się ziaren pyłku. Degradacja komórek tapetum zbiega się w czasie ze zmianami morfologicznymi pylników, które znacząco zmniejszają i bieleją [28].

Niezdolność roślin do wytwarzania żywotnego pyłku jest wynikiem obecności genu *orf138* w genomie mitochondrialnym [10]. *Orf138* składają się z dwóch ko-transkrybowanych otwartych ramek odczytu: *orf138* i *orfB* (inaczej *atp8*, kodujący ósmą podjednostkę syntazy ATP) [10] (rys. 2).

W odróżnieniu od wielu innych zidentyfikowanych białek wywołujących CMS, które składają się niejako z fragmentów innych, typowych dla mitochondriów białek, polipeptyd ORF138 nie ma struktury chimeralnej. Wykazano, że białko to tworzy kompleks białkowy (homopolimer) o wielkości 750kDa zintegrowany z wewnętrzną błoną mitochondrialną. Dokładny mechanizm jego działania nadal pozostaje nieokreślony [10]. Wyniki uzyskane przez Duroc i in. [10, 11] pozwalają wnioskować, że w mitochondriach sterylnych roślin kompleks ORF138 pełni funkcję kanału błono-



Rysunek 2. Porównanie budowy genu *orf138* z MS typu Ogura (A) oraz genu *orf125* z MS typu Kosena (B). Kółka oznaczają pojedyncze substytucje nukleotydowe, białe kwadraty wskazują delekcje punktowe. Jasnoszary prostokąt wskazuje miejsce delekcji w genie *orf125* długości 39pz. Zmodyfikowano za [30].

wego. W kilku opisanych wcześniej przypadkach, pokazano negatywny wpływ białek CMS, na stabilność i/lub aktywność niektórych białkowych kompleksów oddechowych u roślin MS [9, 29, 40]. W przypadku białka ORF138 nie obserwowano jednak negatywnego wpływu na rozmiar, stabilność, czy wydajność mitochondrialnych kompleksów łańcucha oddechowego [11]. Badania wykazały natomiast znaczne różnice w zużyciu tlenu przez mitochondria. Izolowane mitochondria roślin męskosterylnych zużywały ponad dwukrotnie więcej tlenu niż izolowane mitochondria roślin płodnych. Dodatkowe analizy pozwoliły postawić hipotezę, że istnieje mechanizm, który w organach wegetatywnych minimalizuje toksyczne działanie białka ORF138, natomiast nie jest on wystarczająco wydajny w pylnikach [11]. Yang i in. [39] wskazują, że zamieranie pyłku w roślinach MS typu Ogura może być wynikiem zakłócenia procesu syntezy flawonoidów. Autorzy wykazali znaczne obniżenie poziomu ekspresji syntazy chalkonowej w pylnikach *R. sativus* z cytoplazmą typu Ogura, w porównaniu z roślinami płodnymi. Wyniki różnych eksperymentów jednoznacznie wskazują, że białko ORF138 funkcjonuje niezależnie od innych („autonomicznie”). W świetle uzyskanych danych bardziej prawdopodobne wydaje się, że system CMS, w przypadku cytoplazmy Ogura, powstał w wyniku „zyskania funkcji genu” a nie dominującej mutacji defektywnej [11].

Na podstawie sekwencji genu mitochondrialnego *orf138*, wywołującego CMS [10] zaprojektowano startery, które umożliwiły wytypowanie nowych (innych niż te wyodrębnione przez Ogura) form rzodkiewki mających sterylizującą cytoplazmę [36, 37]. Niektóre męskosterylne rośliny *Raphanus* mają w genomie mitochondrialnym sekwencję odmienną od sekwencji specyficznej dla mitochondriów typu Ogura. Yamagishi i Terachi [38] zidentyfikowali rośliny *R. raphanistrum*, które miały gen *orf138* różniący się na poziomie sekwencji nukleotydowej dwiema substytucjami. Iwabuchi i in. [17] u rzodkwi odmiany ‘Kosena’ (kos) zidentyfikowali *orf125* zawierającą dwie substytucje aminokwasowe i 39 nukleotydową delecję w porównaniu z sekwencją typu Ogura. Yamagishi i Terachi [38] wykazali, że rośliny przywracające płodność roślinom z cytoplazmą specyficzną dla *R. raphanistrum*, przywracają również płodność liniom z cytoplazmą typu Ogura. Podobne rezultaty uzyskali Iwabuchi i in. [17], którzy badali przywracanie płodności w roślinach z cytoplazmą typu ‘Kosena’. Linie przywracające płodność roślinom kos-CMS, przywracały również płodność roślinom Ogura-CMS. Wyniki te sugerują, że te same lub działające wymiennie restorery znoszą działanie trzech różnych form genu mitochondrialnego.

Drugim czynnikiem kontrolującym płodność rzodkiewki są geny jądrowe. Wyniki uzyskane między innymi przez Nieuwhof [27] i Seok-Hyeon [31], którzy badali sposób dziedziczenia męskiej sterility w różnych populacjach *R. sativus*, wskazują, że w kontrolę sterility może być zaangażowany więcej niż jeden gen jądrowy. Geny te, prawdopodobnie, działają w sposób niezależny od siebie, co sprawia, iż nie wszystkie muszą być jednocześnie obecne w osobnikach podtrzymujących sterility

lub przywracających męską płodność. Geny *Rf* były opisane w różnych odmianach *R. sativus* (europejskich [27], chińskich [21] i japońskich [38]). Wykazano również, że występują z dużą częstotliwością w nieuprawnych formach japońskiej rzodkiewki oraz u gatunku *R. raphanistrum* [4].

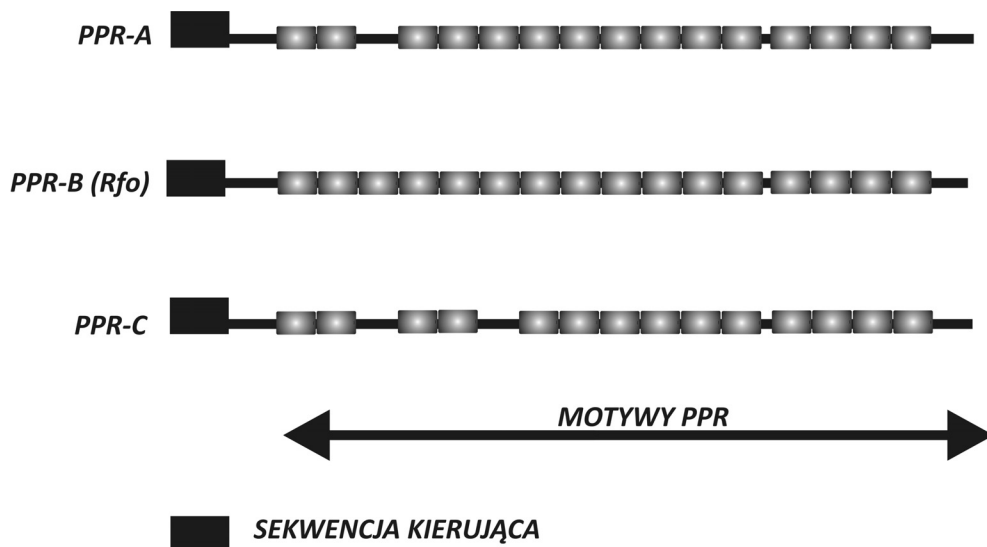
Zwykle jeden dominujący gen restorujący wyjaśnia większość obserwowanych w potomstwach stosunków rozszczepień. Zdarzają się przypadki, gdzie model z jednym genem nie wystarcza dla stosunków liczbowych występujących w potomstwie [4, 5, 31]. Model zakładający dwa dominujące geny współdziałające ze sobą w przywracaniu płodności roślinom z CMS potwierdzili w swoich badaniach między innymi: Yamagishi i Terachi [36] oraz Koizuka i in. [20].

Bonnet [5] i Nieuwhof [27], oceniając segregujące populacje, zaproponowali model, w którym w przywróceniu płodności roślinom z CMS mogły uczestniczyć dwa geny dominujące, działające niezależnie i jeden gen recesywny. Większość rozbieżności dotyczących liczby genów włączonych w proces restoracji wynika prawdopodobnie z faktu, że linie męskosterylne i dzikie formy rzodkiewki mogą potencjalnie mieć geny restorujące, które nie są uwidaczniane. Geny te ujawniają się dopiero w momencie, gdy do form potomnych zostanie wprowadzony nowy nierestorujący allel takiego genu pochodzący od jednej z wykorzystanych w krzyżowaniu form rodzicielskich.

Poza głównymi genami restorującymi, Nieuwhof [27] zasugerował istnienie genów modyfikatorów, które mogą mieć wpływ na cały system CMS u rzodkiewki. Obecność takich genów według autora mogłaby wyjaśniać pojawianie się męskosterylnych roślin w homozygotycznych populacjach roślin płodnych. Udowodniono również, że geny modyfikatory mogą zmieniać stabilność cechy, działając odmiennie w zależności od temperatury. W takim przypadku formy płodne w niskich (<17°C) lub wysokich (>20°C) temperaturach mogłyby być męskosterylne.

Obecnie zidentyfikowano i opisano jeden spośród obserwowanych genów jądrowych *Rf*, który hamując powstawanie białka ORF138, przywraca płodność roślinom o sterylnej cytoplazmie typu Ogura [6, 8, 21]. Niemalże jednocześnie w trzech różnych zespołach badawczych sklonowano gen przywracający płodność męskosterylnym roślinom z cytoplazmą typu Ogura. Sklonowany przez Koizuka i in. [21] gen restorujący pochodzący z chińskiej odmiany 'Yuan hong', nazwany *orf687* lub *Rfk* koduje białko z grupy PPR. Sekwencja tego genu jest identyczna z sekwencjami genu *Rfo* uzyskanymi przez dwie pozostałe grupy [6, 8] co pozwala przypuszczać, że powyższe prace dotyczą tego samego genu.

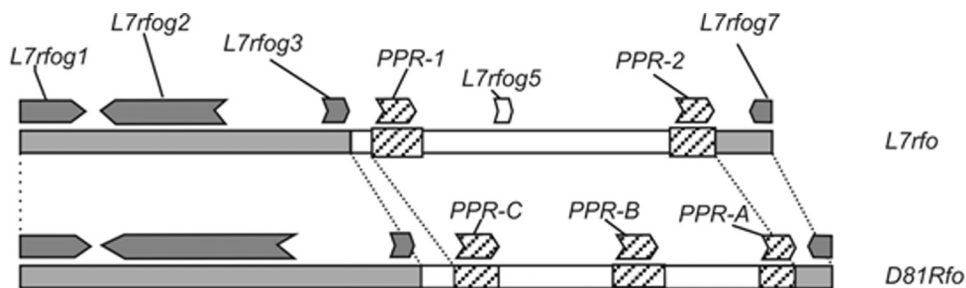
Locus *Rfo*, w obrębie którego znajduje się gen restorujący, składa się z trzech genów PPR ułożonych tandemowo, nazwanych *PPR-A*, *PPR-B* i *PPR-C*. Wielkości poszczególnych genów są zbliżone i wynoszą odpowiednio: 686, 687 i 654 kodonów. Liczba powtórzeń motywów PPR również jest różna i tak *PPR-A* zawiera 15 powtórzeń, *PPR-B* – 16, a *PPR-C* – 14 powtórzeń PPR (rys. 3). Wszystkie te geny przypuszczalnie kodują bardzo podobne białka. Analizy genetyczne potwierdziły, że



Rysunek 3. Schemat budowy genów *PPR-A*, *PPR-B* i *PPR-C* wchodzących w skład locus *Rfo*. Zmodyfikowano za [9].

właściwym restorerem jest gen *PPR-B#*, który koduje białko z grupy PPR, należące do podrodziny białek typu P [6, 8]. W porównaniu z białkiem *PPR-B*, przypuszczalne białko *PPR-A* ma dłuższy C-końcowy ogon oraz czteroaminokwasową delecję w obrębie trzeciego motywu PPR. Gen *PPR-C* zawiera 17pz delecję, co prowadzi do zmiany ramki odczytu i powstania przedwczesnego kodonu STOP, mniej więcej w połowie genu. Badania przeprowadzone przez Uyttewall i in. [32] potwierdziły, że *PPR-C* jest najprawdopodobniej pseudogenem. Pokazano, że właściwy restorer koduje 687 aminokwasowe białko zawierające sekwencję kierującą do mitochondriów. Koizuka i in. [21] sklonowali i zsekwencjonowali allel recesywny *rf#*, pochodzący z odmiany 'Kosena'. Wykazano, że białko kodowane przez allel nierestorujący od funkcjonalnego białka *Rf* różnił cztery substytucje aminokwasowe.

Mechanizm działania restorującego locus oraz funkcjonowanie opisanych białek PPR nie są do końca poznane. Badania Bellaoui i in. [2] pozwoliły stwierdzić, że obecność w roślinach MS genu *Rfo* znacząco obniża ilość białka ORF138 w pąkach kwiatowych. Najbardziej widoczny efekt obserwowano w tej samej fazie rozwojowej pylników, w której u roślin bez restorera uwidacznia się męskosterylny fenotyp. Pozwala to wnioskować, że restoracja związana jest z działaniem na poziomie potranskrypcyjnym, prawdopodobnie wpływając na destabilizację białka ORF138. Najnowsze badania są dowodem na wpływ różnego typu rearanżacji na strukturę i plastyczność locus *Rfo* [15]. Analiza wykonana dla linii nierestorującej L7 wykazała znaczne rearanżacje wewnątrz- i międzygenowe. Badany przez autorów allel (*L7rfo*) zawierał dwa geny (*PPR-1* i *PPR-2*), homologiczne z trzema opisanymi wcześniej genami *PPR* allelu restorującego linii D81 (*PPR-A*, *PPR-B*, *PPR-C*). Dwa nowo



Rysunek 4. Schematyczne porównanie 2 alleli locus *Rfo*. L7Rfo to sekwencja GeneBank nr FN397617 [41] wg [28], D81Rfo- sekwencja referencyjna GeneBank nr AJ550021 [15]. Szare prostokąty pokazują rejony kolinearne, o wysokiej homologii. Zakreskowane prostokąty pokazują rejony homologiczne, ale nie kolinearne. Białe prostokąt pokazuje region linii L7rfo, dla którego nie znaleziono rejonu korespondującego w locus *Rfo* linii D81Rfo; Strzałki wskazują geny oraz kierunek transkrypcji

opisane geny *PPR* były oddzielone od siebie innym nie związanym genem, który nie występował w locus *D18Rfo*. Autorzy na podstawie uzyskanych wyników wskazują, że locus *Rfo* i zawarte w nim geny *PPR* powstały na skutek inter- i intragenowej rekombinacji, czego wynikiem jest złożoność jego struktury. W cytowanej pracy porównano sekwencje pochodzące z linii restorującej D81Rfo i dopełniającej Lrfo7 uzyskane w wyniku sekwencjonowania odpowiednich klonów pochodzących z bibliotek genomowych uzyskanych dla obu linii wykazując znaczne różnice w organizacji locus *Rfo* (rys. 4) [8, 15].

Produkcja odmian mieszańcowych z wykorzystaniem cechy męskiej sterility

Komercyjna produkcja odmian mieszańcowych wymaga opracowania systemu umożliwiającego kontrolę zapylania. Ręczne kastrowanie wykorzystywane jest u niewielu gatunków (np. papryka, pomidor), o wysokim współczynniku rozmnażania. Jedyną rośliną uprawną, u której można prowadzić mechaniczną kastrację formy męskiej na dużych arealach jest kukurydza. U innych gatunków w produkcji nasion mieszańcowych wykorzystywane są takie zjawiska jak: męska sterylność, rozdzielność lub samoniezdność [26].

W hodowli odmian mieszańcowych rzodkiewki, wykorzystującej cechę męskiej sterility, niezbędne jest posiadanie linii męskosterylnej S(rforfo) oraz linii płodnej (dopełniającej) N(rforfo), która umożliwia rozmnażanie linii męskosterylnej. Linia dopełniająca powinna być tak dobrana, by po skrzyżowaniu z linią płodną w pokoleniu potomnym wszystkie rośliny były męskosterylne, czyli nie może zawierać genów jądrowych przywracających płodność. Komponenty wykorzystywane do krzyżowań powinny być ponadto wysoce homozygotyczne, co jest warunkiem ujawnienia się w pokoleniu F1 efektu heterozji. Dane literaturowe wskazują, że wyse-

lekcjonowanie odpowiednich materiałów, które mogłyby być następnie wykorzystywane w procesie tworzenia linii męskosterylnych i dopełniających, bardzo często napotyka na poważne trudności. Fenotypowa ocena roślin w polu oraz identyfikacja form płodnych i męskosterylnych jest bardzo czasochłonna i często bywa też nieprecyzyjna. Wskazują na to między innymi Nieuwhof [27] i Hossain i in. [16].

Podsumowanie

Cecha CMS w gatunku *R. sativus* występuje zarówno u roślin w środowisku naturalnym jak i w odmianach uprawnych. Obecnie rośliny męskosterylne z cytoplazmą typu Ogura są wykorzystywane w hodowli odmian mieszańcowych, między innymi rzodkiewki i rzepaku.

Zarówno w Europie jak i w Azji trwają intensywne badania mające na celu wyjaśnienie genetycznych mechanizmów wpływających na wytworzenie tej cechy. Badania przeprowadzone dotychczas wskazują na złożoność procesów, jakie uczestniczą w ewolucji mitochondrialnych i jądrowych genów odpowiedzialnych za wytworzenie CMS. Mitochondrialny gen *orf138*, charakterystyczny dla cytoplazmy typu Ogura reguluje proces degeneracji mikrospor w pylnikach, a w konsekwencji powstanie kwiatów męskosterylnych. Jego działanie znoszą jądrowe geny resorujące, mające zdolność przywracania płodności roślinom MS. Klasyczne badania genetyczne wykorzystujące krzyżowanie roślin MS i PŁ wskazują na obecność przynajmniej czterech różnych genów jądrowych mających zdolność przywracania płodności. Wykazano również, że geny jądrowe współdziałają ze sobą na zasadzie komplementacji bądź epistazy, a ich działanie może być modyfikowane przez geny modyfikatory oraz/lub warunki środowiska. Na poziomie molekularnym opisano i scharakteryzowano złożone locus *Rfo*, które zawiera gen *Rf* kodujący białko z rodziny PPR mające zdolność obniżania akumulacji białka ORF138. Dokładny mechanizm działania białek CMS nie jest do tej pory poznany.

Literatura

- [1] Bellaoui M., Martin-Canadell A., Pelletier G., Budar F. 1998. Low copy number molecules are produced by recombination, actively maintained and can be amplified in the mitochondrial genome of *Brassicaceae*. Relationship to reversion of the male sterile phenotype in some cybrids. *Mol. Gen. Genet.* 257: 177–185.
- [2] Bellaoui M., Grelon M., Pelletier G., Budar F. 1999. The restorer *Rfo* gene acts post-translationally on the stability of the ORF138 Ogura CMS-associated protein in reproductive tissues of rapeseed cybrids. *Plant Mol. Biol.* 40(5): 893–902.
- [3] Bentolila S., Alfonso A.A., Hanson M.R. 2002. A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99(16): 10887–10892.
- [4] Bett K.E., Lydiate D.J. 2004. Mapping and genetic characterization of loci controlling the restoration of male fertility in Ogura CMS radish. *Mol. Breed.* 13: 125–133.
- [5] Bonnet A. 1975. Introduction et utilisation d'une stérilité mâle cytoplasmique dans des variétés précoces Européennes de radis *Raphanus sativus* L. *Ann. Amélior. Plantes* 25: 381–397.

- [6] Brown G.G., Formanowa N., Jin H., Wargachuk R., Dendy C., Patil P., Laforest M., Zhang J., Cheung W.Y., Landry B.S. 2003. The radish Rfo restorer gene of Ogura cytoplasmic male sterility encodes a protein with multiple pentatricopeptide repeats. *Plant J.* 35: 262–272.
- [7] Budar F., Pelletier G. 2001. Male sterility in plants: occurrence, determinism, significance and use. *Life Sci.* 324(6): 543–550.
- [8] Desloire S., Gherbi H., Laloui W., Marhadour S., Clouet V., Cattolico L., Falentin C., Giancola S., Renard M., Budar F., Small I., Caboche M., Delourme R., Bendahmane A. 2003. Identification of the fertility restoration locus, Rfo, in radich, as a member of the pentatricopeptide-repeat protein family. *EMBO Rep.* 4(6): 588–594.
- [9] Ducos E., Touzet P., Boutry M. 2001. The male sterile G cytoplasm of wild beet displays modified mitochondrial respiratory complexes. *Plant J.* 26(2): 171–180.
- [10] Duroc Y., Gaillard C., Hiard S., Defrance M.C., Pelletier G., Budar F. 2005. Biochemical and functional characterization of ORF138, a mitochondrial protein responsible for Ogura cytoplasmic male sterility in *Brassicaceae*. *Biochimie* 87: 1089–1100.
- [11] Duroc Y., Hiard S., Vrielynck N., Ragu S., Budar F. 2009. The Ogura sterility-inducing protein forms a large complex without interfering with the oxidative phosphorylation components in rapeseed mitochondria. *Plant Mol. Biol.* 70: 123–137
- [12] Fujii S., Toriyama K. 2008. Genome barriers between nuclei and mitochondria exemplified by cytoplasmic male sterility. *Plant Cell Physiol.* 49(10): 1484–1494.
- [13] Fujii S., Toriyama K. 2008. DCW11, down-regulated gene 11 in CW-type cytoplasmic male sterile rice, encoding mitochondrial protein phosphatase 2c is related to cytoplasmic male sterility. *Plant Cell Physiol.* 49: 633–640.
- [14] Hanson M.R., Bentolila S. 2004. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development. *The Plant Cell* 16: 154–169, Supplement 2004.
- [15] Hernandez Mora J.R., Rivals E., Mireau H., Budar F. 2010. Sequence analysis of two alleles reveals that intra- and intergenic recombination played a role in the evolution of the radish fertility restorer (Rfo). *BMC Plant Biol.* 10: 35.
- [16] Hossain M.A., Mian M.A.K., Rasul M.G. 2002. Investigations into the causes of segregation of Ogura male sterility in Bangladeshi cultivars of radish. *Plant Breed.* 121: 354–356.
- [17] Iwabuchi M., N. Koizuka, H. Fujimoto, T. Sakai, J. Imamura, 1999. Identification and expression of the kosena radish (*Raphanus sativus* cv. Kosena) homologue of the ogura radish CMS-associated gene, orf138. *Plant Mol. Biol.* 39: 183–188.
- [18] Kaul M.L.H., Frankel R., Grossmann M., Liskens H.F., Maliga P., Riley R. 1988. Male sterility in higher plants. Monographs on the Theor. Appl Genet., Springer Berlin Heidelberg New York: 132–169.
- [19] Kaul M.L.H. 1998. Male sterility in higher plants (Monographs on Theoretical and Applied Genetics). Springer, Berlin and Heidelberg.
- [20] Koizuka N., Imai R., Iwabuchi M., Sakai T., Imamura J. 2000. Genetic analysis of fertility restoration and accumulation of ORF125 mitochondrial protein in the Kosena radish (*Raphanus sativus* L. cv.Kosena) and a *Brassica napus* restorer line. *Theor. Appl. Genet.* 100: 949–955.
- [21] Koizuka N., Imai R., Fujimoto H., Hayakawa T., Kimura Y., Kohno-Murase J., Sakai T., Kawasaki S., Imamura J. 2003. Genetic characterization of a pentatricopeptide repeat protein gene, orf687, that restores fertility in the cytoplasmic male-sterile Kosena radish. *The Plant J.* 34: 407–415.
- [22] Kotera E., Tasaka M., Shikanai T. 2004. A pentatricopeptide repeat protein is essential for RNA editing in chloroplasts. *Nature* 433: 326–330.
- [23] Levings C.S.III, Vasil I.K. (red.) 1995. The molecular biology of plant mitochondria. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- [24] Liu F., Cui X., Horner H.T., Weiner H., Schnable P.S. 2001. Mitochondrial aldehyde dehydrogenase activity is required for male fertility in maize. *Plant Cell* 13: 1063–1078.
- [25] Majewska-Sawka A., Rodriguez-Garcia M.I., Nakashima H., Jassem B. 1993. Ultrastructural expression of cytoplasmic male sterile sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Sex. Plant Reprod.* 6: 22–32.
- [26] Michalik B. 2009. Mechanizmy umożliwiające produkcję nasion odmian mieszańcowych. W: Hodowla roślin z elementami genetyki i biotechnologii. Pod red. B. Michalik, PWRiL, Poznań: 220–228.
- [27] Nieuwhof M. 1990. Cytoplasmic-genetic male sterility in radish (*Raphanus sativus* L.). Identification of maintainers, inheritance of male sterility and effect of environmental factors. *Euphytica* 47: 171–177.
- [28] Ogura H. 1968. Studies on the new male-sterility in Japanese radish with special reference to the utilisation of this sterility towards the practical raising of hybrid seeds. *Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ.* 6: 39–78.

- [29] Sabar M., Gagliardi D., Balk J., Leaver C.J. 2003. ORFB is a subunit of F(1)F(O)-ATP synthase: insight into the basis of cytoplasmic male sterility in sunflower. *EMBO Rep.* 4: 1–6.
- [30] Schnable P.S., Wise R.P. 1998. The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration. *Trends Plant Sci.* 3: 175–180.
- [31] Seok-Hyeon N., Shi-Woo L., Gyun-Young J., Chee-Hark H., Seung-Gyun Y., Byung-Whan M. 2005. Development of molecular marker specific to a novel CMS line in radish (*Raphanus sativus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 111: 1191–1200.
- [32] Uyttewaal M., Mireau H., Rurek M., Hammani K., Arnal N., Quadrado M., Giege P. 2008. PPR336 is associated with polysomes in plant mitochondria. *J. Mol. Biol.* 375: 626–636.
- [33] Wang Z., Zou Y., Li X., Zhang Q., Chen L., Wu H., Su D., Chen Y., Guo J., Luo D., Long Y., Zhong Y., Liu Y.G. 2006. Cytoplasmic male sterility of rice with boro II cytoplasm is caused by a cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing. *Plant Cell* 18: 676–687.
- [34] Wen L., Ruesch K.L., Ortega V.M., Kamps T.L., Gabay-Laughnan S., Chase Ch.D. 2003. A nuclear restorer of fertility mutation disrupts accumulation of mitochondrial ATP synthase subunit A in pollen of S male-sterile maize. *Genetics* 165: 771–779.
- [35] Wise R.P., Gobelman-Werner K., Pei D., Dill C.L., Schnable P.S. 1999. Mitochondrial transcript processing and restoration of male fertility in T-cytoplasm maize. *J. Hered.* 90(3): 380–385.
- [36] Yamagishi H., Terachi T. 1994. Molecular and biological studies on male sterile cytoplasm in *Cruciferae*. II. The origin of Ogura male sterile cytoplasm inferred from segregation pattern of male sterility in the F1 progeny of wild and cultivated radishes (*Raphanus sativus* L.). *Euphytica* 80: 201–206.
- [37] Yamagishi H., Terachi T. 1996. Molecular and biological studies on male-sterile cytoplasm in the *Cruciferae*. III. Distribution of Ogura-type cytoplasm among Japanese wild radishes and Asian radish cultivars. *Theor. Appl. Genet.* 93: 325–332.
- [38] Yamagishi H., Terachi T. 1997. Molecular and biological studies on male-sterile cytoplasm in the *Cruciferae*. IV. Ogura-type cytoplasm found in the wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Plant Breed.* 116: 323–329.
- [39] Yang S., Terachi T., Yamagishi H. 2008. Inhibition of chalcone synthase expression in anthers of *Raphanus sativus* with Ogura male sterile cytoplasm. *Ann. Bot.* 102: 483–489.
- [40] Zhang H., Li S., Yi P., Wan C., Chen Z., Zhu Y. 2007. A Honglian CMS line of rice displays aberrant F(0) of F(0)F(1)-ATPase. *Plant Cell Rep.* 26: 1065–1071.
- [41] <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>; National Center for Biotechnology Information, U.S. National Library of Medicine, Bethesda MD, USA

Male sterility in radish (*Raphanus sativus* L.) – genetic and molecular background

Key words: radish, CMS, Ogura, *orf138*, *Rfo*, *PPR-B*, restorer

Summary

The aim of this study was to present the latest knowledge concerning the genetic background of male sterility trait (MS) in *Raphanus sativus* L.

Paper presents the latest research findings explaining the inheritance of male sterility in wild and cultivated populations of *R. sativus* and hypothesis about possible mechanisms of action of *MS* and *Rf* genes and the proteins they encode.

MS discovered in 1968 by Ogura in the Asian forms of *R. sativus* is a cytoplasmic-nuclear trait. The inability of plants to produce viable pollen is a result of mutation

in the mitochondrial gene *orf138* [8]. The second factor controlling the fertility of radish are nuclear restorer genes.

Genetic studies based on crosses between MS and fertile plants and their progeny clearly indicate the presence of at least four different nuclear genes that are able to restore fertility. It was shown that nuclear genes interact with each other on the basis of complementation or epistasis and their action may be modified by modifying genes and/or environmental conditions. At the molecular level complex *Rfo* locus has been described and characterized. It contains the gene encoding a protein of PPR family and has the capacity to reduce the accumulation of ORF138 protein.

The exact mechanism of CMS protein action is not known until now.

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

Andrzej G. Górny, Wojciech K. Świącicki
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 płodozmianów 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 osiągnąć 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 lodygę, 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 pięt 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 ładu 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):

$$B \text{ (g s.m. m}^{-2}\text{)} = \text{RIE} \times \text{RUE} \times \text{PAR}_0$$

gdzie RIE jest efektywnością pochłaniania energii promienistej,
RUE – efektywnością wykorzystania tej energii,
PAR₀ – ilością fotosyntetycznie czynnej energii promienistej docierającej do ładu.

Z kolei plon nasion z jednostki powierzchni (P) jest funkcją tempa wzrostu ładu (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 ładu 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

Frakcja 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

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

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 promieniową, 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), długości trwania 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 piętach 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 zapatrzeniu 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 zróżnicowania 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 łąnu grochu.

Po wykorzystaniu w hodowli genu *afila* i skróceniu łodygi, architektura łąnu 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 afile 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 łąnu grochu i jego wylegania od intensywności fotosyntetycznej liści, efektywności ich wymiany gazowej, a szczególnie długotrwałości ich aktywności fotosyntetycznej (tj. długości zielenienia się tych liści) i z tym związanej siły i trwałości umocowań wąsów czepnych na różnych piętrach łąnu. 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 łąnu grochu dla RI i RUE

Plon nasion (P) jest zawsze funkcją ilości słonecznej energii promienistej pochłoniętej przez rośliny łąnu (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 łąnu grochu mają szczególnie istotny wpływ na sposób wykorzystania promieniowania słonecznego [29, 33, 40]. O architekturze tej decydują m.in. zagęszczenie roślin w łąnie, 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 piętrowości 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 liściach, 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 bezbłazkowe 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 zacienienia 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 stanowiącej 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 ładu tych form grochu. Zagadnienie to ma kluczowe znaczenie dla dyskutowanego 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 obciążone 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 lodyg 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 ładu 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 ładu 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 ładu danego genotypu [38, 52]. Na ogół, a szczególnie przy sprzyjających warunkach pogodowych, grochy całkowicie bezlistne (*afaf stst TlTl*), w porównaniu do grochów tradycyjnych (*AfAf StSt TlTl*) i częściowo bezlistnych (*afaf StSt TlTl*), dużo lepiej znoszą wzrost poziomu konkurencji i reagują zwykłą 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 ładu 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 ładu, 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 zacięzione 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 piętér roślin grochu są rozlokowywane pomiędzy częściami generatywnymi z różnych piętér łodygi, oraz ewentualna rola górnych fotosyntetyzujących liści polegającego 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 zacięnione 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 polegającego 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 polegającym łanie taka sama ilość PAR pochłaniana jest przez 75–80-centymetrową warstwę łanu. Na skutek wylegania i wzajemnego zacięnienia 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, zacięzionych 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 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ [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 wąsolistne, 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 rzeczonoego „rusztowania” ma być może kluczowe znaczenie dla rozwiązywania 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 rearanżacje 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 fotosymlatów 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 ładu. 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 ładzie, 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 piętter łanu 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 łanu w krytycznych dla wylegania fazach wzrostu. Ich konsekwencją mogą być gorsze właściwości mechaniczne liści i zmniejszona stabilność łanu. 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 łanu 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 pięt łąn, mechanizmów i wzorów dystrybucji asymilatów w roślinach, przebiegu konkurencji o N i C w łąnie, reakcji listowia i łodyg na zacinienie 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 włoślistne 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., Pfanz 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., Banaszkiewicz 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 łodygi. Praca doktorska, AR Szczecin.
- [35] Kiełpiński M., Blixt S. 1982. The evaluation of the 'afila' 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., Krendelewa T.E., Kukarskikh G.P., Kondykov I.V., Chuvashva E.S. 2004. Leaf morphology, pigment complex and productivity in wild-type and afila 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., Mínguez 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., Burtin 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., Langelaan 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., Whitelam 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., DeKoeyer 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.

Wyznaczanie obciążeń energetycznych zespołów roboczych sieczkarń polowych

Jarosław Chlebowski

*Katedra Maszyn Rolniczych i Leśnych,
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego,
ul. Nowoursynowska 166, 02-787 Warszawa
e-mail: jaroslaw_chlebowski@sggw.pl*

Słowa kluczowe: sieczkarnia, zespoły robocze, zapotrzebowanie mocy

Wstęp

Podstawę produkcji mleka stanowią wysokiej jakości pasze objętościowe. W nowoczesnym żywieniu bydła są one źródłem składników pokarmowych i włókna stymulującego przeżuwanie oraz są potrzebne dla prawidłowej pracy żwacza. Skutecznym sposobem konserwowania zielonek jest ich przechowywanie w postaci kiszzonek lub sianokiszzonek. Jednym z ważniejszych czynników wpływających na jakość kiszzonek jest pocięcie zielonki na cząstki o wyrównanym rozkładzie wymiarów, spełniających wymagania technologiczne zakiszania i jakościowe, odnoszące się do paszy. Długość sieczki przy zakiszaniu traw i roślin motylkowatych powinna wynosić 20–30 mm, a kukurydzy 5–15 mm [22]. Przy zbiorze kukurydzy na kiszzonek wymagane jest dokładne rozdrobnienie ziarna. Zaleca się, aby 95–97% ziarna kukurydzy było rozgniecione, pokruszone lub miało otartą okrywę nasienną [8]. W przeciwnym wypadku składniki pokarmowe zawarte w ziarnie nieuszkodzonym, mimo zakiszania, nie będą przyswajane przez zwierzęta.

W wielu technologiach zbioru zielonek jako podstawowe maszyny stosuje się sieczkarnie dokładnego cięcia, które są niezbędne przy zbiorze kukurydzy na kiszzonek i zapewniają uzyskanie paszy o odpowiednim rozdrobnieniu. Produkowane sieczkarnie mogą być wyposażane w różne zespoły robocze, służące do ścinania roślin wysokoładogowych oraz toporowe lub bębnowe zespoły rozdrabniające różniące się sposobem przemieszczania materiału roślinnego. W bębnowych sieczkarniach stosuje się zwykle dodatkowy zespół walców rozdrabniających ziarno oraz dmuchawę do transportu pneumatycznego sieczki poza maszynę na przyczepy objętościowe lub inne skrzynie środków transportowych. Stosowanie tych urządzeń powoduje uzyska-

nie lepszej paszy charakteryzującej się dużą wartością odżywczą oraz łatwiejszą strawnością ziarna [1, 15, 23, 24]. W badaniach tego zespołu, oprócz obciążeń energetycznych, często ocenia się jakość rozdrobnionego surowca pod względem żywieniowym.

W siewczkarniach toporowych do rozdrabniania siewczki kukurydzy wykorzystuje się łopatkę wirnika nożowego oraz płytkę denną umieszczoną w jego obudowie, przy czym w tym przypadku do transportu siewczki w kanale wyrzutowym wykorzystuje się głównie energię kinetyczną, jaką odbierają cząstki od elementów obrotowych tego zespołu.

Zespoły robocze siewczkarń polowych różnią się konstrukcją i parametrami technicznymi. Dobranie najkorzystniejszych parametrów technicznych i eksploatacyjnych w zespołach siewczkarń polowych używanych w różnych warunkach polowych jest trudne i wymaga zbadania oraz praktycznego sprawdzenia wariantów pracy zespołów roboczych. Jednak metoda eksperymentu naturalnego jest pracochłonna oraz kosztowna i wielu przypadkach nie pozwala wykorzystać wyników badań uzyskanych dla innych warunków polowych. Znacznie większe możliwości daje prognozowanie wskaźników energetycznych pracy siewczkarni, w danych warunkach polowych, na podstawie matematycznych modeli, odzwierciedlających obciążenia energetyczne zespołów roboczych maszyny. Modele takie pozwolą na wstępną ocenę porównawczą przydatności siewczkarń z różnymi zespołami roboczymi i o różnych parametrach technicznych dla konkretnego użytkownika.

Struktura mocy do napędu zespołów roboczych siewczkarni

W obecnie produkowanych siewczkarniach polowych ciągnikowych i samojezdnych moc potrzebna do napędu wszystkich zespołów roboczych, w zależności od parametrów roboczych techniczno–eksploatacyjnych zawiera się w przedziale 25–750 kW. Składa się na to moc potrzebna do przetaczania maszyny, podbierania roślin (lub ich ścinania), podawania do zespołu rozdrabniającego oraz rozdrabniania, przy czym udział poszczególnych składników mocy jest zróżnicowany. O'Dogherty [17] wskazuje, że 85% całkowitej energii dostarczonej do maszyny jest zużywane przez zespół rozdrabniający, z czego 35% przypada na cięcie roślin, a 50% zużywane jest na transport rozdrobnionego materiału roślinnego, który obejmuje jego przyśpieszenie, pokonanie sił tarcia o obudowę wirnika lub bębna oraz opór powietrza w kanale wyrzutowym. Niektórzy autorzy wskazują, że zapotrzebowanie mocy na zagęszczanie i podawanie materiału do zespołów rozdrabniających wynosi od 15% [17] do 20% [21], a na ścinanie roślin lub podbieranie materiału z pokosu ponad 10%.

Nowsze badania wskazują, że udział mocy potrzebnej do napędu zespołów rozdrabniających w całkowitej mocy wymaganej do pracy siewczkarni jest mniejszy [28]. Pintara [21] stwierdził, że w siewczkarniach bębnowych rozdrabnianie wraz z wyrzucaniem siewczki pochłania około 50% mocy silnika napędowego. Zmiany tych

proporcji mogą wynikać ze zróżnicowania konstrukcji zespołów roboczych siewczarni polowych. Według Garbersa i Frerichsa [4] w siewczarniach samojezdnych moc potrzebna do rozdrabniania roślin stanowi 54% mocy całkowitej. Dodatkowe rozdrobnienie siewczki wymaga 26%, w tym 9% mocy całkowitej zużywane jest na wyrzucenie siewczki. Zespoły ścinające kukurydzę zużywają około 7% mocy, a walce wciągająco-zgniatające 4%. Na przetaczanie maszyny zużywane jest 9% całkowitej mocy silnika.

Z wielu publikacji wynika, że moc zużywana do napędu zespołu rozdrabniającego siewczarni polowej stanowi znaczący udział w całkowitej mocy potrzebnej do jej napędu. Tribelhorn i Smith [31] zajmowali się wyznaczaniem całkowitej mocy na wale odbioru mocy ciągnika napędzającego siewczarnię oraz sił występujących podczas cięcia z listwą przeciwną. Wyniki wskazują, że udział mocy przypadającej na cięcie przez bębnowy zespół tnący stanowi 33–46% całkowitej mocy pobieranej z WOM ciągnika. Wynika z tego, że znaczna część mocy potrzebna do pracy bębnowego zespołu tnącego jest przeznaczana na nadanie cząstkom energii kinetycznej oraz na pokonanie innych oporów ruchu.

Zapotrzebowanie mocy do napędu zespołów ścinających

Siewczarnie polowe mogą być wyposażane w różne zespoły (przystawki) do podbierania i ścinania roślin. Do ścinania kukurydzy stosuje się rzędowe i bezrzędowe przystawki do zbioru roślin wysokołodygowych. Nieuwenhof [16] przeprowadził badania polowe i laboratoryjne bezrzędowej przystawki do zbioru kukurydzy i opracował model matematyczny pracy tego zespołu. W literaturze brak jest takich opracowań dotyczących rzędowych przystawek. Według O'Dogherty [17] zapotrzebowanie mocy dla zespołu do zbierania roślin i podawania ich do zespołu rozdrabniającego stanowi około 15% całkowitej mocy potrzebnej do napędu siewczarni. Analizując zapotrzebowanie mocy przez dwurzędowy adapter do zbioru kukurydzy stwierdzono, że zapotrzebowanie to wynosi od 2,9 do 3,3% całkowitej mocy i jest proporcjonalne do natężenia strumienia materiału roślinnego [30].

Goering i in. [5] zaproponowali model opisujący zapotrzebowanie mocy adaptera zawierającego dwa składniki. Jeden z nich dotyczy zapotrzebowania mocy dla ruchu jałowego adaptera, a drugi jest proporcjonalny do natężenia strumienia masy materiału roślinnego:

$$P_h = P_0 + C_1 q_m \quad (1)$$

gdzie: P_h – zapotrzebowanie na moc całkowitą adaptera [kW],
 P_0 – zapotrzebowanie mocy biegu jałowego adaptera [kW],
 C_1 – stała dla rodzaju adaptera [$\text{kW} \cdot \text{h} \cdot \text{t}^{-1}$],
 q_m – strumień masy wilgotnego materiału roślinnego [$\text{t} \cdot \text{h}^{-1}$].

Z tej zależności można wyznaczyć pracę jednostkową, która może być odnoszona do masy wilgotnych roślin lub masy suchej substancji:

$$L_h = \frac{P_0}{q_m} + C_1 \quad (2)$$

gdzie: L_h – praca jednostkowa bezrędownego adaptera [$\text{kW} \cdot \text{h} \cdot \text{t}^{-1}$].

Krzywa przedstawiająca pracę jednostkową, otrzymana na podstawie powyższego równania, jest hiperbolą z poziomą asymptotą w punkcie C_1 . Wynika z tego, że przy idealnym adapterze kiedy P_0 byłoby równe zero, praca jednostkowa adaptera byłaby wartością stałą.

Nieuwenhof [16] na podstawie analizy statystycznej wyników badań stwierdził, że praca jednostkowa bezrędownego adaptera zależy od prędkości obwodowej bębna roboczego oraz jest proporcjonalna do strumienia masy materiału roślinnego. Na podstawie wyników badań uzyskanych przy różnych ustawieniach parametrów roboczych autor otrzymał zależność na pracę jednostkową adaptera odniesioną do masy suchej substancji:

$$L_h = 2,87 v_t^{1,0} q_m^{-0,66} \quad (3)$$

gdzie: L_h – praca jednostkowa bezrędownego adaptera odniesiona do masy suchej substancji [$\text{kW} \cdot \text{h} \cdot \text{t}_{\text{sm}}^{-1}$],

v_t – prędkość obwodowa bębna [$\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$],

q_{msm} – strumień suchego materiału roślinnego [$\text{t}_{\text{sm}} \cdot \text{h}^{-1}$].

Ten sam autor zaproponował zależności teoretyczne do wyznaczenia mocy potrzebnej do napędu bezrędownej przystawki do zbioru roślin kukurydzy. Składnikami tej mocy są moce potrzebne do: ścinania łodyg, zabierania roślin i kierowania ich do zespołu transportowego, oraz transportowania roślin do zespołu walców wciągająco-zgniatających.

Uwzględniając energię jednostkową cięcia pojedynczej łodygi, odniesionej do jednostki powierzchni przekroju poprzecznego sformułowano zależność na moc potrzebną do ścinania roślin przez noże przystawki:

$$P_c = 10^{-3} E_c A_p q \quad (4)$$

gdzie: P_c – moc potrzebna do cięcia roślin przez noże przystawki [kW],

E_c – energia jednostkowa cięcia pojedynczej łodygi, odniesiona do jednostki powierzchni przekroju poprzecznego [$\text{J} \cdot \text{m}^{-2}$]

A_p – powierzchnia przekroju poprzecznego łodygi [m^2],

q – strumień roślin [$\text{szt} \cdot \text{s}^{-1}$].

Zabieranie łodyg roślin przez elementy zabieraków i kierowanie ich do zespołu transportowego, w bezrędownej przystawce do zbioru kukurydzy, wymaga ich przyspieszenia do prędkości obwodowej bębna i przesunięcia łodyg wzdłuż toru zabierania na obwodzie bębna:

$$P_g = qm_p 10^{-3} \left[\frac{v_t^2}{2} + \mu g r_g \left(\frac{\pi}{2} - \alpha_g \right) \right] \quad (5)$$

gdzie: P_g – moc potrzebna do zabierania łądyg przez elementy przystawki [kW],
 m_p – masa pojedynczej rośliny [kg],
 v_t – prędkość obwodowa bębna [$\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$],
 μ – współczynnik tarcia roślin o stal,
 g – przyspieszenie ziemskie [$\text{m} \cdot \text{s}^{-2}$],
 r_g – promień bębna [m],
 α_g – kąt środkowy ustawienia początkowego rośliny względem kierunku ruchu maszyny [rad].

Moc potrzebna do transportu materiału roślinnego do zespołu walców wciągająco-zgniatających zależy od deformacji łądyg transportowanych przez elementy zabierakowe, wywołanej przez dodatkowe tarcie w mechanizmach przystawki. Ponieważ przyjęto, że siła tarcia jest liniowo zależna od siły deformacji zależność na moc potrzebną do transportu ściętych roślin ma postać:

$$P_t = 10^{-3} k_h \delta_h \mu_h l_h q \quad (6)$$

gdzie: P_t – moc potrzebna do transportu materiału roślinnego przez zespół zabierający [kW],
 q – strumień roślin [szt. $\cdot \text{s}^{-1}$],
 k_h – współczynnik deformacji poprzecznego przekroju łądygi [$\text{N}\cdot\%$],
 l_h – długość łańcucha zabierającego [m],
 μ_h – sumaryczny współczynnik tarcia roślin o stalowe powierzchnie elementów roboczych,
 δ_h – względny współczynnik deformacji łądygi (w %), który wyznaczono z zależności:

$$\delta_h = \frac{d_p - s_h}{d_p} 100 \quad (7)$$

gdzie: d_p – średnica łądygi [m],
 s_h – odległość (szczelina) między łańcuchami przenośnika [m].

Względny współczynnik deformacji łądygi δ_h zależy od średnicy łądyg i odległości między elementami łańcuchów lub zabieraków transportujących rośliny. Przy korzystaniu z tej zależności średnica łądyg musi być większa od odległości między elementami transportującymi. Zależność ta jest logiczna tylko dla przypadku, gdy $d_p > s_h$. Wskazuje to na pewne niedoskonałości modelu, gdyż przy transporcie łądyg o średnicach mniejszych lub równych szczelinie między łańcuchami moc potrzebna do przemieszczania roślin byłaby mniejsza od zera lub równa zero. W przypadku rzędowych przystawek do zbioru roślin wysokołądygowych ścinanie łądyg odbywa

się zwykle za pomocą przyrządów tnących z krawędzią przeciwną. Do wyznaczenia mocy potrzebnej na ścinanie roślin kukurydzy w przystawkach rzędowych można wykorzystać zależność 4 opracowaną przez Nieuwenhofa, ale należałoby wyznaczyć doświadczalnie energię jednostkową cięcia łodyg kukurydzy odniesioną do powierzchni ich przekroju poprzecznego dla tych przyrządów ścinających. Ponadto rośliny po ścięciu w przystawkach rzędowych są przemieszczane do zespołu walców wciągająco-zgniatających za pomocą innych elementów roboczych niż zastosowane w zespołach bezrządowych. Mogą to być łańcuchy transportujące, obrotowe zabieraki i przenośniki ślimakowe, dla których należałoby opracować zależności określające zapotrzebowanie mocy.

Zapotrzebowanie mocy do napędu walców wciągająco-zgniatających

Dla zapewnienia ciągłości pracy siewkarni polowej konieczne jest płynne podawanie ściętego materiału roślinnego do zespołu rozdrabniającego siewkarni przez zespół walców wciągająco-zgniatających. Zespół ten przeważnie składa się z dwu par walców, których zadaniem jest równomierne dostarczenie i zgniatanie warstwy materiału roślinnego.

Autorzy [18] w swoich rozważaniach teoretycznych analizowali siły i momenty tych sił występujące podczas współpracy walców wciągająco-zgniatających. Wyznaczyli minimalne średnice walców wciągająco-zgniatających zapewniające wciąganie roślin przez te walce i transportowanie ich w kierunku zespołu rozdrabniającego. Zależności te uwzględniały wysokości warstwy materiału roślinnego przed i pomiędzy walcami oraz tarcie między walcami. Jednak autorzy ci nie sformułowali zależności na zapotrzebowanie mocy do napędu walców wciągająco-zgniatających.

Krasniczenko [9] podaje, że przy wyznaczaniu mocy dla nowokonstruowanych zespołów roboczych siewkarni polowych można wykorzystać następującą zależność:

$$P_w = \frac{10^{-3} E k_w^2 q_m}{2 \rho_p} \quad (8)$$

gdzie: P_w – zapotrzebowanie mocy dla zespołu walców wciągająco-zgniatających, [kW],

E – moduł sprężystości warstwy roślin, MPa,

k_w – stopień zagęszczenia ($k = \frac{h_p - h_w}{h_p}$),

q_m – strumień wilgotnego materiału roślinnego [$\text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$],

ρ_p – gęstość materiału roślinnego przed walcami [$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$],

h_p – wysokość warstwy materiału roślinnego przed walcami [m],
 h_w – wysokość warstwy materiału roślinnego pomiędzy walcami [m].

Klonowski [7] wychodząc z założenia, że energia zużywana na odkształcenie roślin przez walce zależy głównie od obciążenia walca i zagęszczania materiału roślinnego oraz uwzględniając symetryczność układu walców, zaproponował zależność na zapotrzebowanie mocy efektywnej do napędu walców wciągająco-zgniatających:

$$P_w = \lambda_{ew} G_w \omega_w (1 - \delta_w) \sqrt{\frac{q_m (1 - w) - h_w b_g \omega_w r_w \rho_{ps} (1 - \delta_w)}{b_w \omega_w \rho_{rs} (1 - \delta_w)}} \quad (9)$$

gdzie: P_w – zapotrzebowanie mocy dla zespołu walców wciągająco-zgniatających [W],

λ_{we} – współczynnik bezwymiarowy pracy walca,

G_w – całkowite obciążenie walca [N],

ω_w – prędkość kątowna walca [$\text{rad} \cdot \text{s}^{-1}$],

δ_w – poślizg materiału roślinnego między walcami,

q_m – strumień wilgotnego materiału roślinnego [$\text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$],

ρ_{ps} – gęstość suchej substancji materiału roślinnego podawanego do walców [$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$],

w – względna wilgotność materiału roślinnego,

h_w – wysokość warstwy materiału roślinnego pomiędzy walcami [m],

b_g – szerokość gardzieli siewczarni [m],

r_w – promień walca [m].

Z modeli matematycznych 8 i 9 wynika, że zapotrzebowanie mocy dla zespołu walców wciągająco-zgniatających zależy od strumienia wilgotnego materiału roślinnego zagęszczanego pomiędzy walcami. Do wyznaczenia mocy efektywnej do napędu walców wciągająco-zgniatających wymagana jest znajomość parametrów charakteryzujących rośliny (wilgotność, gęstość suchej substancji materiału roślinnego podawanego do walców, moduł sprężystości warstwy roślin), które muszą być wyznaczone w badaniach eksperymentalnych. W obu modelach uwzględnione są wysokości warstwy materiału roślinnego przed walcami i pomiędzy nimi, przy czym w modelu Klonowskiego wysokość warstwy przed walcami jest uzależniona od przepustowości (strumienia wilgotnego materiału roślinnego), szerokości gardzieli siewczarni i prędkości przemieszczania się warstwy materiału roślinnego pomiędzy walcami wciągająco-zgniatającymi. Ponieważ zależność 9 powstała na potrzeby monitorowania natężenia przepływu materiału roślinnego w siewczarniach połowych [7] autor zakłada, że wysokość warstwy materiału roślinnego pomiędzy walcami i całkowite obciążenie walca są mierzone w czasie rzeczywistym podczas pracy siewczarni. W praktyce bezpośrednie zastosowanie modeli matematycznych 8 i 9 do wyznaczenia zapotrzebowania mocy dla zespołu walców wciągająco-zgniatających jest trudne z powodu niełatwego teoretycznego określenia wysokości warstwy materiału roślinnego pomiędzy walcami.

Zapotrzebowanie mocy do napędu zespołów rozdrabniających

Zarówno w toporowym jak i w bębnowym zespole rozdrabniającym rośliny muszą zostać pocięte, odrzucone na obudowę zespołu rozdrabniającego, transportowane po dnie obudowy i wyrzucone do kanału wyrzutowego. Proces cięcia materiału między ostrzem noża, a krawędzią przeciwną dzieli się na dwie lub trzy fazy. Według Reznika [25] w pierwszej fazie następuje zagęszczanie materiału pod ostrzem noża, a dopiero po przekroczeniu pewnej siły nacisku przypadającej na jednostkę długości noża materiał zostaje przecięty. Siła nacisku, przy której rozpoczyna się faza cięcia, zależy od oporu cięcia. Ten z kolei zależy od takich czynników jak: dojrzałość roślin, ich wilgotność, grubość łodyg, kąt cięcia ślizgowego, naostrzenie noży i ich prędkość robocza.

Według Reznika [25] siła nacisku, działająca na jednostkę długości ostrza noża, jest sumą sił potrzebnych do cięcia roślin oraz ich zagęszczenia:

$$F_{cj} = e_n \sigma_c + \frac{E h_z^2}{2h} [\operatorname{tg} \beta + \mu \sin^2 \beta + \mu' (\mu + \cos^2 \beta)] \quad (10)$$

gdzie: F_{cj} – jednostkowa siła cięcia [$\text{kN} \cdot \text{m}^{-1}$],

e_n – grubość ostrza noża [m],

σ_c – naprężenia w materiale powstające przy rozcinianiu [kPa],

E – moduł sprężystości materiału roślinnego [kPa],

h_z – głębokość na jaką materiał jest zagęszczony [m],

h – grubość warstwy materiału [m],

β – kąt zaostrenia noża [$^\circ$],

μ – współczynnik tarcia między ostrzem noża a materiałem roślinnym,

μ' – współczynnik tarcia wewnątrz materiału roślinnego.

Siła potrzebna do cięcia zależy od właściwości przecinanego materiału roślinnego scharakteryzowanego naprężeniami powstającymi przy przecinaniu oraz parametru konstrukcyjnego noża, jakim jest jego grubość ostrza. Natomiast opory związane z zagęszczaniem zależą od właściwości sprężystych materiału roślinnego oraz są proporcjonalne do kwadratu zagęszczenia warstwy materiału przez nóż. Z wyrażenia 10 wynika, że siła potrzebna do przecięcia roślin będzie mniejsza im cieńsza będzie warstwa roślin podawana pod nóż zespołu rozdrabniającego. Zostało to potwierdzone wynikami badań eksperymentalnych [6].

Uwzględniając powyższe rozważania możliwe jest wyznaczenie mocy przy przecinaniu warstwy jednym nożem. Przy założeniu, że ruch noża jest obrotowy wskaźniki mocy cięcia można obliczać z następującego wyrażenia [3]:

$$P_c = F_{cj} \frac{dS}{dt} (1 + \mu \operatorname{tg} \tau) \quad (11)$$

gdzie: P_c – efektywna moc potrzebna na pokonanie oporów cięcia [kW],
 F_{cj} – jednostkowa siła cięcia [$\text{kN} \cdot \text{m}^{-1}$],
 $\frac{dS_g}{dt}$ – powierzchnia cięcia w jednostce czasu [$\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$],
 $A = 1 + \mu \tan \tau$ – wielkość stała dla noża,
 μ – współczynnik tarcia między ostrzem noża a materiałem roślinnym,
 τ – kąt cięcia ślizgowego [rad].

Zależność matematyczną do wyznaczenia całkowitego zapotrzebowania mocy siewczarni bębnowej zaproponował Persson [20]:

$$P = P_0 + \frac{K_E q_{msm}}{l_r} + K_b q_m \quad (12)$$

gdzie: P – całkowite zapotrzebowanie na moc siewczarni bębnowej [kW],
 P_0 – zapotrzebowanie na moc biegu jałowego siewczarni [kW],
 K_E – współczynnik energetyczny związany z zespołem rozdrabniającym i długością siewczki [$\text{kW} \cdot \text{h} \cdot \text{mm} \cdot \text{t}^{-1}_{\text{s.m.}}$],
 q_{msm} – strumień suchego materiału roślinnego [$\text{t}_{\text{s.m.}} \cdot \text{h}^{-1}$],
 K_b – współczynnik energetyczny związany pneumatycznym transportem siewczki [$\text{kW} \cdot \text{h} \cdot \text{t}^{-1}$],
 q_m – strumień wilgotnego materiału roślinnego [$\text{t} \cdot \text{h}^{-1}$].

W modelu Perssona w drugim jego członie uwzględniona jest wilgotność materiału roślinnego, natomiast w pierwszym sucha substancja roślinna dlatego, że energia cięcia zależy głównie od przetwarzania suchej materii. Relacja między strumieniem masy suchej substancji i wilgotnej jest następująca:

$$q_{msm} = q_m \left(\frac{100 - w}{100} \right) \quad (13)$$

gdzie: w – wilgotność materiału roślinnego [%].

Vrany [32] oblicza moc pochłanianą na cięcie dla zespołu bębnowego, z uwzględnieniem strumienia masy roślin i teoretycznej długości cięcia:

$$P_c = \kappa \frac{q_m}{l_t} \quad (14)$$

przy czym współczynnik $\kappa = \frac{F_{cj}}{\rho_s}$ traktowany jest jako stała charakteryzująca materiał,

gdzie: P_c – efektywna moc potrzebna na pokonanie oporów cięcia [kW],
 F_{cj} – jednostkowa siła cięcia [$\text{kN} \cdot \text{m}^{-1}$],
 ρ_s – gęstość roślin [$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$],

l_t – teoretyczna długość cięcia [m],

q_m – strumień masy [$\text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$].

Vrany [32] oprócz mocy zużywanej na cięcie roślin uwzględnił moc potrzebną na pokonanie oporów tarcia podczas transportu rozdrobnionego materiału roślinnego wewnątrz obudowy bębnowego zespołu rozdrabniającego:

$$P_f = 1,49 \cdot 10^{-8} \beta_t \frac{q_m \mu r_b^2 n_b^2}{1 + \mu t g \gamma_b} \quad (15)$$

gdzie: P_f – moc zużywana na tarcie [kW],

q_m – strumień masy roślin [$\text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$],

μ – współczynnik tarcia między materiałem roślinnym a obudową bębna,

r_b – promień bębna [m],

n_b – prędkość obrotowa bębna [$\text{obr} \cdot \text{min}^{-1}$],

β_t – droga kątowna ruchu materiału roślinnego po dnie obudowy zespołu rozdrabniającego [rad],

γ_b – kąt pochylenia noża [$^\circ$].

Podobnie jak Varny Čepurnoj i Belov [2] uzależniają moc potrzebną do przecinania warstwy materiału roślinnego toporowym zespołem od teoretycznej długości cięcia oraz parametrów roboczych maszyny:

$$P_c = \frac{L_j v_k s_s Q_r}{l_t \rho_s} \quad (16)$$

gdzie: P_c – efektywna moc potrzebna na pokonanie oporów cięcia [kW],

L_j – jednostkowa praca cięcia [$\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$],

v_k – prędkość maszyny [$\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$],

s_s – szerokość robocza maszyny [m],

Q_r – plon roślin [$\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$],

l_t – teoretyczna długość cięcia [m],

ρ_s – gęstość roślin [$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$].

Również Čepurnoj i Belov [2] uwzględniając długość łuku, na jakim występuje tarcie podczas przemieszczania cząstek po dnie obudowy toporowego zespołu rozdrabniającego oraz ustawienie łopatek rzutnika określili moc zużywaną na tarcie:

$$P_f = \frac{10^{-3} \mu m \omega_t^2 r_{lk}^2 \beta_t}{1 + \mu r_{lp} \sin \alpha_l \frac{1}{\sqrt{r_{lk}^2 - (r_{lp} \sin \alpha_l)^2}}} \quad (17)$$

gdzie: P_f – moc zużywana na tarcie [kW],

μ – współczynnik tarcia między materiałem roślinnym a elementami maszyny,

- m – masa materiału roślinnego odcięta jednym nożem [kg],
 ω_t – prędkość kątowna tarczy [rad · s⁻¹],
 r_{lk} – promień mierzony od osi obrotu do skrajnego punktu łopatki rzutnika [m],
 r_{lp} – promień mierzony od osi obrotu do najbliższego punktu łopatki rzutnika [m],
 β_t – droga kątowna ruchu materiału roślinnego po dnie obudowy zespołu rozdrabniającego [rad],
 α_l – kąt odchylenia łopatki od promienia [°].

Čepurnoj i Belov [2] zaproponowali wyznaczenie mocy związanej z oporami powietrza za pomocą zależności:

$$P_t = 10^{-3} \frac{\rho_a S_k v_a^3}{2} \quad (18)$$

- gdzie: P_t – moc zużywana na pokonanie oporów powietrza [kW],
 ρ_a – gęstość powietrza [kg · m⁻³],
 S_k – pole przekroju poprzecznego kanału wylotowego [m²],
 v_a – prędkość powietrza [m · s⁻¹].

Lisowski i in. [13] uwzględniając zjawiska zachodzące podczas działania elementów roboczych wspomagających rozdrabnianie roślin zaproponowali złożony model matematyczny całkowitego zapotrzebowania na moc efektywną potrzebną do pracy toporowego zespołu rozdrabniającego. Przyjęto, że składnikami tej mocy są: moc związana z cięciem warstwy materiału roślinnego, odrzuceniem pociętych cząstek, przemieszczaniem cząstek po dnie obudowy zespołu rozdrabniającego, przecieraniem cząstek po płycie dennej, ściskaniem cząstek w szczelinie roboczej oraz wyrzuceniem ich poza zespół rozdrabniający do kanału wyrzutowego:

$$\begin{aligned}
 P_t = L_j \frac{b_g h_w \omega_t z}{2\pi} + \lambda \frac{(1+k)^2 \cos^2 \tau + f^2 \sin^2 \tau}{2} q_m \omega_t^2 r^2 + \mu k_r f_p q_m \omega_t^2 r^2 (\beta_t - \beta_{td}) + \\
 + \mu_a k_r f_p q_m \omega_t^2 r_i k \frac{b_k}{\cos \alpha_k} + \mu_s q_m \omega_t^2 r_l d \frac{s_m - s}{s_m} + \lambda_h \frac{q_m \omega_t^2 r_t^2}{2}
 \end{aligned} \quad (19)$$

- gdzie: P_t – całkowite zapotrzebowanie na moc efektywną [W],
 L_j – jednostkowa praca cięcia [J · m⁻²],
 b_g – szerokość gardzieli doprowadzającej materiał, m,
 h_w – wysokość warstwy materiału roślinnego, m,
 ω_t – prędkość kątowna tarczy nożowej [rad · s⁻¹],
 z – liczba noży,
 λ – współczynnik empiryczny charakteryzujący niejednorodność cząstek materiału roślinnego,
 k – współczynnik zmiany składowej normalnej prędkości odrzutu odciętej porcji materiału,

- f – współczynnik zmiany składowej stycznej prędkości odrzutu odciętej porcji materiału,
 τ – kąt cięcia ślizgowego [rad],
 q_m – strumień wilgotnego materiału roślinnego [$\text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$],
 r – promień wodzący noża [m],
 μ – współczynnik tarcia,
 k_r – współczynnik zależny od rodzaju łopatek rzutnika,
 f_p – współczynnik zależny od rodzaju listwy promieniowej,
 r_t – promień tarczy nożowej [m],
 β_t – droga kątowna ruchu materiału roślinnego po dnie obudowy zespołu rozdrabniającego [rad],
 β_{td} – droga kątowna występowania karbów [rad],
 μ_d – różnica współczynników tarcia materiału roślinnego o łopatki rzutnika i karby płytki dennej,
 i_k – liczba karbów na płycie dennej,
 b_k – szerokość karbu [m],
 α_k – kąt pochylenia karbów na płycie dennej [rad],
 μ_s – współczynnik ściskania materiału w obszarze szczeliny roboczej,
 l_d – długość płytki dennej [m],
 s_m – szczelina robocza na wejściu (maksymalna) [m],
 s – szczelina robocza na wyjściu [m],
 λ_h – współczynnik korekcyjny prędkości wyrzutu sieczki.

Klonowski [7] określił zapotrzebowanie na całkowitą moc efektywną do napędu torowego zespołu rozdrabniającego jako sumę zapotrzebowania mocy do pokonania oporów cięcia oraz odrzucenia pociętych roślin do kanału wyrzutowego sieczkarni:

$$P_t = p_s \frac{q_m \omega_t z (1-w) (\mu l_{no} A + 1)}{2\pi \omega_w r_w (1-\delta_w)} + \lambda_h \frac{q_m \omega_t^2 r_t^2}{2} \quad (20)$$

- gdzie: P_t – całkowite zapotrzebowanie na moc efektywną zespołu rozdrabniającego [W],
 p_s – opór jednostkowy cięcia materiału roślinnego [$\text{N} \cdot (\text{kg}_{\text{s.m.}} \cdot \text{m}^{-2})^{-1}$],
 q_m – strumień wilgotnego materiału roślinnego [$\text{kg} \cdot \text{s}^{-1}$],
 ω_t – prędkość kątowna tarczy nożowej [$\text{rad} \cdot \text{s}^{-1}$],
 z – liczba noży,
 w – wilgotność względna materiału roślinnego,
 b_g – szerokość gardzieli sieczkarni [m],
 ω_w – prędkość kątowna walca [$\text{rad} \cdot \text{s}^{-1}$],
 r_w – promień walca [m],
 δ_w – poślizg materiału roślinnego między walcami (wartość względna),
 μ – współczynnik tarcia zewnętrznego roślin o powierzchnię stalową,

- l_{no} – odległość linii ostrza noża od osi obrotu noża [m],
 A – współczynnik uwzględniający zmianę promienia wodzącego [m^{-1}],
 λ_h – doświadczalny współczynnik bezwymiarowy,
 r_t – promień tarczy nożowej [m].

Klonowski [7] przy wyznaczaniu zapotrzebowania mocy efektywnej do napędu toporowego zespołu rozdrabniającego uwzględnił parametry techniczne zespołów roboczych siewkarni, pracę potrzebną do przecinania materiału roślinnego, a do wyznaczenia mocy efektywnej do nadania energii pociętej zielonce wykorzystał teorię działania pomp odśrodkowych. Współczynnik bezwymiarowy λ_h uwzględnił wszystkie opory związane z transportem pneumatycznym rozdrobnionych roślin.

Modele matematyczne służące do określania mocy efektywnej do napędu zespołów rozdrabniających siewkarni polowej proponowane przez Čepurnoja i Belova [2] oraz Lisowskiego i in. [13] są rozbudowane. Wynika to z przyjętych założeń i celów pracy. W modelu matematycznym 19 rozbudowana jest część dotycząca dodatkowych elementów wspomagających rozdrabnianie roślin, w tym ziarna kukurydzy. Autorzy postawili sobie za cel określenie wpływu dodatkowych elementów wspomagających rozdrobnienie roślin na nakłady energetyczne, potrzebne do przygotowania odpowiedniej jakości siewki [13]. Z kolei Čepurnoj i Belov [2] chcieli uzasadnić stosowanie odpowiednich parametrów konstrukcyjnych zespołu rozdrabniającego dla prostych noży tnących na podstawie modeli matematycznych i ich analizy. Do wyjaśnienia wpływu podstawowych parametrów technicznych i eksploatacyjnych zespołów rozdrabniających siewkarni polowej na wskaźniki energetyczne przedstawione modele matematyczne należy uprościć, a stosowane w nich współczynniki doświadczalne należy wyznaczyć eksperymentalnie.

Zapotrzebowanie mocy do napędu walców zgniatająco-rozcierających i dmuchawy

Badaniami dotyczącymi zapotrzebowania na moc walców zgniatająco-rozcierających zajmowali się Roberge i in. [27]. Stwierdzili oni, że zastosowanie walców do dodatkowego rozdrobnienia kukurydzy przy szczelinie 4,5 mm zużycie energii zwiększyło się o 7% (z 3,5 do 3,7 kWh \cdot t_{sm}⁻¹). Nie określono wpływu wymiaru szczeliny na nakłady energetyczne, a jakość rozdrabniania oceniono jako zadowalającą.

Na podstawie analizy statystycznej wyników badań Roberge [26] uzyskał regresyjny model na moc do napędu walców rozdrabniających w postaci:

$$P_{pc} = a_0 + a_1 q_{msm} + a_2 q_m + a_3 k_{sr} + a_4 c \quad (21)$$

gdzie: P_{pc} – zapotrzebowanie na moc całkowitą rozdrabniacza ziarna [W],

q_{msm} – strumień suchego materiału roślinnego [$t \cdot h^{-1}$],

q_m – strumień wilgotnego materiału roślinnego [$t \cdot h^{-1}$],

k_{sr} – współczynnik różnicy prędkości walców rozdrabniających,
 a_0, a_1, a_2, a_3, a_4 – współczynniki regresyjne (a_0 dotyczy biegu jałowego zespołu).

Należy zauważyć, że zastosowanie dodatkowych elementów czynnych powoduje zwiększony pobór mocy do ich napędu oraz pokonania oporów ruchu (bieg jałowy). Autorzy [26, 27] zwracają uwagę, że średnia moc potrzebna do napędu zespołów roboczych na biegu jałowym, która wynosi 16,6 kW, jest relatywnie wysoka w porównaniu z maszynami nie wyposażonymi w dodatkowe zespoły rozdrabniające, których zapotrzebowanie mocy wynosi 5–10 kW. Zbliżone wartości publikują inni badacze, wskazując, że zastosowanie dodatkowych walców zgniatająco-rozcierających powoduje 18% zwiększenie zapotrzebowania energetycznego, a ponadto wiąże się z koniecznością zainstalowania zespołu wyrzucającego sieczkę, który zużywa dodatkowo 8% energii [4]. Wzrost zapotrzebowania na energię do wyrzucania sieczki wynika ze zwiększonej od 10 do 20% prędkości dmuchawy [26]. Dmuchawy transportujące rozdrobnioną sieczkę umieszcza się za zespołem walców zgniatająco-rozcierających. Takie rozwiązanie ma szczególnie znaczenie w sieczkarniach z bębnowym zespołem rozdrabniającym. Eliminuje się w ten sposób potrzebę stosowania dużych średnic bębna nożowego, które są wymagane do uzyskania wysokiej prędkości wyrzutu sieczki. Dzięki temu moc w bilansie całej maszyny może być mniejsza nawet o 40% [10].

Podsumowanie

Prowadzone w różnych ośrodkach naukowych badania dotyczące sieczkarni polowych wykazują, że proces zbioru roślin tymi maszynami charakteryzuje się wysoką energochłonnością i istnieje potrzeba ograniczenia energetycznych obciążeń zespołów roboczych tej maszyny. W dostępnej literaturze znajduje się wiele wyników badań doświadczalnych sieczkarni polowych [11, 12, 16, 29]. Badania wykonywano przy zastosowaniu maszyn różniących się od siebie rozwiązaniami i parametrami konstrukcyjnymi. Na podstawie wyników tych badań autorzy sformułowali zależności na zapotrzebowanie mocy do napędu zespołów roboczych sieczkarni polowych, które mają zwykle postać równań regresyjnych. Zależności te określone są najczęściej dla wybranych maszyn, pracujących przy zbiorze roślin o konkretnych właściwościach fizycznych. W pracach dotyczących teoretycznej analizy obciążeń energetycznych sieczkarni polowej formułowano modele matematyczne zapotrzebowania na efektywną moc do napędu tej maszyny. Modele te dotyczą głównie obciążeń zespołów rozdrabniających. Poprzez uwzględnienie w tych modelach wielu parametrów konstrukcyjnych zespołów rozdrabniających stały się one rozbudowane i trudne do bezpośredniego zastosowania przy analizie pracy całej sieczkarni. Wszystkie przedstawione w niniejszej pracy modele matematyczne odnoszące się do zespołów rozdrabniających dotyczą mocy zużywanej na pokonanie oporów cięcia roślin. Do wyznaczenia tej mocy niezbędna jest znajomość jednostkowej pracy cięcia

odniesionej do powierzchni przekroju poprzecznego przecinanej warstwy roślin, lub jednostkowego oporu cięcia materiału roślinnego, które należy wyznaczyć doświadczalnie. Modele matematyczne proponowane przez Čepurnoja i Belova [2], Vransy [32], Lisowskiego i in. [13] zawierają w swej strukturze składniki mocy potrzebnej do odrzucenia pociętych cząstek, przemieszczania cząstek po dnie obudowy zespołu rozdrabniającego oraz wyrzucenia ich poza zespół rozdrabniający do kanału wyrzutowego siewczarni. Niektóre modele uwzględniają jeszcze dodatkowo moc potrzebną do przecierania cząstek po płytce dennej i ściskania cząstek w szczelinie roboczej. Do praktycznego wykorzystania tych modeli w celu wyznaczania obciążeń energetycznych zespołów rozdrabniających siewczarni polowej należy je uprościć i wyznaczyć doświadczalnie niektóre współczynniki w nich ujęte. W przypadku przystawek do roślin wysokołodygowych niektóre składniki modelu Nieuwenhofs [16] po uzupełnieniu można wykorzystać do określenia obciążeń energetycznych przystawek rządowych. Również w tym przypadku należy wyznaczyć eksperymentalnie współczynniki, np. jednostkową energię cięcia łodyg odniesioną do powierzchni przekroju ścinanych łodyg. Do określenia zapotrzebowania mocy dla zespołu walców wciągająco-zgniatających wymagana jest znajomość wysokości warstwy materiału roślinnego pomiędzy walcami, która zależy od właściwości roślin przemieszczających się przez ten zespół.

Większość modeli opisujących zapotrzebowanie mocy do napędu zespołów roboczych siewczarni zawiera w swej strukturze strumień materiału przemieszczanego przez zespoły robocze siewczarni. Niektóre zależności uwzględniają strumień wilgotnych roślin, a niektóre odnoszą się do suchej substancji. Z tego powodu porównanie i ocena efektów energetycznych pracy zespołów roboczych siewczarni polowej mogą być utrudnione.

W literaturze jako wskaźnik energetyczny stosowana jest energia odnoszona do masy wilgotnego materiału lub masy suchej substancji. Stosowanie masy wilgotnego materiału ma tę zaletę, że umożliwia bezpośrednie wyliczanie zapotrzebowania mocy dla danej przepustowości. Biorąc pod uwagę jednak uwarunkowania fizyczne, w przypadku energii potrzebnej do cięcia roślin będzie ona proporcjonalna do ilości suchej substancji, ponieważ woda zawarta w roślinie nie powoduje oporów przy cięciu roślin, albo można je uznać za pomijalnie małe. Stosowanie jednostkowej energii odniesionej do suchej substancji będzie więc umożliwiać porównanie wyników badań dotyczących cięcia roślin dla różnego zakresu wilgotności roślin. Jednak należy mieć na uwadze, że w przypadku bardziej wilgotnego materiału, większa część energii zużywana jest na przemieszczenie większej masy materiału w zespołach roboczych siewczarni, odrzucanie większej masy cząstek na obudowę zespołu rozdrabniającego, nadanie im przyspieszenia i wyrzucanie siewczki o większej masie do kanału wyrzutowego. Na te aspekty zwracało uwagę wielu badaczy [19, 29].

Również McRandal i McNulty [14] stwierdzają, że rozbieżności w jednostkach komplikują próbę porównania wyników badań z różnych prac. Wskazują oni, że wielkość energii na jednostkę powierzchni przekroju poprzecznego jest wskaźni-

kiem, który może być najbardziej przydatny do porównania efektów energetycznych pracy zespołu rozdrabniającego.

Z przeglądu zagadnienia wynika, że brak jest spójnych modeli teoretycznych, które uwzględniałyby współzależność parametrów pracy zespołów roboczych siewkarni polowej oraz, że celowe jest uwzględnianie w tych modelach strumienia materiału roślinnego przemieszczającego się przez te zespoły.

Podsumowanie

Badania naukowe prowadzone w różnych ośrodkach naukowych nad siewkarniami polowymi wykazują, że proces zbioru zielonek charakteryzuje się dużym zużyciem energii. Dlatego konieczne jest ograniczenie zużycia energii przez zespoły robocze siewkarni polowych. W wielu pracach dotyczących analizy teoretycznej zużycia energii przez siewkarnie polowe formułowano matematyczne modele efektywnego zapotrzebowania na energię tych maszyn. Modele te odnoszą się przede wszystkim do zapotrzebowania zespołów rozdrabniających

Literatura

- [1] Brzóska F. 2003. Systemy produkcji pasz dla bydła mlecznego, zbiór, konserwacja i żywienie krów. *Wies Jutra* 4(57): 47–53.
- [2] Čepurnoj A.I., Belov M.I. 2004. Rasčet diskovo izmiel'čajušče-švyrajajušcego apparata. *Trakt. Selchozmaš.* 11: 33–42.
- [3] Dmitrewski J. 1978. Teoria i konstrukcja maszyn rolniczych. t. 3, PWRiL, Warszawa: 428 ss.
- [4] Garbers H., Frerichs L. 2001. Leistungs- und Technologieentwicklung von selbstfahrenden Feldhäckslern. *Landtechnik* 56(6): 394–395.
- [5] Goering C.E., Rorbach R.P., Srivastava A.K. 1993. Engineering principals of agricultural machines, ST-Joseph, MI.: ASAE.
- [6] Haffert A., Harms H.-H. 2002. Schnittvorgang im Feldhäckslern. *Landtechnik* 57(3): 106–107.
- [7] Klonowski J. 2009. Metody monitoringu natężenia przepływu materiału roślinnego w siewkarniach polowych. Rozprawa habilitacyjna. Wydawnictwo SGGW. Warszawa: 111 ss.
- [8] Kowalski P. 2008. Analiza nakładów ponoszonych na zbiór i zakiszanie kukurydzy. Praca doktorska, maszynopis. SGGW. Warszawa: 141 ss.
- [9] Krasniczenko W. A. 1961. Sprawocznik konstruktora sielskochozajstwiennych maszin. Moskwa: 862 ss.
- [10] Kupr J., Lanča I. 1987. Energetická náročnosť metačů s tečným vstupem. *Zeměd. Tech.* 33(12): 737–746.
- [11] Lisowski A. 2001. Analiza wpływu parametrów techniczno-eksploatacyjnych na jednostkowe zapotrzebowanie energii przyczepianej siewkarni zbierającej. *Inżynieria Rolnicza* 9: 169–178.
- [12] Lisowski A., Klonowski J., Buliński J., Gach S., Wardecki P. 2005. Loading on tractor PTO during shredding of maize with the forage harvester under conditions of stationary investigations. *Ann. Warsaw Agric. Univ. SGGW-AR, Agricult.* 48: 35–40.
- [13] Lisowski A., Wardecki P., Kostyra K., Świątek K. 2008. Model matematyczny mocy efektywnej toporowego zespołu tnącego wyposażonego w elementy wspomagające rozdrabnianie roślin. *Inżynieria Rolnicza* 1(99): 245–250.
- [14] McRandal D.M., McNulty P.B. 1980. Mechanical and physical properties of grasses. *Trans. Am. Soc. Agric. Engrs.* 23(2): 816–821.
- [15] Michalski T. 1997. Wartość pastewna plonów kukurydzy w zależności od sposobów i terminów zbioru. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.* 450: 133–162.

- [16] Nieuwenhof P. 2003. Modeling of the energy requirements of a non-row sensitive corn header for a pull-type forage harvester. Praca magisterska. University of Saskatchewan: 90 ss.
- [17] O'Dogherty M.J. 1982. A review of research on forage chopping. *J. Agric. Engng. Res.* 27: 267–289.
- [18] Osobow W.J., Wasiliew G.K. 1983. Senouborocznyje maszyny i komplekxy. Maszynostojenije. Moskwa: 304 ss.
- [19] Persson S. 1985. Performance parameters for forage cutting devices. ASAE Papers 85–1534.
- [20] Persson S. 1987. Mechanics of cutting plant material.. American Society of Agricultural Engineering (ASAE). St-Joseph. MI.
- [21] Pintara C. 1999. Próba oceny efektywności energetycznej samobieźnych silosokombajnów. *Problemy Inżynierii Rolniczej* 3: 21–28.
- [22] Podkówka W. 1997. Dobra kiszzonka – dużo dobrego mleka. *Poradnik Hodowcy* 2: 19 ss.
- [23] Podkówka W. 2003. Kiszzonka wysokoenergetyczna z kukurydzy. *Kukurydza* 1(21): 63–64.
- [24] Podkówka Z. 1995. Wpływ stopnia rozdrobnienia zielonki z kukurydzy na wartość pokarmową kiszzonki. *Kukurydza* 2(5): 19.
- [25] Reznik N.E. 1967. Puti powyšenija iznosostojkosti i dolgovečnosti reźščich òlementov c.-ch. mašin. *Trakt. Selchozmaš.* 2: 29–31.
- [26] Roberge M. 1999. Design and evaluation of performance of a crop processor for a pull-type forage harvester. Praca doktorska. Department of Agricultural and Biosystems Engineering Macdonald Campus of McGill University Montreal, Quebec, Canada: 221 ss.
- [27] Roberge M., Savoie P., Norris E.R. 1998. Evalutaion of crop processor in pull-type forage harvester. *Trans. Am. Soc. Agric. Engrs.* 41(4): 967–972.
- [28] Roszkowski A. 1987. Możliwości obniżania nakładów materiałowo-energetycznych w siewczarniach zbierających. *Maszyny i Ciągniki Rolnicze* 2: 5–7.
- [29] Savoie P., Tremblay D., Thériault R., Wauthy J.-M., Vigneault C. 1989. Forage chopping energy vs. length of cut. *Trans. Am. Soc. Agric. Engrs.* 32(2): 437–442.
- [30] Shields J., Nawrocki W., Fornstrom K.J., Smith J.L. 1982. Corn head gathering system performance. ASAE Paper 82–1037. St-Joseph. MI.: ASAE.
- [31] Tribelhorn R.E., Smith J.L. 1975. Chopping energy of a forage harvester. *Trans. Am. Soc. Agric. Engrs.* 18(3): 423–426, 430.
- [32] Vraný Z. 1971. Rozbor silovych a energetických pomeru na nozovem bubnu rezacek. *Zeměd. Tech.* 17(1): 23–28.

Determination of the energy loads for crop processing units of forage harvesters

Keywords: forage harvester, working units, power requirement

Summary

The research on forage harvesters carried out in different scientific centers shows that the process of forage harvesting is characterized by high energy consumption. That is why there is a need to reduce the energy load of forage harvester working units. In many works referring to the theoretical analysis of forage harvester energy loads the mathematical models of effective power requirement for the drive of this machine have been formulated. Models relate mainly to the loads of the cutter head. By including these models in a number of design parameters the cutter heads have become highly developed and difficult to apply directly to work analysis of the forage har-

vester. There are no consistent theoretical models which would take into account the interdependence of the parameters of forage harvesters equipped with working units that would work harvesting crops of different physical properties.

Nagrody i wyróżnienia naukowe Wydziału II Nauk Biologicznych i Rolniczych PAN za rok 2011

Nagroda za cykl prac badawczych na temat „Nowe spojrzenie na historię ewolucyjną łasicokształtnych na podstawie zapisu genetycznego i geologicznego” dla prof. dr hab. Mieczysława Wolsana na wniosek Rady Naukowej Muzeum i Instytutu Zoologii PAN w Warszawie

Analiza filogenetyczna przeprowadzona najnowocześniejszymi metodami (parsymonii, największej wiarygodności, wnioskowania bayesowskiego) z wykorzystaniem danych molekularnych i morfologicznych cech kopalnych łasicowatych jednoznacznie popiera tezę, że mała panda jest najbliższym żyjącym współcześnie przedstawicielem kładu obejmującego szopowate (*Procyonidae*) i łasicowate (*Mustelidae*) z wyłączeniem skunksów (*Mephitidae*). Wszystkie przeprowadzone testy statystyczne odrzuciły alternatywne hipotezy zakładające pokrewieństwo małej pandy ze skunksami, szopowatymi i/lub łasicowatymi. Mała panda, jest przedstawicielem osobnej rodziny i razem z szopowatymi, łasicowatymi i skunksami stanowi osobny kład, nadrodzinę łasicokształtnych *Musteloidea*). Filogenetyczna analiza pokazała, że kład ten jest siostrzanym kładem pletwonogich (*Pinnipedia*). M. Wolsan i współpracownicy oszacowali również czasy dywergencji dla linii prowadzącej do małej pandy, a także określili czas pojawienia się kładu ssaków łasicokształtnych na około 42 miliony lat (późny eocen). Udało się również podać czas i liczbę radiacji (było ich pięć), szczególnie istotnych dla ewolucji tej grupy. W końcu M. Wolsan i współpracownicy wskazali kontynent Azji (a nie Amerykę Północną) jako centrum najwcześniejszej radiacji łasicokształtnych. Obie pandy były często umieszczane w jednej podrodzynie lub nawet rodzinie (*Ailuridae*).

Wniosek jest udokumentowany 2 oryginalnymi pracami twórczymi, opublikowanymi w czasopiśmie o międzynarodowym zasięgu:

Cladistics (IF2010 = 6,740) – 1 praca,

Molecular Phylogenetics and Evolution (IF2010 = 3,889) – 1 praca.

Obie prace zyskały już odzew w środowisku naukowym o czym świadczą ich cytowania (wg ISI Web of Science, 3 XI 2011)

Sato i in. (2009, *Molecular Phylogenetics and Evolution*) – 10 cytowań.

Nagroda za cykl prac badawczych na temat „Sfingolipidy i fosfatydyloinozytole jako przekaźniki sygnału receptorów komórek układu odpornościowego” dla zespołu pod kierunkiem dr hab. Katarzyny Kwiatkowskiej prof. nadzw. i prof. dr hab. Andrzeja Soboty na wniosek czł. koresp. PAN Leszka Kaczmarka

Wyniki badań zespołu dotyczą udziału wybranych pochodnych lipidowych w sygnalizacji i komórkowej, ze szczególnym uwzględnieniem roli sfingomieliny i fosfatydyloinozytolo-4,5-bisfosforanu w tworzeniu ścieżek sygnałowych w obrębie mikrodomen błony plazmatycznej (*rafts*). Analiza oddziaływań badanych lipidów ze specyficznymi receptorami (FcγIIa) oraz toksyny – lizeniny wykazała ich unikalną lokalizację w błonie oraz dynamiczny metabolizm sfingomieliny, w warunkach stymulacji LPS. Wyniki te mogą mieć szczególnie doniosłe znaczenie w potencjalnym wykorzystaniu przy zapobieganiu sepsie. Stosując kilka biologicznych modeli doświadczalnych, jak również subtelne narzędzia metodyczne autorzy zademonstrowali heterogenne rozmieszczenie PI(4,5)P₂ w komórkach odpornościowych, których fizjologiczne funkcje związane są z charakterystyczną budową błony plazmatycznej. PI(4,5)P₂ występujący w wewnętrznej warstwie błony w ilości ~ 1% wszystkich lipidów, jest prekursorem przynajmniej trzech przekaźników II rzędu, które w sposób kaskadowy regulują praktycznie wszystkie procesy metaboliczne i stanowią jeden z najbardziej aktywnych szlaków sygnalizacji wewnątrzkomórkowej. Wykazana kolokalizacja kinazy PIP5 α oraz jej produktu PI(4,5)P₂ w komórkach układu odpornościowego może być kolejnym niezbędnym krokiem na drodze poszukiwania i wdrażania skutecznych terapii.

Wniosek jest udokumentowany 5 oryginalnymi pracami twórczymi oraz 2 artykułami przeglądowymi, opublikowanymi w czasopismach o międzynarodowym zasięgu: *Cellular and Molecular Life Science* (IF2010 = 7,047) – 1 praca (przeł.), *Journal of Immunology* (IF2010 = 5,745) – 1 praca, *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes* (IF2010 = 4,647) – 2 prace, *BioEssays* (IF2010 = 4,479) – 1 praca (przeł.), *Experimental Cell Research* (IF2010 = 3,609) – 1 praca, *European Journal of Immunology* (IF2010 = 2,619) – 1 praca.

Wszystkie prace zyskały już odzew w środowisku naukowym o czym świadczą ich cytowania (wg ISI Web of Science, 3 XI 2011):

Józefowski i in. (2008, *BioEssays*) – 16 cytowań,
Szymańska i in. (2008, *Experimental Cell Research*) – 8 cytowań,
Szymańska i in. (2008, *European Journal of Immunology*) – 5 cytowań,
Hereć i in. (2008, *Biochimica et Biophysica Acta – Biomembranes*) – 5 cytowań,
Pozostałe prace (z 2010 r.) – łącznie 5 cytowań.

Nagroda za cykl prac badawczych na temat „Regulacja metabolizmu żelaza i miedzi w różnych okresach rozwoju postnatalnego ssaków” dla zespołu pod kierunkiem dr. hab. Pawła Lipińskiego prof. IGiHZ PAN, na wniosek Rady Naukowej Instytutu Genetyki i Hodowli Zwierząt PAN w Jastrzębcu

Badania nad regulacją metabolizmu żelaza i miedzi w organizmach zwierzęcych prowadzone są od wielu lat, ale dotychczasowe prace dotyczyły głównie osobników dorosłych. W odróżnieniu od tych badań, przedstawione do wyróżnienia wyniki dotyczą osobników starych oraz będących w okresie neonatalnym, u których regulacja metabolizmu miedzi i żelaza różni się od regulacji u osobników dorosłych. Po raz pierwszy wykazano, że jedną z przyczyn niedoboru żelaza u noworodków są słabo rozwinięte molekularne mechanizmy absorpcji żelaza, co ma pewne konsekwencje praktyczne. Uzyskane wyniki podważają dotychczasowo stosowane rutynowo zabiegi, polegające na iniekcji parenteralnej dużej ilości żelaza prosiętom w jednej dawce. Zaproponowano nową suplementację polegającą na podaniu małej ilości żelaza w dwóch dawkach. Ta metoda suplementacji została objęta postępowaniem patentowym.

Wniosek jest udokumentowany 4 oryginalnymi pracami twórczymi opublikowanymi w czasopismach o międzynarodowym zasięgu:

The American Journal of Pathology (IF = 5,673),

Gene Expression Patterns (IF = 2,076),

Journal of Experimental Zoology, A Ecology Genetics & Physiology (IF = 1,459),

Biochemical Journal (IF = 4,371).

Wyróżnienie za cykl prac badawczych na temat „Lipidy w oocytach i zarodkach świni – nowe metody identyfikacji, regulacji zawartości oraz implikacje dla biotechnologii” dla zespołu w składzie: dr Marek Romek, dr hab. Barbara Gajda prof. nadzw., mgr Ewa Krzysztofowicz, czł. koresp. PAN Zdzisław Smorağ, na wniosek czł. koresp. PAN Barbary Bilińskiej

Szczegółowa anafiza klas lipidów w oocytach i zarodkach świni oraz analiza modyfikacji i zawartości w trakcie wczesnych etapów rozwoju zarodka, przyczynić się może do opracowania bardziej efektywnych metod ich kriokonserwacji. Ponadto, dla uzyskania wyników badań autorzy opracowali kilka nowatorskich metod badawczych, a w szczególności prostą, precyzyjną, ilościową metodę stereologiczną do oceny zawartości lipidów w zarodkach, nowatorską na skalę światową metodę ilościowego pomiaru podstawowych typów lipidów za pomocą mikroskopii konfokalnej, wykorzystującej zaawansowaną matematycznie analizę widm fluorescencyjnych.

Wniosek jest udokumentowany 7 oryginalnymi pracami twórczymi, opublikowanymi w czasopismach o międzynarodowym zasięgu:

Theriogenology (IF2010 = 2,045) – 2 prace,

Reproduction in Domestic Animals (IF2010 = 1,606) – 2 prace,

Reproductive Biology (IF2010 = 1,500) – 1 praca,

Folia Biologica – Kraków (IF2010 = 0,761) – 2 prace.

Cztery prace zyskały już odzew w środowisku naukowym o czym świadczą ich cytowania (wg ISI Web of Science, 3 XI 2011):

Romek i in. (2009). *Reproduction in Domestic Animals* – 8 cytowań,

Gajda i in. (2008). *Folia Biologica* – 7 cytowań,

Gajda (2009). *Reproductive Biology* – 3 cytowania,

Romek i in. (2010). *Theriogenology* – 3 cytowania.

Wyróżnienie za cykl prac badawczych na temat „Znaczenie zmienności genów MHC dla ochrony gatunkowej” dla prof. dr hab. Jacka Radwana i dr. hab. Wiesława Babika na wniosek Rady Naukowej Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie

Oceniane prace przedstawiają wyniki kompleksowych badań zmienności genów układu MHC, kluczowego dla odpowiedzi odpornościowej kręgowców. Badania przeprowadzono dla populacji żubra, czyli gatunku zagrożonego wyginięciem, cierpiącego na liczne problemy zdrowotne. Autorzy stwierdzili, że zmienność genetyczna żubra w obrębie tego ważnego zespołu genów uległa znacznemu zubożeniu, co znacznie zwiększa ryzyko chorób wywoływanych przez pasożyty. Ponadto prace te przyczyniają się do lepszego zrozumienia wpływu zmienności genów decydujących o odpowiedzi odpornościowej w ochronie gatunkowej.

Wniosek jest udokumentowany 3 oryginalnymi pracami twórczymi opublikowanymi w czasopiśmie o międzynarodowym zasięgu:

Biological Conservation (IF2010 = 3,17) – 2 prace,

BMC Evolutionary Biology (IF2010 = 4,29) – 1 praca.

*Czł. koresp. PAN Jerzy Duszyński
Dziekan Wydziału II PAN*

Spis treści

M. Labudda, J. Machczyńska, H. Woś, P.T. Bednarek — Wybrane aspekty postępu biologicznego w hodowli pszenżyta (<i>×Triticosecale</i> WITTM. ex <i>A. CAMUS</i>).	3
K. Szulc, E. Skrzypczak — Ekologiczna produkcja roślinna a ekologiczny chów świń	11
A. Gałązka, M. Wit, E. Jabłońska, W. Wakuliński — Molekularne podstawy biosyntezy fumonizyn	21
A. Wenda-Piesik — Entomopatogeniczne grzyby z rodzaju <i>Fusarium</i> i ich znaczenie w regulacji liczebności szkodliwych owadów	35
M. Rochalska, A. Michalska — Rośliny uprawne stanowiące dla człowieka źródło cukru	49
K. Sobieralski, M. Siwulski, J. Lisiecka, A. Jasińska, I. Sas-Golak — Łuskwiak nameko – <i>Pholiota nameko</i> (T. ITO) S. ITO et IMAI charakterystyka gatunku oraz możliwości uprawy w Polsce	63
M. Siwulski, J. Lisiecka, K. Sobieralski, I. Sas-Golak, A. Jasińska — Biologia, właściwości żywieniowe oraz uprawa twardziaka jadalnego <i>Lentinula edodes</i> (BERK.) SING..	71
J. Boczek — Wpływ podwyższonego poziomu dwutlenku węgla w atmosferze na owady i roztocze związane z roślinami i przechowalniami	83
M. Langner, B.P. Salmanowicz — Białka glutenowe i ich wpływ na jakość wypiekową pszenicy.	91
E. Skrzypczak, K. Szulc, A. Zaworska — Metody eliminacji zapachu płciowego knurów	105
D. Czykier-Wierzba — Wpływ kryzysu ekonomicznego na sytuację gospodarczą i społeczną w krajach UE	115
A. Dzierżyńska — Agroleśnictwo w Europie – zacofanie czy postęp?	129
A. Bochenek, J. Gołaszewski, K. Żuk-Gołaszewska — Znaczenie glebowego banku nasion chwastów dla bioróżnorodności terenów uprawnych	143
A. Hawliczek-Strulak, G. Bartoszewski, A. Korzeniewska, K. Niemirowicz-Szczytt — Cecha męskiej sterility u rzodkiewki (<i>Raphanus sativus</i> L.) – podłoże genetyczne i molekularne	155
A.G. Górny, W.K. Świącicki — Doskonalenie odmian grochu siewnego (<i>Pisum sativum</i> L.) w kierunku efektywniejszego wykorzystania słonecznej energii promienistej	169
J. Chlebowski — Wyznaczanie obciążeń energetycznych zespołów roboczych siewcarń polowych	193
Nagrody i wyróżnienia naukowe Wydziału II Nauk Biologicznych i Rolniczych PAN za rok 2011— J. Duszyński	211

Contents

M. Labudda, J. Machczyńska, H. Woś, P.T. Bednarek — Selected aspects of biological progress in the breeding of triticale (<i>×Triticosecale</i> WITTM. ex A. CAMUS)	3
K. Szulc, E. Skrzypczak — Organic plant production and ecological pig breeding	11
A. Gałązka, M. Wit, E. Jabłońska, W. Wakuliński — Molecular basis of fumonisin biosynthesis	21
A. Wenda-Piesik — Entomopathogenic fungi of <i>Fusarium</i> sp. and their role in pest control.	35
M. Rochalska, A. Michalska — Cultivated sugary plants which are the source of sugar for human population.	49
K. Sobieralski, M. Siwulski, J. Lisiecka, A. Jasińska, I. Sas-Golak — Nameko mushroom (<i>Pholiota nameko</i>) – characteristics of the species and cultivation possibilities in Poland	63
M. Siwulski, J. Lisiecka, K. Sobieralski, I. Sas-Golak, A. Jasińska — Biology, nutritional properties and cultivation of shiitake <i>Lentinula edodes</i> (BERK.) SING.	71
J. Boczek — Elevated atmospheric CO ₂ effects on phytochemistry, pest performance and pest-parasitoid interactions	83
M. Langner, B.P. Salmanowicz — Wheat gluten proteins and their influence on bread-making quality.	91
E. Skrzypczak, K. Szulc, A. Zaworska — Methods of eliminating the sexual odour of boars	105
D. Czykier-Wierzba — Influence of economic crisis on the economical and social situation in the European Union member states	115
A. Dzierżyńska — Agroforestry in Europe – underdevelopment or progress?.	129
A. Bochenek, J. Gołaszewski, K. Żuk-Gołaszewska — Significance of the soil weed seed bank for the biodiversity of arable areas	143
A. Hawliczek-Strulak, G. Bartoszewski, A. Korzeniewska, K. Niemirowicz-Szczytt — Male sterility in radish (<i>Raphanus sativus</i> L.) – genetic and molecular background	155
A.G. Górny, W.K. Świącicki — Improvement of field pea (<i>Pisum sativum</i> L.) cultivars for solar radiation use efficiency	169
J. Chlebowski — Determination of the energy load for working units of the forage harvesters.	193
Prices and scientific awards granted in 2011 by Division II – Biological and Agricultural Sciences, Polish Academy of Sciences — J. Duszyński	211

Spis treści rocznika 2011

Barszcz M., Skomial J. — Możliwości wykorzystania tanin w ochronie zdrowia zwierząt i ludzi	95/2
Bochenek A., Gołaszewski J., Żuk-Gołaszewska K. — Znaczenie glebowego banku nasion chwastów dla bioróżnorodności terenów uprawnych	143/4
Boczek J. — Wpływ podwyższonego poziomu dwutlenku węgla w atmosferze na owady i roztocze związane z roślinami i przechowalniami	83/4
Chlebowski J. — Wyznaczanie obciążeń energetycznych zespołów roboczych siewkarń polowych	193/4
Czykier-Wierzba D. — Wpływ kryzysu ekonomicznego na sytuację gospodarczą i społeczną w krajach UE	115/4
Dobrzański A. — Reakcja nasion chwastów segetalnych na uprawę roli wykonywaną nocą	9/2
Dzierżyńska A. — Agroleśnictwo w Europie – zacofanie czy postęp?	129/4
Gach S., Korpysz K. — Aspekty jakościowe kiszonek z zielonek niskołodygowych w formie sprasowanych bel osłanianych folią	55/2
Gałązka A., Wit M., Jabłońska E., Wakuliński W. — Molekularne podstawy biosyntezy fumonizyn.	21/4
Gołaszewski J. — Wykorzystanie substratów pochodzenia rolniczego w biogazowniach w Polsce.	69/2
Górny A.G., Święcicki W.K. — Doskonalenie odmian grochu siewnego (<i>Pisum sativum</i> L.) w kierunku efektywniejszego wykorzystania słonecznej energii promienistej	169/4
Gregorczyk M., Jaroszewicz B., Okruszko T., Ignar S. — Wpływ wielkości zalewów na zachowanie lasów łęgowych.	99/1
Profesor Ryszard Babicki (1927–2010) — Grzywacz A.	3/2
Hara-Skrzypiec A. — Czynniki wpływające na formowanie ciemnej plamistości poulderzeniowej bulw ziemniaka	43/2

Hawliczek-Strulak A., Bartoszewski G., Korzeniewska A., Niemirowicz-Szczytt K. — Cecha męskiej sterility u rzodkiewki (<i>Raphanus sativus</i> L.) – podłoże genetyczne i molekularne.	155/4
Kaca E., Łabędzki L., Lubbe I. — Gospodarowanie wodą w rolnictwie w obliczu ekstremalnych zjawisk pogodowych	37/1
Kogut Z. – Techniczno-energetyczne aspekty uprawy gleby z wykorzystaniem mulczu	75/3
Kogut Z. – Jakość pracy narzędzi w uprawie gleby z wykorzystaniem mulczu	89/3
Korzeniewska J., Stanisławska-Głubiak E. – Nowe trendy w wyko- rzystaniu fosforytów w rolnictwie	57/3
Król E., Kowalik B. — Grzyby z rodzaju <i>Phomopsis</i> występujące na pędach roślin sadowniczych	31/2
Kurowska M., Małuszynski M., Szarejko I. – Wykorzystanie strategii TILLING w hodowli roślin	19/3
Labudda M., Machczyńska J., Woś H, Bednarek P.T. — Wybrane aspekty postępu biologicznego w hodowli pszenżyta (<i>×Triticosecale</i> WITTM. ex A. CAMUS).	3/4
Langner M., Salmanowicz B.P. — Białka glutenowe i ich wpływ na jakość wypiekową pszenicy	91/4
Leszczuk T. – Stanowisko badawcze do optymalizacji procesu wytwarzania nawozów o spowolnionym działaniu	103/3
Łukaszuk E., Ciereszko I. – Mechanizmy dostosowawcze roślin do warunków niedoboru fosforu	31/3
Mazur A., Patro M., Rybicki R., Węgorek T. — Gospodarowanie wodą w krajobrazie wyżynnym	65/1
Mosiej J., Pierzgański E., Jeznach J. — Współczesne uwarunkowania gospodarowania wodą w obszarach wiejskich.	25/1
Nyc K., Pokładek R. — Gospodarowanie wodą w obszarach dolinowych.	79/1
Ostrowski K., Rajda W., Kowalik T., Kanownik W., Bogdał A. — Hydrochemiczne uwarunkowania realizacji programu małej retencji na terenach górskich i podgórskich	91/1
Pijanowski Z. — Rozwój obszarów wiejskich w Polsce w aspekcie polityki rolnej	11/1

Gospodarowanie wodą w rolnictwie w różnych warunkach środowiskowych. Wprowadzenie — Pierzgalski E.	5/1
Prof. dr hab. inż. Jerzy Ostromecki, dr h.c. 1909–1988 — Pierzgalski E.	9/1
Pisarski R.K., Grela E.R., Lipiec A. — Przydatność i bezpieczeństwo roślin transgenicznych (GMO) w żywieniu zwierząt	133/1
Piwowar A. — Innowacje w zakresie nawożenia mineralnego i ich praktyczne zastosowanie	47/3
Rembeza J. — GMO a ceny na międzynarodowym rynku zbóż	113/3
Rochalska M., Michalska A. — Rośliny uprawne stanowiące dla człowieka źródło cukru	49/4
Rzekanowski Cz., Źarski J., Rolbiecki S., Zubala T. — Potrzeby, efekty i perspektywy nawadniania roślin na obszarach szczególnie deficytowych w wodę	51/1
Siwulski M., Lisiecka J., Sobieralski K., Sas-Golak I., Jasińska A. — Biologia, właściwości żywieniowe oraz uprawa twardziaka jadalnego <i>Lentinula edodes</i> (BERK.) SING.	71/4
Skrzypczak E., Szulc K., Zaworska A. — Metody eliminacji zapachu płciowego knurów	105/4
Smyda P. — Wykorzystanie somatycznej fuzji do przenoszenia agromomicznie ważnych cech z dzikich gatunków <i>Solanum</i> do genomu ziemniaka uprawnego <i>Solanum tuberosum</i> L.	7/3
Sobieralski K., Siwulski M., Lisiecka J., Jasińska A., Sas-Golak I. — Łuskwiak nameko – <i>Pholiota nameko</i> (T. ITO) S. ITO et IMAI charakterystyka gatunku oraz możliwości uprawy w Polsce	63/4
E. Sosin-Bzducha E., Strzetelski J. — Możliwości wykorzystania produktów pszczelarskich jako dodatków paszowych w żywieniu bydła	111/2
Syller J., Kaliciak A. — Rośliny dziko rosnące jako naturalne źródło wirusów ziemniaka.	21/2
Szulc K., Dolata W., Buczyński J.T., Skrzypczak E. — Rasa złotnicka pstra jako surowiec do wytwarzania produktów mięsnych wysokiej jakości	67/3
Szulc K., Skrzypczak E. — Ekologiczna produkcja roślinna a ekologiczny chów świń	11/4

Świątek M., Lewandowska M., Bednarski W. — Znaczenie doboru metody wstępnej obróbki substratów lignocelulozowych z uwzględnieniem wydajności produkcji bioetanolu	109/1
Świątek M., Lewandowska M., Bednarski W. — Doskonalenie procesów biotechnologicznych stosowanych w produkcji etanolu II generacji z surowców lignocelulozowych	121/1
Profesor Tadeusz Garbuliński (1920–2011) – Truszczyński M., Obmińska-Mrukowicz B.	3/3
Wenda-Piesik A. — Entomopatogeniczne grzyby z rodzaju <i>Fusarium</i> i ich znaczenie w regulacji liczebności szkodliwych owadów	35/4

Kronika

15 Sympozjum Europejskiego Towarzystwa Naukowego Badania Chwastów (Kaposvár, Węgry 12–15 lipca 2010) — Dobrzański A.	121/2
Nagrody i wyróżnienia naukowe Wydziału II Nauk Biologicznych i Rolniczych PAN za rok 2011 — Duszyński J.	211/4
Nagrody naukowe Wydziału Nauk Rolniczych, Leśnych i Weterynaryjnych PAN za rok 2010 — Horubała A.	147/1
Konferencja „Nowe technologie w rolnictwie zrównoważonym”, Kielce 10–11 marca 2011 r. — Pawlak J., Seliga A.	127/3

Recenzje i prezentacje

Recenzja książki pt. „Physical, Chemical and Biological Processes in Soils” (Fizyczne chemiczne i biologiczne procesy w glebach) L.W. Szajdak, A.K. Karabanov (red.), Instytut Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN Poznań 2010, 654 ss., ISBN 978-83-61607-56-4 – Lipa J.J.	123/3
--	-------

Contents

Barszcz M., Skomial J. — Possibilities of tannins utilization in the protection of animals and human health	95/2
Bochenek A., Golaszewski J., Żuk-Golaszewska K. — Significance of the soil weed seed bank for the biodiversity of arable areas	143/4
Boczek J. — Elevated atmospheric CO ₂ effects on phytochemistry, pest performance and pest-parasitoid interactions	83/4
Chlebowski J. — Determination of the energy load for working units of the forage harvesters.	193/4
Czykier-Wierzba D. — Influence of the economic crisis on the economical and social situation in the European Union member states	115/4
Dobrzański A. — Segetal weed seeds response to night – time soil tillage	9/2
Dzierżyńska A. — Agroforestry in Europe – underdevelopment or progress?	129/4
Gach S., Korpysz K. — Quality aspects of the short stalk green forage ensiled in form of bales wrapped in plastic film.	55/2
Gałązka A., Wit M., Jabłońska E., Wakuliński W. — Molecular basis of fumonisin biosynthesis.	21/4
Golaszewski J. — The use of agricultural substrates in Polish biogas plants	69/2
A.G. Górny, W.K. Święcicki — Improvement of field pea (<i>Pisum sativum</i> L.) cultivars for solar radiation use efficiency	169/4
Gregorzczak M., Jaroszewicz B., Okruszko T., Ignar S. — Effect of flooding on the alluvial forests.	99/1
Professor Ryszard Babicki (1927–2010) — Grzywacz A.	3/2
Hara-Skrzypiec A. — Factors affecting blackspot bruise formation in potato tubers	43/2

Hawliczek-Strulak A., Bartoszewski G., Korzeniewska A., Niemirowicz-Szczytt K. — Male sterility in radish (<i>Raphanus sativus</i> L). – genetic and molecular background	155/4
Kaca E., Łabędzki L., Lubbe I. — Agricultural water management in view of extreme weather phenomena	37/1
Kogut Z. — Technical and energy aspects of soil surface mulching cultivation	75/3
Kogut Z. — Quality aspects of soil surface mulching cultivation	89/3
Korzeniewska J., Stanisławska-Głubiak E. — New trends in using rock phosphates in agriculture.	57/3
Król E., Kowalik B. — Fungi from the genus <i>Phomopsis</i> inhabiting shoots of orchard plants	31/2
Kurowska M., Małuszynski M., Szarejko I. — TILLING strategy in plant breeding	19/3
Labudda M., Machczyńska J., Woś H., Bednarek P.T. — Selected as- pects of biological progress in the breeding of triticale (\times <i>Triticosecale</i> WITTM. ex A. CAMUS).	3/4
Langner M., Salmanowicz B.P. — Wheat gluten proteins and their influ- ence on breadmaking quality.	91/4
Leszczuk T. — Desing of the research to optimize the manufacturing pro- cess of granular fertilizer with slow relase of nutrients	103/3
Łukaszuk E., Ciereszko I. — Mechanisms of plant's acclimation to phos- phorus deficiency	31/3
Mazur A., Patro M., Rybicki R., Węgorek T. — Water management in the upland landscape	65/1
Mosiej J., Pierzgalski E., Jeznach J. — Contemporary issues of water management in rural areas	25/1
Nyc K., Pokładek R. — Water management on the valley areas	79/1
Ostrowski K., Rajda W., Kowalik T., Kanownik W., Bogdał A. — Hydrochemical conditionings for realization of small retention programme on mountain and submontane areas.	91/1
Water management in agriculture under differentiated environmental condi- tions. Introduction — Pierzgalski E.	5/1
Prof. dr hab. inż. Jerzy Ostromecki, dr h.c. 1909–1988 — Pierzgalski E.	9/1

Pijanowski Z. — Rural areas development in Poland in the context of agricultural policy	11/1
Piwowar A. — The innovations in the sphere of mineral fertilization and their practical application	47/3
Pisarski R.K., Grela E.R., Lipiec A. — The usefulness and safety of transgenic plants (GMO) in animal nutrition	133/1
Rembeza J. — GMO and international grain prices	113/3
Rochalska M., Michalska A. — Sugary plants which are the source of sugar for human population	49/4
Rzekanowski Cz., Źarski J., Rolbiecki S., Zubala T. — Requirements, results and perspectives of plant irrigation on the areas characterized by distinct water deficits.	51/1
Siwulski M., Lisiecka J., Sobieralski K., Sas-Golak I., Jasińska A. — Biology, nutritional properties and cultivation of shiitake <i>Lentinula edodes</i> (BERK.) SING.	71/4
Skrzypczak E., Szulc K., Zaworska A. — Methods of the elimination of sexual boars odor	105/4
Smyda P. — Somatic fusion as a tool for introducing important agronomical traits from wild <i>Solanum</i> species to <i>S. tuberosum</i> L. genome.	7/3
Sobieralski K., Siwulski M., Lisiecka J., Jasińska A., Sas-Golak I. — Nameko mushroom (<i>Pholiota nameko</i>) – characteristics of the species and cultivation possibilities in Poland.	63/4
Sosin-Bzducha E., Strzetelski J. — Potential use of apiculture products as the feed additives in cattle nutrition	111/2
Syller J., Kaliciak A. — Wild growing plants as a natural source of potato viruses	21/2
Szulc K., Dolata W., Buczyński J.T., Skrzypczak E. — The Złotnicka Spotted breed as a raw material for the production of premium meat products	67/3
Szulc K., Skrzypczak E. — Organic plant production and ecological pig breeding	11/4
Świątek M., Lewandowska M., Bednarski W. — Importance of selecting lignocellulosic substrate pretreatment method with regard to bioethanol production efficiency.	109/1

- Świątek M., Lewandowska M., Bednarski W.** — The improvement of biotechnological processes applied in production of second generation ethanol from lignocellulosic raw materials 121/1
- Wenda-Piesik A.** — Entomopathogenic fungi of *Fusarium* sp. and their role in pest control 35/4

Chronicle

- Prices and scientific awards granted in 2011 by Division II – Biological and Agricultural Sciences, Polish Academy of Sciences — **Duszyński J.** 211/4
- 15th Symposium of European Weed Research Society (Kaposvár, Hungary, 12–15 July 2010) — **Dobrzański A.** 121/2
- Scientific awards granted in 2009 by Division V – Agricultural, Forestry and Veterinary Sciences, Polish Academy of Sciences — **Horubała A.** 147/1
- Conference on “New technologies in sustainable agriculture”, held in Kielce, on 10–11 March, 2011 — **Pawlak J., Seliga A.** 127/3

Book reviews and presentations

- Review of book: „Physical, Chemical and Biological Processes in Soils” L.W. Szajdak, A.K. Karabanov (Eds.), Published by Institute of Forest and Agriculture Biology Polish Academy of Sciences, Poznan, Poland 2010, 654 ss., ISBN 978-83-61607-56-4 — **Lipa J.J.** 123/3