

STEFAN PIETKIEWICZ

METODYKA PRAC DOŚWIADCZALNYCH I TECHNIKA OBLICZEŃ WE WSKAŹNIKOWEJ ANALIZIE WZROSTU ROŚLIN

EXPERIMENTAL AND CALCULATION TECHNIQUES IN GROWTH ANALYSIS OF PLANTS

Wstęp

W związku z coraz szerszym stosowaniem analizy wskaźnikowej do badań produktywności i do modelowania wzrostu roślin zachodzi potrzeba omówienia niektórych ważniejszych problemów metodycznych dotyczących uzyskiwania i opracowywania danych doświadczalnych. Chodzi tu przede wszystkim o zasady dokonywania zbiorów, oznaczania masy i powierzchni organów asymilacyjnych u zebranych roślin, a także obliczania wskaźników wzrostu w metodzie interwałowej i funkcyjnej. Szczególnego omówienia wymagają również konsekwencje stosowania w doświadczeniach różnych uproszczeń metodyki oraz niebezpieczeństwa związane z niewłaściwym wyborem sposobu obliczania wskaźników, co m.in. umożliwi krytyczną ocenę dotychczasowych prób modelowania wzrostu roślin. W związku z powyższymi zarysowanymi problemami będą omówione w niniejszym opracowaniu następujące zagadnienia: uzyskiwanie danych doświadczalnych (sposób pobierania wrób, dobór terminów zbiorów, itp.) oraz obliczanie podstawowych wskaźników wzrostu przy pomocy metod interwałowej i funkcyjnej.

Uzyskiwanie danych doświadczalnych

Doświadczenia do analizy wskaźnikowej powinny być zakładane zgodnie ze standardowymi metodami doświadczalnictwa rolniczego, jak np. metodą losowanych bloków, kwadratu łacińskiego, itp. Praktyczne wykonanie analizy polega zwykle na przeprowadzeniu kolejnych zbiorów roślin w możliwie regularnych i krótkich (zazwyczaj jedno- lub dwutygodniowych) odstępach czasu. U zebranych roślin określa się podstawowe wielkości (tzw. wartości pierwotne) potrzebne do analizy

wskaźnikowej: masę rośliny W i jej poszczególnych organów W_i oraz powierzchnię organów asymilacyjnych A .

W przypadku gdy jednorazowy, reprezentatywny zbiór materiału jest technicznie niewykonalny, stosuje się mało liczne zbiory w bardzo krótkich (2—3 dniowych) odstępach czasu, co umożliwi określenie przebiegu wzrostu średniej rośliny z populacji. Tego rodzaju podejście zostało wykorzystane z powodzeniem przy uzyskiwaniu wartości pierwotnych w tzw. funkcyjnej metodzie obliczania wskaźników wzrostu [18].

Ponieważ oznaczenie wartości pierwotnych podczas zbioru wymaga zwykle zniszczenia roślin, a zapewnienie dostatecznych ilości materiału roślinnego na okres całego doświadczenia nie zawsze jest możliwe, często pobiera się próby mało liczne i przez to nie dość reprezentatywne. Jeżeli jednak analiza wskaźnikowa jest stosowana w typowych wieloletnich doświadczeniach rolniczych, to zebrane w cyklu tych doświadczeń dane umożliwiają w następnych latach znaczne zmniejszenie wymaganej wielkości prób na podstawie dobrej znajomości cech średniej rośliny z populacji [37, 38, 39, 40, 54].

Jedną z metod doboru małej ilości roślin w próbie jest metoda łączenia roślin w pary [12]. Polega ona na doborze dwóch podobnych roślin, z których jedną bada się na początku określonego interwału czasowego, a drugą na końcu; jednocześnie czyni się założenie, że dalszy przebieg wzrostu tych roślin będzie jednakowy. Jest to błędne założenie, ponieważ dwa osobniki zbliżone wielkością w chwili wyboru mogą reprezentować zupełnie inną dynamikę wzrostu, znajdować się w różnych stadiach rozwojowych i w inny sposób rozdzielać wytworzoną biomasa pomiędzy poszczególne organy. Dlatego też należy unikać stosowania takiej „sztucznej” techniki uzyskiwania danych eksperymentalnych, chociaż niektórzy usiłują dowieść, że jest ona poprawna z punktu widzenia statystyki matematycznej [52].

Mimo że ze względu na stosowane w doświadczalnictwie i statystyce matematycznej schematy analizy danych wygodne jest zachowanie regularnych i dość krótkich odstępów czasu pomiędzy zbiorami, to jednak niekiedy odchodzi się od tej zasady i ilość zbiorów oraz ich terminy dostosowuje się do szybkości wzrostu analizowanych roślin. Przyjmuje się takie dopasowanie ilości i terminów zbiorów, aby w przebiegu wzrostu średniej rośliny z populacji zmienność materiału roślinnego wewnątrz próby nie zatarła różnic pomiędzy kolejnymi zbiorami. Takie podejście jest bardziej uzasadnione biologicznie niż utrzymywanie stałych odstępów czasowych pomiędzy zbiorami.

Przy uzyskiwaniu wartości pierwotnych zachodzi potrzeba właściwego wyboru miary wielkości rośliny. Mimo że Whitehead i Myerscough [56] uzasadnili, że najbardziej obiektywną miarą wielkości jest sucha masa rośliny, to często stosuje się również świeżą masę. Takie postępowanie wynika z trudności związanych z suszeniem materiału z dużych roślin (np. ziemniaka). Wobec tego należy zwrócić uwagę, że świeża masa podlega znacznie większej zmienności niż sucha, ze względu na sezonowe i dobowe wahania stopnia uwodnienia tkanek [11]. Może to stać się przyczyną niezgodnej z rzeczywistością interpretacji wyników.

Przy oznaczaniu suchej masy roślin często pomija się masę systemu korzenio-

Portrety botaników polskich — Marian Raciborski

Tytułem próby Redakcja Wiadomości Botanicznych rozpoczyna publikowanie cyklu reprodukcji portretów wybitnych botaników polskich. Zainteresowanych prosimy o nadsyłanie posiadanych reprodukcji z krótką informacją w układzie, jaki podano przy reprodukcjach.



Autor: Stachiewicz Piotr (ur. 29 X 1858 w Nowosiólkach Gościńnych, zm. 14 IV w Krakowie). Portret wykonany brudno-czerwoną kredką; tło utrzymane w tym samym kolorze, stąd postać jakby w nim zatoniona. Wymiary: 47 cm × 62,5 cm. Miejsce przechowywania: Instytut Botaniki PAN, ul. Lubicz 46, Kraków.

Portrety botaników polskich — Marian Raciborski

Raciborski Marian (ur. 1863 w Brzostowie koło Opatowa — zm. 1917 w Zakopanem (pochowany na tamtejszym Cmentarzu Zasłużonych)). Jeden z najwybitniejszych botaników polskich; twórca tzw. krakowskiej szkoły botanicznej, profesor Akademii Rolniczej w Dublanach, Uniwersytetu we Lwowie i Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie; organizator Instytutu Biologiczno-Botanicznego we Lwowie i Instytutu Botanicznego w Krakowie. Dyrektor Krakowskiego Ogrodu Botanicznego. Zapisał się trwale w nauce jako badacz większości grup roślin, pionier ochrony przyrody, twórca podstaw paleobotaniki w Polsce.



Autor: Bąkowski Jan (ur. 19 VI 1872 w Krakowie, zm. w 1934 tamże). Portret wykonany na płótnie farbami olejnymi. Wymiary: 70 cm × 84 cm. Miejsce przechowywania: Instytut Botaniki PAN, ul. Lubicz 46, Kraków.

wego, a niekiedy także masę organów zapasowych, np. bulw u ziemniaka [38] lub batata, ze względu na trudności techniczne (uciążliwe wykopywanie, przemywanie, itp.). Pominięcie systemu korzeniowego jest nieuzasadnione, ponieważ system ten nie tylko stanowi istotną część ogólnej masy rośliny, ale również odgrywa ważną rolę w samym procesie wzrostu. System korzeniowy w zależności od warunków środowiskowych (wilgotności, aeracji, zasobności podłoża, itp.) kształtuje się różnie i w związku z tym masa części nadziemnej ulega zmianom. Nieuwzględnienie udziału systemu korzeniowego w ogólnej masie rośliny przy obliczaniu podstawowego wskaźnika analizy wzrostu, to jest względnej szybkości wzrostu R , RGR daje biologicznie nieinterpretowalne wyniki.

Ponieważ powszechnie uważa się, że pominięcie systemu korzeniowego może być dopuszczalne w analizie wzrostu łanu, w przypadku gdy bada się tylko produktywność z jednostki powierzchni gruntu, wobec tego należy zwrócić uwagę, że także i tu przydaje się znajomość, choćby orientacyjna, masy i udziału systemu korzeniowego. Różnice, które występują pod tym względem mogą być zasadniczą przyczyną różnej produktywności roślin w łanach. W związku z tym ze względu na niemożność w wielu przypadkach dokładnego oznaczania często stosuje się w analizie łanu uproszczone metody szacowania świeżej i suchej masy korzeni [31, 41, 49].

Oznaczana w doświadczeniach powierzchnia organów asymilacyjnych rośliny A , głównie liści, stanowi przybliżoną miarę wielkości aparatu fotosyntetycznego [27, 32, 33, 42] podobnie jak i inne stosowane w analizie wskaźnikowej miary tej wielkości: zawartość chlorofilu w liściach, zawartość w nich azotu ogólnego, a nawet sucha masa liści [28]. Dokładna miara wielkości aparatu fotosyntetycznego nie jest jednak znana, ponieważ nie można określić ani tej części powierzchni lub masy asymilacyjnej, ani też tych cząsteczek chlorofilu, czy białka ogólnego, które uczestniczą bezpośrednio w procesie fotosyntezy. Stosunkowo najmniejsza pracochłonność oznaczania powierzchni organów asymilacyjnych sprawia, że jest to miara najbardziej wygodna i powszechnie stosowana; nie ma jednak żadnych innych poza praktycznymi przeciwwskazań w stosunku do pozostałych przybliżonych miar wielkości aparatu fotosyntetycznego.

Ponieważ jednak powierzchnia asymilacyjna wykazuje w próbie i pomiędzy poszczególnymi roślinami w próbie większą zmienność niż sucha masa [37, 38, 39], a w doświadczeniach zwykle oznacza się suchą masę wszystkich organów asymilacyjnych, to u dużych roślin najprościej jest wykorzystywać suchą masę tych organów, jako przybliżoną miarę wielkości aparatu fotosyntetycznego. Postępowanie takie jest tym bardziej uzasadnione, gdyż współczynnik zmienności bezpośrednio oznaczanej suchej masy wszystkich organów asymilacyjnych jest znacznie niższy niż współczynnik zmienności określanej pośrednio (na podstawie przeliczeń) powierzchni tych organów [38, 39].

Powierzchnia asymilacyjna użyta jako miara wielkości aparatu fotosyntetycznego roślin może być potrzebna w analizie wzrostu łanu, ze względu na występujący w niej wskaźnik pokrycia liściowego $LAI:L = A/P$, gdzie powierzchnia asymilacyjna A i gruntu P wyrażone są w takich samych jednostkach. W analizie wzrostu

łanu często poszukuje się optymalnej wartości wskaźnika pokrycia liściowego, tzn. takiej wartości LAI , przy której zachodzi najbardziej produktywna praca aparatu fotosyntetycznego roślin [9]. Należy jednak podkreślić, że i w tym przypadku ze względu na trudności techniczne nie mierzy się bezpośrednio powierzchni asymilacyjnej łanu, lecz poprzestaje najczęściej na jej oszacowaniu.

Obliczanie wskaźników wzrostu przy użyciu metody interwałowej

Występujące w literaturze wartości liczbowe wskaźników wzrostu są z reguły wartościami średnimi (średnie wskaźniki). Wartości chwilowe, które są określone przez definicję tych wskaźników, można obliczać tylko w przypadku znajomości funkcji opisujących przebieg wzrostu masy W i powierzchni organów asymilacyjnych A roślin. Na ogół jednak albo takie funkcje nie są znane, albo też technika ich dopasowywania do danych doświadczalnych jest bardzo pracochłonna.

Średnie wskaźniki wzrostu \bar{Y} oblicza się najczęściej na podstawie wzoru Fishera [14], będącego w rzeczywistości definicją wartości średniej:

$$\bar{Y} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} Y dt$$

przy założeniu, że Y jest funkcją ciągłą w przedziale (t_1, t_2) . Obliczenia te wykonuje się w poszczególnych interwałach czasowych ontogenezy (sezonu wegetacyjnego).

Zasady obliczania średnich szybkości wzrostu. Wzór Fishera [14] stosuje się bezpośrednio do obliczenia średniej absolutnej szybkości wzrostu rośliny \bar{G} , $\bar{G}\bar{R}$ i średniej szybkości wzrostu łanu \bar{C} , $\bar{C}\bar{G}\bar{R}$, w których to wskaźnikach występuje tylko sucha masa W :

$$\begin{aligned} \bar{G} &= \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} G dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{dW}{dt} dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{W_1}^{W_2} dW = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1}; \\ \bar{C} &= \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} C dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{P} \frac{dW_c}{dt} dt = \frac{1}{P(t_2 - t_1)} \int_{t_1}^{t_2} \frac{dW_c}{dt} dt = \\ &= \frac{1}{P(t_2 - t_1)} \int_{W_{c1}}^{W_{c2}} dW_c = \frac{W_{c2} - W_{c1}}{P(t_2 - t_1)} \end{aligned}$$

gdzie: $W_2 = W(t_2)$; $W_1 = W(t_1)$; $W_{c2} = W_c(t_2)$; $W_{c1} = W_c(t_1)$; P — powierzchnia gruntu.

Stosunkowo proste jest również obliczanie średniej względnej szybkości wzrostu \bar{R} , $\bar{R}\bar{G}\bar{R}$:

$$\bar{R} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} R dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{W_1}^{W_2} \frac{dW}{W} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

Ponieważ taki sam wzór otrzymuje się dla stałego wykładnika R gdyż w dowolnej chwili t_2 i t_1 :

$$W_2 = W_0 e^{Rt_2}; \quad W_1 = W_0 e^{Rt_1} \quad \text{gdzie: } W_0 = W(t_0)$$

czyli

$$W_2/W_1 = e^{R(t_2-t_1)} \text{ a po zlogarytmowaniu stronami:}$$

$$\ln W_2 - \ln W_1 = R(t_2 - t_1) \text{ i stąd } R = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1},$$

wobec tego często myli się oba pojęcia: średniej wartości względnej szybkości wzrostu \bar{R} i wykładnika we wzroście wykładniczym R ; są one tożsame jedynie w przypadku wzrostu wykładniczego, na co zwrócił uwagę m. in. Radford [46]. W związku z tym trzeba podkreślić, że oprócz różnicy we wzorach R i \bar{R} istnieje również różnica w graficznym przedstawieniu obu tych wielkości. Na wykresach przedstawiających przebieg zmian omawianych wskaźników w czasie wartość średniej względnej szybkości wzrostu jest zwykle zaznaczana jako punkt w środku przedziału (t_1, t_2) w przypadku innego poza wykładniczym wzrostu, natomiast w przypadku gdy zakłada się, że wzrost zachodzi wykładniczo, wartość ta jest zaznaczona jako odcinek, ponieważ jako równa wykładnikowi R jest ona taka sama w każdym punkcie przedziału.

Zasady obliczania średniej jednostkowej produktywności liści \bar{E} , \overline{ULR} i średniej jednostkowej produktywności liści łąnu \bar{E}_c , \overline{ULR}_c . Obliczanie średnich jednostkowych produktywności liści \bar{E} i \bar{E}_c przy pomocy wzoru Fishera [14]:

$$\bar{E} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} E dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{A} \frac{dW}{dt} dt,$$

które zostanie omówione na przykładzie średniej jednostkowej produktywności liści \bar{E} , \overline{ULR} , jest nieco bardziej skomplikowane, ponieważ powyższe równanie można scałkować tylko wtedy, gdy znana jest bezpośrednio zależność pomiędzy W i A , albo zależności $W(t)$ i $A(t)$. Często zakłada się *a priori*, że zależność pomiędzy W i A jest liniowa lub kwadratowa, co w większości przypadków prowadzi do poważnych błędów w obliczaniu średniej jednostkowej produktywności liści, na co wskazali m. in. Williams [57] i Evans [11]. Przy bardzo dużych różnicach pomiędzy zależnościami zakładaną *a priori* i stwierdzoną empirycznie, błąd oznaczenia wynikający z użycia niewłaściwego wzoru może wynieść ok. 20%. Wobec tego zawsze należy ustalić uprzednio, choćby graficznie, charakter tej zależności, w celu uniknięcia aż tak dużych błędów.

Przyjmując, że W jest dowolną funkcją A można wzór Fishera przedstawić następująco:

$$\bar{E} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{A} \frac{dW dA}{dA dt} dt$$

W przypadku zależności liniowej pomiędzy W i A , tzn. gdy $W = k + bA$:

$$\bar{E} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{A} b \frac{dA}{dt} dt = \frac{1}{t_2 - t_1} b \int_{A_1}^{A_2} \frac{dA}{A} = \frac{b}{t_2 - t_1} (\ln A_2 - \ln A_1)$$

gdzie: $A_2 = A(t_2)$; $A_1 = A(t_1)$.

Jeżeli dane są wartości A_1 , A_2 , W_1 i W_2 na końcach przedziału, to można przedstawić b jako:

$$\frac{W_2 - W_1}{A_2 - A_1}, \text{ a zatem: } \bar{E} = \frac{W_2 - W_1}{A_2 - A_1} \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{t_2 - t_1}$$

Wzór ten obejmuje również (jako szczególne przypadki zależności liniowej W i A) sytuacje, gdy A i W zmieniają się liniowo oraz gdy W i A rosną wykładniczo, ale tylko z tym samym wykładnikiem [46, 28, 27].

Graficzna metoda Williamsa [57] wyznaczania średniej jednostkowej produktywności liści oparta jest również na założeniu liniowej zależności pomiędzy W i A w przedziałach, z tym że stosuje się ją jedynie w przypadku, gdy W i A rosną liniowo w tych przedziałach. Williams dysponując danymi doświadczalnymi ze zbiorów w odstępach dwutygodniowych użył metody interpolacji liniowej, aby otrzymać wartości W i A w 2-dniowych odstępach czasu. Na podstawie wykreślonych odręcznie i wygładzonych krzywych wzrostu suchej masy rośliny oraz powierzchni jej organów asymilacyjnych określił wartości W i A . Otrzymane w ten sposób dane podstawił do wzoru wyrażającego średnią wartość jednostkowej produktywności liści dla zależności liniowej W i A . Często zapomina się o tym fakcie i stąd zrodziło się wśród niektórych badaczy błędne przekonanie, że w metodzie graficznej Williamsa charakter zależności między W i A nie odgrywa roli, a Nečas [38, 39] sugeruje nawet (nieuzasadnienie), że w tym przypadku wystarczy posłużyć się dowolnym wzorem typu: $\bar{E} = \frac{W_2 - W_1}{A(t_2 - t_1)}$.

W przypadku zależności kwadratowej pomiędzy W i A , (tj. gdy $W = k + bA^2$ przy założeniu, że współczynnik a tej paraboli jest równy 0) przyrost masy w stosunku do przyrostu powierzchni asymilacyjnej jest funkcją liniową $\frac{dW}{dA} = 2bA$. Jeżeli dane są wartości A_1 , A_2 , W_1 i W_2 na końcach przedziału, to po rozwiązaniu układu równań:

$$\begin{aligned} W_1 &= k + bA_1^2 \\ W_2 &= k + bA_2^2 \end{aligned}$$

otrzymuje się

$$b = \frac{W_2 - W_1}{A_2^2 - A_1^2} \quad \text{czyli} \quad \frac{dW}{dA} = \frac{2A(W_2 - W_1)}{A_2^2 - A_1^2}$$

Stąd po wyłączeniu we wzorze na średnią jednostkową produktywność liści stałej $2 \frac{W_2 - W_1}{A_2^2 - A_1^2}$ przed znak całki dostaje się:

$$\begin{aligned} \bar{E} &= \frac{1}{t_2 - t_1} \frac{2(W_2 - W_1)}{A_2^2 - A_1^2} \int_{A_1}^{A_2} \frac{1}{A} A dA = \frac{1}{t_2 - t_1} \frac{2(W_2 - W_1)}{A_2^2 - A_1^2} \int_{A_1}^{A_2} dA = \\ &= \frac{1}{t_2 - t_1} \frac{2(W_2 - W_1)}{A_2^2 - A_1^2} (A_2 - A_1) = \frac{2}{t_2 - t_1} \frac{W_2 - W_1}{A_2 + A_1} \end{aligned}$$

Wzór wyrażający średnią jednostkową produktywność liści w przypadku liniowej zależności pomiędzy W i A , i wzór wyrażający tę produktywność w przypadku kwadratowej zależności pomiędzy W i A są najczęściej wykorzystywanymi wyrażeniami do obliczania średniej wartości *ULR*. Często jednak są one stosowane niewłaściwie, bez uwzględnienia charakteru zależności pomiędzy W i A i w związku z tym trzeba omówić przyczyny tych błędnych zastosowań.

Twórcy analizy wskaźnikowej Briggs i wsp. [2, 3] oraz Gregory [17], a także późniejsi kontynuatorzy Ashby [1], Watson i Baptiste [55] obliczając wskaźniki, jednostkową produktywność liści i względną szybkość wzrostu odnosili przyrost suchej masy w przedziale (t_1, t_2) do średniej masy \bar{W} lub powierzchni asymilacyjnej \bar{A} rośliny. Zakładali przy tym, że w danym przedziale wzrost masy lub powierzchni przebiegał w sposób wykładniczy albo liniowy; czyli np. średnia sucha masa:

$\bar{W}_2 = \frac{W_2 - W_1}{\ln W_2 - \ln W_1}$ w pierwszym przypadku i $\bar{W} = \frac{W_1 + W_2}{2}$ w drugim. W ten sposób uzyskano m. in. poprawne, zgodne ze wzorem Fishera wyrażenie $\bar{R} = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$ średniej względnej szybkości wzrostu dla wzrostu wykładniczego oraz

równie poprawne, choć nie mieszczące się w zakresie objętym przez wzór Fishera wyrażenie tego wskaźnika dla wzrostu liniowego $\bar{R} = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \frac{2}{W_2 + W_1}$. Podobnie

otrzymano wyrażenia średniej jednostkowej produktywności liści $\bar{E} = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \times$

$\times \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{A_2 - A_1}$ w przypadku wykładniczego wzrostu powierzchni asymilacyjnej oraz

$\bar{E} = \frac{2(W_2 - W_1)}{A_2 + A_1}$ w przypadku liniowego jej wzrostu, przy czym przedział $t_2 - t_1$

stanowił określoną jednostkę czasu (np. tydzień).

Powyższe wzory oparte są jednak na odmiennych założeniach niż dopiero co wyprowadzone wyrażenia, określające średnią jednostkową produktywność liści. W przypadku wzrostu wykładniczego proponuje się wzór, który jest uzasadniony tylko dla zależności liniowej pomiędzy W i A , a w przypadku wzrostu liniowego wzór, który ma sens tylko dla zależności kwadratowej między W i A . Sprawę do-

datkowo skomplikował Coombe [6], który porównał wyniki uzyskane obydwoma metodami i opracował tabelę procentowych różnic $\frac{E_1 - E_2}{E_2}$ jako funkcji A_2/A_1 .

Cytowany autor przyjął przy tym za E_2 prostszy jego zdaniem wzór, odnoszący się do zależności kwadratowej. Zauważył przy tym również, że dopóki przy posługiwaniu się wzorem E_2 występuje nie większe niż dwukrotne zwiększenie powierzchni organów asymilacyjnych między zbiorami, dopóty błąd oznaczenia wynikający z niewłaściwego wyboru metody obliczeń średniej wartości ULR można pominąć.

W rzeczywistości to, który z tych dwóch wzorów jest prawidłowy zależy od przyjętej definicji średniej jednostkowej produktywności liści, zgodnie z którą oblicza się średnią wartość funkcji. Jeżeli oblicza się wartość średnią zgodnie z wzorem Fishera, to obowiązują przede wszystkim założenie o określonej zależności pomiędzy W i A i obliczenie średniej wartości funkcji E . Nie wolno wówczas stosować rozbicia jednostkowej produktywności liści na stosunek przyrostu dW/dt do średniej powierzchni organów asymilacyjnych \bar{A} w określonym interwale czasowym. Błąd w tym przypadku polega na niewłaściwie zastosowanym twierdzeniu, że całka z ilorazu równa się ilorazowi całek, bowiem:

$$\bar{E} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{A} \frac{dW}{dt} dt = \frac{W_2 - W_1}{A_2 - A_1} \frac{\ln A_2 - \ln A_1}{t_2 - t_1}$$

(całka z funkcji E ; zależność W i A liniowa, wzrost W i A liniowy) nie równa się:

$$\bar{E} = \frac{\frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{dW}{dt} dt}{\frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} A dt} = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \frac{2}{A_2 + A_1}$$

(iloraz całek; wzrost W dowolny, wzrost A liniowy, zależność W i A dowolna)

(Całkę w liczniku wyrażenia na \bar{E} oblicza się podobnie jak funkcję \bar{G} , natomiast całkę w mianowniku analogicznie do wyprowadzonej dalej funkcji \bar{F}).

Warto w tym miejscu dodać, że na podobnym rozumowaniu, że całka z ilorazu równa się ilorazowi całek została także błędnie oparta metoda obliczania innej ważnej wielkości analizy wzrostu: średniej wartości wskaźnika ulistnienia rośliny [43].

Ponieważ zależność kwadratowa pomiędzy W i A jest szczególnym przypadkiem zależności $W = k + bA^a$, to Evans i Hughes [12] zaproponowali uogólniony wzór, przydatny do obliczania średniej wartości ULR dla dowolnego a , z wyłączeniem przypadku, gdy $a = 1$. W przypadku gdy $W = k + bA^a$, to $\frac{dW}{dA} = abA^{a-1}$,

a stąd:

$$\begin{aligned}\bar{E} &= \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{1}{A} \frac{dW}{dA} \frac{dA}{dt} dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{A_1}^{A_2} \frac{1}{A} abA^{a-1} \frac{dA}{dt} dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{A_1}^{A_2} abA^{a-2} dA = \\ &= \frac{1}{t_2 - t_1} ab \left[\frac{1}{a-1} A^{a-1} \right]_{A_1}^{A_2} = \frac{1}{t_2 - t_1} ab \left(\frac{1}{a-1} A_2^{a-1} - \frac{1}{a-1} A_1^{a-1} \right)\end{aligned}$$

Z zależności $W = k + bA^a$ dla danych wartości A_1 , A_2 , W_1 i W_2 na końcach przedziału wynika:

$$\begin{aligned}W_2 &= k + bA_2^a \\ W_1 &= k + bA_1^a\end{aligned}$$

$W_2 - W_1 = b(A_2^a - A_1^a)$, stąd $b = \frac{W_2 - W_1}{A_2^a - A_1^a}$, zatem po podstawieniu b do wzoru wyrażającego średnią jednostkową produktywność liści otrzymuje się:

$$\bar{E} = \frac{1}{t_2 - t_1} \frac{a}{a-1} \frac{W_2 - W_1}{A_2^a - A_1^a} (A_2^{a-1} - A_1^{a-1})$$

Wzór ten stosowany jest bardzo rzadko, z uwagi na pracochłonność obliczania a dla konkretnego materiału eksperymentalnego [39, 40]. **Zasady obliczania średniego wskaźnika ulistnienia rośliny i średniego wskaźnika pokrycia liściowego.** Nieco prościej niż w przypadku jednostkowej produktywności liści oblicza się średni wskaźnik ulistnienia rośliny \bar{F} , $\bar{L}\bar{A}\bar{R}$. Jednak aby można było wykonać całkowanie równania:

$$\bar{F} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} F dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{A}{W} dt$$

musi być znana zależność $\frac{A}{W}(t)$ lub muszą być znane obie zależności $A(t)$ i $W(t)$.

Radford [46] zauważył, że najczęściej przy obliczaniu średniej wartości tego wskaźnika zakłada się, że zależność wskaźnika ulistnienia rośliny od czasu jest liniowa, czyli że $\frac{A}{W} = a + bt$. W takim przypadku:

$$\begin{aligned}\bar{F} &= \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} (a + bt) dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \left[at + \frac{1}{2} bt^2 \right]_{t_1}^{t_2} = \frac{1}{t_2 - t_1} \left[a(t_2 - t_1) + \frac{1}{2} b(t_2^2 - t_1^2) \right] = \\ &= \frac{t_2 - t_1}{t_2 - t_1} \left[a + \frac{1}{2} b(t_2 + t_1) \right] = a + \frac{1}{2} bt_2 + \frac{1}{2} bt_1 = \left[\left(\frac{1}{2} a + \frac{1}{2} bt_2 \right) + \left(\frac{1}{2} a + \frac{1}{2} bt_1 \right) \right] = \\ &= \frac{1}{2} [(a + bt_2) + (a + bt_1)] = \frac{1}{2} \left[\frac{A}{W}(t_2) + \frac{A}{W}(t_1) \right] = \frac{1}{2} (F_2 + F_1)\end{aligned}$$

Niekiedy usiłuje się obliczać ten wskaźnik bezpośrednio na podstawie zależności Briggsa i wsp. [2, 3]. Wobec tego trzeba przypomnieć, że takie postępowanie jest dopuszczalne tylko w przypadku, gdy wzrost W i A przebiega wykładniczo, a wykładniki są sobie równe. Oznacza to jednocześnie stałość wskaźnika ulistnienia rośliny w przedziale (t_1, t_2) .

Średni wskaźnik pokrycia liściowego \bar{L} , \bar{LAI} oblicza się podobnie jak wskaźnik ulistnienia rośliny, tj.

$$\bar{L} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} L dt = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \frac{A_c}{P} = \frac{1}{2} (L_2 + L_1).$$

Należy jednak pamiętać, że wskaźnik LAI powstaje zawsze z podzielenia powierzchni asymilacyjnej łanu A_c przez stałą powierzchnię gruntu, na której rósł łan i w związku z tym wartość średnia nie jest tożsama, jak niekiedy się sądzi, ze średnią powierzchnią asymilacyjną łanu.

Obliczanie wskaźników wzrostu przy użyciu metody funkcyjnej

Oprócz średnich wskaźników obliczanych dla poszczególnych interwałów czasowych można również określać wskaźniki chwilowe [11, 18, 46, 50, 53]. Wskaźniki te oblicza się w określonych momentach ontogenezy (sezonu wegetacyjnego). Podejście to ma wiele zalet, m.in. nie musi być w tym przypadku znana *a priori* zależność pomiędzy suchą masą W i powierzchnią organów asymilacyjnych A , łatwiejsze jest opracowanie statystyczne wyników doświadczeń, itp. Wymaga ono jednak właściwego dobrania (określenia) postaci funkcji $W = f(t)$ i $A = f(t)$. Najczęściej dobre dopasowanie takich funkcji do danych doświadczalnych osiąga się stosując metodę najmniejszych kwadratów, po przekształceniu danych umożliwiających linearyzację funkcji [25]. Mimo że funkcje dopasowywane do danych doświadczalnych mogą być różne, to jednak istotne braki wszystkich stosowanych funkcji sprawiają, że jak dotąd podejście funkcyjne, które w założeniu [46, 53] miało być lepsze od metody interwałowej, nie może jej zastąpić.

Funkcje wielomianowe typu $y = a + bt + ct^2 + \dots$ i funkcje wykładnicze typu $y = \exp(a + bt + ct^2 + \dots)$ są najczęściej używanymi w statystyce matematycznej i w biometrii funkcjami aproksymującymi dane doświadczalne dotyczące wzrostu. Na podstawie wielu prac [4, 19, 23, 27, 28, 29, 44, 46, 51] ustalono, że dane eksperymentalne o małej (homogenicznej) zmienności należy przybliżać przy pomocy wielomianów wysokich stopni, natomiast dane o dużej (heterogenicznej) zmienności przy pomocy wielomianów drugiego lub trzeciego stopnia. Metody dopasowywania takich funkcji, z wykorzystaniem elektronicznej techniki obliczeniowej można znaleźć w licznych podręcznikach metod statystycznych.

Zasadę obliczania chwilowych wskaźników w przypadku funkcji wielomiano-

wych dość dobrze ilustrują najprostsze funkcje, użyte przez Vernona i Allisona [53].

$$\begin{aligned} \text{Jeżeli} \quad W &= a + bt + ct^2 \\ A &= a' + b't + c't^2 \end{aligned}$$

to

$$\begin{aligned} R &= \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} = \frac{b + 2ct}{a + bt + ct^2} \\ E &= \frac{1}{A} \frac{dW}{dt} = \frac{b + 2ct}{a' + b't + c't^2} \end{aligned}$$

oraz

$$F = \frac{A}{W} = \frac{a' + b't + c't^2}{a + bt + ct^2}$$

Nieco inaczej oblicza się wskaźniki chwilowe dla funkcji wykładniczych, w których wykładniku jest wielomian, a które najczęściej występują w postaci $\ln y = a + bt + ct^2 + dt^3 + \dots$ [13, 18, 51]. Z powyższej funkcji wyznacza się bowiem na podstawie równania różniczkowego $\frac{d(\ln y)}{dt} = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}$ względną szybkość wzrostu $R = b + 2ct + 3dt^2 + \dots$. Początkowa względna szybkość wzrostu wynosi wówczas b , natomiast człon $2ct + 3dt^2 + \dots$ określa jej zmiany w czasie [7, 34, 35, 36].

Często dopasowanie wielomianów do danych doświadczalnych okazuje się niezadowolające, ponieważ użyta funkcja zniekształca istotnie rzeczywisty przebieg wzrostu. Może ona np. wykazywać ekstrema i punkty przegięcia dla wartości istotnie różniących się od danych empirycznych. Zastosowanie wielomianów może czasami do tego stopnia „wygładzić” dane eksperymentalne (przebieg wzrostu), że dane odczytane z użytych funkcji wykazują inny charakter niż w rzeczywistości. Jest tak w istocie, mimo że bardzo wysokie wartości wskaźników współczynnika korelacji (zbliżone do 1) lub współczynnika determinacji (zbliżone do 100%) pozornie świadczą o dobrym dopasowaniu tej funkcji [10, 11, 16, 20]. Zatem należy sobie zdawać sprawę, że w przypadku niezadowolającego dobrania funkcji, również i obliczone na jej podstawie wskaźniki nie charakteryzują właściwie wzrostu.

Ponieważ nie zawsze udaje się dokładne dopasowanie funkcji z określonej klasy do danych, Richards [48] zaproponował podzielenie przebiegu wzrostu w trakcie ontogenezy na kolejne odcinki, które przybliżyć się osobno, każdy przy użyciu innej funkcji tej klasy. Następnie Hunt i Parsons [21, 22] rozwijając tę ideę zastosowali do opisu wzrostu roślin tzw. metodę „ β -spline” [8], polegającą na dopasowywaniu wielomianów do kolejnych fragmentów krzywej wzrostu, wyróżnionych przy użyciu metod statystycznych. Ważne przy tym jest, aby dopasowane wielomiany (najczęściej trzeciego stopnia) dawały gładkie przejścia (tzn. aby posiadały pierwsze dwie pochodne) w punkcie, gdzie owe fragmenty stykają się ze sobą (w tzw. węzle). Dobre dopasowanie ciągu takich funkcji do danych doświadczalnych dotyczących przebiegu wzrostu w ciągu całej ontogenezy osiąga

się, zdaniem cytowanych autorów, przy wprowadzeniu 2—3 takich węzłów. Dalsze zwiększanie ilości węzłów nie prowadzi już do istotnego zmniejszenia tzw. zmienności resztovej.

Funkcje inne niż wielomiany, które stosuje się do aproksymacji danych dotyczących wzrostu roślin są różne, a przeglądy takich funkcji znajdują się m. in. w opracowaniach Fiedlera i Thomasiusa [13], Richardsa [48], Květa i wsp. [27, 29], Kuzmiczewa [26], Karmanowej [24], Hunta [19, 20] oraz Żelawskiego i Lecha [59]. Wymienione we wspomnianych pracach funkcje stosowane tylko jako empiryczne sposoby przybliżania danych mogą okazać się czasami nawet bardziej przydatne od wielomianów [51], gdyż zawierają mniej parametrów niż wielomiany. Dopasowanie tych funkcji do danych doświadczalnych oraz obliczanie wskaźników wzrostu dla nich jest z reguły jednak bardziej skomplikowane niż w przypadku wielomianów, np. ze względu na trudności linearyzacji, chociaż dla niektórych funkcji zaproponowano nawet pierwsze programy ich dopasowywania [5, 15] oraz obliczania wskaźników wzrostu, a Richards [47, 48] oraz Żelawski i Lech [58, 59] podali również wyrażenie względnej szybkości wzrostu $(RGR)R = -\frac{1}{W} \frac{dW}{dt}$ dla niektórych bardziej znanych funkcji.

Podsumowanie

1. W doświadczeniach do analizy wzrostu stosuje się często różne uproszczenia metodyki, które w założeniu mają umożliwić zasadniczą redukcję ilości materiału i pracochłonności doświadczenia. Należy jednak podkreślić, że uproszczenia te (np. technika łączenia roślin w pary, stosowanie świeżej zamiast suchej masy, pomijanie udziału systemu korzeniowego, itp.) mogą stać się przyczyną uzyskiwania wyników analizy wskaźnikowej, które są potem bardzo trudne do poprawnej interpretacji.

2. Przy obliczaniu wskaźników wzrostu należy pamiętać, że:

a) w metodzie interwałowej oblicza się zawsze wartość średnią funkcji R , E , F , C , G , L określonej w przedziale (t_1, t_2) , a nie stosunek średnich wartości przyrostu suchej masy i samej powierzchni (lub masy) w tym przedziale; w przypadku obliczania średnich jednostkowych produktywności liści \bar{E} , \bar{E}_c oraz średniego wskaźnika ulistnienia rośliny należy zawsze brać pod uwagę charakter zależności pomiędzy W i A i zastosować odpowiedni wzór. Odejście od powyższych zasad jest przyczyną dużych błędów (ok. 20%) w oznaczeniach;

b) w metodzie funkcyjnej oblicza się wskaźniki chwilowe na podstawie właściwie dobranych funkcji (zwykle są to wielomiany) opisujących przebieg wzrostu rośliny; unika się w tym przypadku potrzeby znajomości *a priori* zależności pomiędzy W i A przy obliczaniu wartości ULR i LAR . Ryzykuje się jednak, że wskaźniki będą błędne w przypadku niezadowolającego dobrania funkcji.

LITERATURA

- [1] Ashby E. 1937. Studies in the inheritance of physiological characters. III. Hybrid vigour in the tomato. Part I. Manifestations of hybrid vigour from germination to the onset of flowering. *Ann. Bot.* NS 2, 11.
- [2] Briggs C. E., Kidd R., West C. 1920. A quantitative analysis of plant growth. Part I. *Ann. Appl. Biol.* 7, 103—123.
- [3] Briggs C. E., Kidd R., West C. 1920. A quantitative analysis of plant growth. Part II. *Ann. Appl. Biol.* 7, 202—223.
- [4] Buttery B. R., Buzzell R. I. 1974. Evaluation of methods used in computing net assimilation rate of soybeans (*Glycine max*) L. (Merrill). *Crop Sci.* 14, 41—44.
- [5] Causton D. R. 1969. A computer program for fitting the Richards function *Biometrics* 25, 401—409.
- [6] Coombe D. R. 1960. An analysis of the growth of *Trema guineensis*. *J. Ecol.* 48, 219—231.
- [7] Cowan I. R., Milthorpe F. L. 1968. Physiological responses in relation to the environment within the plant cover. W: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. *Proc. of the Copenhagen Symp.* ed. F. Eckardt. Paris UNESCO, 107—130.
- [8] Cox M. G. 1972. The numerical evaluation of B-splines. *J. Inst. Maths. Appl.* 10, 134—149.
- [9] Donald C. M. 1961. Competition for light in crop and pastures. W: Mechanisms in biological competition. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 15, 282—313.
- [10] Erickson R. O. 1976. Modeling of plant growth. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 27, 407—434.
- [11] Evans G. C. 1972. The quantitative analysis of plant. Blackwell scientific publications. Oxford—London—Edinburg—Melbourne. 734 pp.
- [12] Evans G. C., Hughes A. P. 1962. Plant growth and aerial environment. III. On the computation of the unit leaf rate (NAR). *New Phytol.* 61, 322—327.
- [13] Fiedler H. J., Thomasius H. 1967. Mathematische Formulierungen des Wachstums. W: Geholzphysiologie. eds. H. Lyr, H. Polster, H. J. Fiedler. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 379—396.
- [14] Fisher R. A. 1920. Some remarks on the methods formulated in a recent article on „the quantitative analysis of plant growth”. *Ann. Appl. Biol.* 7, 367—372.
- [15] Fresco F. L. M. 1973. A model for plant growth. Estimation of the parameters of the logistic function. *Acta Bot. Neerl.* 22, 486—489.
- [16] Gold H. J. 1977. Mathematical modeling of biological systems. An introductory guidebook. John Wiley and sons. New York—London—Sidney—Toronto, 357 pp.
- [17] Gregory F. G. 1926. The effect of climatic conditions on the growth of barley. *Ann. Bot.* 40, 1—26.
- [18] Hughes A. P., Freeman P. R. 1967. Growth analysis using frequent small harvests. *J. appl. Ecol.* 4, 553—560.
- [19] Hunt R. 1978. Plant growth analysis. *Studies in biology* no 96. Edward Arnold. London 67 pp.
- [20] Hunt R. 1979. Plant growth analysis: the rationale behind the use of the fitted mathematical functions. *Ann. Bot.* 43, 245—249.
- [21] Hunt R., Parsons I. T. 1974. A computer program for deriving growth functions in plant growth analysis. *J. appl. Ecol.* 11, 297—307.
- [22] Hunt R., Parsons I. T. 1977. Plant growth analysis: further applications of a recent curve-fitting program. *J. appl. Ecol.* 14, 965—968.
- [23] Hurd R. G. 1977. Vegetative plant growth analysis in controlled environments. *Ann. Bot.* 41, 779—787.
- [24] Karmanova I. V. 1976. Matematicheskie metody izuchenia rosta i produktivnosti rastenii. *Izd. Nauka. Moskva* 222 pp.
- [25] Kranz J. 1978. Epidemics of plant diseases. *Ecol. Studies* 13.
- [26] Kuzmiczew W. W. 1977. Zakonomiornosti rosta derewostojew. *Izd. Nauka. Nowosybirsk* 158 pp.
- [27] Květ J., Marshall J. K. 1971. Assesment of leaf area and other assimilating plant surfaces. W: *Plant Photosynthetic Production-Manual of methods IBP/PP.* eds. Z. Šestak, J. Čatsky and P. G. Jarvis. Dr W. Junk. N. V. Publishers. The Hague 517—555.
- [28] Květ J., Nečas J., Šetlik I., Smetankova M. 1966. Hodnočeni produktivity rostlin a porostů metodami růstove analýsý. W: *Metody studia fotosyntheticke produkce rostlin.* eds. Z. Šestak, J. Čatsky et al. Praha *Academica*, 105—152.

- [29] Květ J., Ondok J. P., Nečas J., Jarvis P. G. 1971. Methods of growth analysis. W: Plant Photosynthetic Production-Manual of methods IBP/PP. eds. Z. Šestak, J. Čatsky and P. G. Jarvis, Dr W. Junk. N. V. Publishers. The Hague 343—391.
- [30] Leopold A. C., Kriedemann P. E. 1975. Plant growth and development. Mc Graw Hill.
- [31] Lieth H. 1968. The determination of plant dry matter production with special emphasis on the underground parts. W: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proc. of the Copenhagen Symp. ed. F. Eckardt. Paris UNESCO, 179—186.
- [32] Marshall J. K. 1968. The photographic-photoelectric planimeter combination method for leaf area measurement. *Photosynthetica* 2, 1—9.
- [33] Marshall J. K. 1968. Methods for leaf area measurement of large and small leaf samples. *Photosynthetica* 2, 41—47.
- [34] Milthorpe F. L. 1961. The nature and analysis of competition between plants of different species. W: Mechanism in biological competition. Symp. Soc. Exp. Biol. 15, 330—356.
- [35] Milthorpe F. L. 1962. The relative importance of the different physiological processes in the determination of yield. W: Fragen der Pflanzenzucht und Pflanzenphysiologie. Tagungsberichte DALW. 48, 11—19.
- [36] Milthorpe F. L. 1963. Some aspects of plant growth- an introductory survey. W: The growth of the potato. Proc. 10th Easter Sch. Agric. Sci. Univ. Nottingham. eds. F. L. Milthorpe and J. Ivins. 3—16.
- [37] Nečas J. 1962. Beziehung der kartoffelblattfläche zur trockensubstanz produktion. W: Fragen der Pflanzenzucht und Pflanzenphysiologie. Tagungsberichte DALW 48, 79—93.
- [38] Nečas J. 1965. Application of growth analysis to potatoes in field culture and some specific features of potato growth. *Biol. Plant.* 7, 180—193.
- [39] Nečas J. 1966. Možnosti využití růstové analytických charakteristik v analýze struktury komplexního znaku „vynosový výkon bramborových odrud“. *Rostl. Vyr.* 12, 759—778.
- [40] Nečas J., Zrůst J., Haškova B. 1966. Růstová analýza jako metoda hodnocení produktivity brambor při vytveření jejich biologického a hospodářského výnosu. *Ved. Prace VUB w Havl. Brode* 3, 33—57.
- [41] Newbould P. J. 1968. Methods of estimating root production. W: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. Proc. of the Copenhagen Symp. ed. F. Eckardt. Paris UNESCO 187—190.
- [42] Ničiporovic A. A., Strogonova L. E., Čmora C. N., Vlasova M. P. 1961. Fotosintetická dejatelnost rastenii v posevakh. *Izd. AN SSR Moskva.*
- [43] Ondok J. P. 1971. Calculation of mean leaf area ratio in growth analysis. *Photosynthetica* 5, 269—271.
- [44] Partykova E., Zrůst J. 1977. Vypočet růstové analytických charakteristik pomocí vyrovnaných růstových křivek u bramboru. *Ved. Prace VaSUB v Havl. Brode* 6, 9—18.
- [45] Prodan M. 1961. *Forstliche Biometrie.* BLV Verlagsgesellschaft. München—Bonn—Wien 432 pp.
- [46] Radford P. J. 1967. Growth analysis formulae-their use and abuse. *Crop Sci.* 7, 171—175.
- [47] Richards F. J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. exp. Bot.* 10, 290—300.
- [48] Richards F. J. 1969. The quantitative analysis of growth. W: *Plant Physiology-a treatise.* VA. Analysis of growth: behaviour of plants and their organs. ed. F. C. Steward, Academic Press. New York—London, 3—76.
- [49] Schuurman J. J., Goedewaagen M. A. J. 1970. Methods for the examination of root systems and roots. PUDOC, Wageningen.
- [50] Sivakumar M. V. K., Shaw R. H. 1978. Methods of growth analysis in field grown soya beans (*Glycine max*) L. (Merrill). *Ann. Bot.* 42, 213—222.
- [51] Venus J. C., Causton D. R. 1979. Plant growth analysis: the use of the Richards function as an alternative to polynomial exponentials. *Ann. Bot.* 43, 623—632.
- [52] Venus J. C., Causton D. R. 1979. Plant growth analysis: a re-examination of the methods of calculation of relative growth and net assimilation rates without using fitted functions. *Ann. Bot.* 43, 633—638.
- [53] Vernon A. J., Allison J. C. S. 1963. A method of calculating net assimilation rate. *Nature, Lond.* 200, 814.

- [54] Watson D. J. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf between species and varieties, and within and between years. *Ann. Bot.* NS 11, 41—76.
- [55] Watson D. J., Baptiste E. C. D. 1938. A comparative physiological study of sugar-beet and man-gold with respect to growth and sugar accumulation. I. Growth analysis of the crop in the field. *Ann. Bot.* NS 2, 437—480.
- [56] Whitehead F. H., Myerscough P. J. 1962. Growth analysis of plants. The ratio of mean relative growth rate to mean relative rate of leaf area increase. *New Phytol.* 61, 314—321.
- [57] Williams R. F. 1946. The physiology of plant growth with special reference to the concept of net assimilation rate. *Ann. Bot.* NS 10, 41—72.
- [58] Żelawski W., Lech A. 1979. Growth function characterizing dry matter accumulation of plants. *Bull. Acad. Pol. Sci. ser. biol.* 27, 675—681.
- [59] Żelawski W., Lech A. 1980. Logistic growth functions and their applicability for characterizing dry matter accumulation of plants. *Acta Physiol. Plant.* 2, 187—194.

Dr Stefan Pietkiewicz
Instytut Biologii Roślin SGGW-AR,
ul. Rakowiecka 26, 30, 02-528 Warszawa