

Genetyczna i ekologiczna interpretacja występowania różnych typów fluktuacji gęstości drewna wewnątrz słoja u modrzewia europejskiego (*Larix decidua* Mill.)

Marcin Klisz, Szymon Jastrzębowski, Joanna Ukalska, Piotr Wrześniński

Abstrakt. Ubogi stan wiedzy dotyczącej genetycznego podłoża wytwarzania fluktuacji gęstości słoja rocznego pod wpływem czynników stresowych skłonił autorów do podjęcia próby weryfikacji teorii o plastyczności reakcji na czynniki stresowe, wyrażającej się anomaliami we wzroście promieniowym, które mają podłoże genetyczne. W tym celu badaniami objęto jednowiekowe potomstwo 8 drzew matecznych modrzewia europejskiego z dwóch plantacyjnych upraw nasiennych zlokalizowanych w nadleśnictwach Młynary i Zaporowo. Identyfikację czterech typów fluktuacji przeprowadzono w oparciu o rentgenograficzne profile gęstości oraz optyczne skany prób drewna. Dla potomstwa każdego rodu na obu powierzchniach doświadczalnych określono frekwencję fluktuacji w latach 1990–2006. Pozwoliło to zidentyfikować najczęściej występujący typ fluktuacji gęstości dla każdego rodu. Jednocześnie wyróżniono lata o najwyższej frekwencji fluktuacji na obu powierzchniach. Wysoka zmienność w obrębie rodów wpłynęła na brak różnic we frekwencji występowania IADF. Tym samym nie został potwierdzony wpływ pochodzenia drzew na ich wytwarzanie.

Słowa kluczowe: fluktuacje gęstości drewna, modrzew europejski, stres, genetyka i ekologia

Abstract. Genetic and ecological interpretation of intraannual density fluctuations in tree rings of European larch (*Larix decidua* Mill.). Poor state of knowledge on genetic bases for the intra-annual density fluctuations (IADF) under stress conditions encouraged the authors to verify the theory about the flexibility of response to stress factors visible in the anomalies in radial growth is based on genetics. For that purpose the studies covered the offspring of eight plus trees of European larch from two seedling seed orchards located in the Młynary and Zaporowo forest districts. Identification of different types of density fluctuations was based on the X-ray density profiles and optical scans of wood samples. The IADF frequency was determined for the 1990–2006 period. High variability within the families resulted in the lack of differences in the frequency of IADF. Hence, the impact of tree origin on the density fluctuations was not confirmed.

Key words: IADF, European larch, stress, genetics and ecology

Wstęp

Jedne z pierwszych doniesień o występowaniu anomalii w budowie słoja rocznego związane są z pracami Schulmana (1938, 1939) i Brumfielda (1940). Autorzy ci definiowali je jako słoń fałszywy (*false ring*) bądź podwójny (*double ring*) lub gdy czynnikiem wywołującym anomalie był przymrozek późny – jako słoń mrozowy (*frost ring*). Spostrzeżenia te odnosiły się głównie do strefy komórek grubościennych w drewnie wczesnym. Wykształcanie nietypowych struktur w obrębie słoja rocznego związane jest z występowaniem stresowych czynników środowiskowych podczas sezonu wegetacyjnego. Wielu autorów wskazuje na znaczący wpływ wysokiej temperatury i minimalnych opadów na powstawanie zaburzeń w ksylogenezie (Rigling i in. 2002; Cherubini i in. 2003; Hoffer i Tardif 2009; Vieira i in. 2010). Również intensywne opady mogą być przyczyną powstawania wspomnianych anomalii w budowie anatomicznej drewna (Campelo i in. 2007). Innym czynnikiem klimatycznym determinującym powstawanie charakterystycznych struktur podczas wzrostu promieniowego są przymrozki późne (Brumfield 1940; Cherubini i in. 2003). Ważnym, biotycznym czynnikiem sprzyjającym występowaniu fluktuacji gęstości drewna jest defoliacja w wyniku intensywnych gradacji owadów (Schulman 1938; Priya i Bhat 1998). Anomalie w budowie słoja rocznego mogą również wykształcać się pod wpływem stresu mechanicznego związanego z oddziaływaniem czynników abiotycznych takich jak: podtopienia (Young i in. 1993), lawiny (Stoffel i Hitz 2008) czy uszkodzenie wierzchołka przez silny wiatr (Schulman 1938).

Cztery najczęściej obserwowane typy fluktuacji gęstości, zlokalizowane w drewnie wczesnym (E), strefie przejściowej pomiędzy drewnem wczesnym i późnym (E+), drewnie późnym (L) i na granicy słoja rocznych (L+), najprawdopodobniej powstają w wyniku oddziaływania różnych czynników środowiskowych. Ujemny bilans wodny początku sezonu wegetacyjnego i niskie zasoby węglowodanów w momencie rozpoczynania wzrostu promieniowego towarzyszą wykształcaniu fluktuacji typu E (Rozas i Garcia-González 2011). Ten typ fluktuacji częściej obserwowany jest u drzew młodszych (Vieira i in. 2009). Skrócony fotoperiod w połączeniu ze stresem wodnym przyczynia się do późniejszego rozpoczynania wytwarzania komórek drewna późnego, objawiającego się wykształceniem fluktuacji typu E+ (Campelo i in. 2013). Warunki atmosferyczne końca okresu wegetacyjnego są kluczowe dla zrozumienia mechanizmu wykształcania fluktuacji typu L. W strefie śródziemnomorskiej temperatura i opady miesięcy zimowych regulują intensywność fotosyntezy w okresie wytwarzania fluktuacji typu L (Vieira i in. 2010; Rozas i Garcia-González 2011). Z kolei gorący i suchy sezon wegetacyjny oraz wysokie opady październik–grudzień mogą przyczyniać się do powstawania fluktuacji typu L+ (Rozas i Garcia-González 2011). Przedstawione zależności zaobserwowane przez autorów badań zostały potwierdzone jedynie dla wybranych gatunków w specyficznych warunkach wzrostu. Większość autorów zgadza się, że podatność na wytwarzanie fluktuacji drewna determinowana jest przez: gatunek drzewa (Cherubini i in. 2003; Hoffer i Tardif 2009), jego wiek (Rigling i in. 2001; Masiokas i Villalba 2004; Copenheaver i in. 2006; Bogino i Bravo 2009; Vieira i in. 2009), pozycję biosocjalną (indywidualne warunki wzrostu) (Rigling i in. 2001; Copenheaver i in. 2006), fazę fenologiczną drzewa (Cherubini i in. 2003), warunki siedliskowe (Rigling i in. 2002; Bogino i Bravo 2009) oraz występowanie na granicy zasięgu (marginalność populacji) (Fritts 2001). Nadal jednak brak jednoznacznych informacji o roli, jaką odgrywa genotyp (pochodzenie) drzewa na jego podatność na wytwarzanie anomalii w budowie słoja rocznego pod wpływem stresowych warunków wzrostu (Campelo i in. 2007; Wilczyński i Kulej 2013).

Material i metody

Konieczność uwzględnienia w badaniach aspektu pokrewieństwa drzew skłoniła autorów do poszukiwania obiektów badawczych o udokumentowanym pochodzeniu, umożliwiających jednocześnie analizę minimum 10 kolejnych słoï rocznych. Do badań wybrano dwie plantacyjne uprawy nasienne zlokalizowane w nadleśnictwach Młynary (54°13'N, 19°54'E) i Zaporowo (54°24'N, 19°51'E) w północnej Polsce. Na obu plantacjach wytypowano drzewa w wieku 25 lat, będące potomstwem tych samych ośmiu drzew matecznych. Z wytypowanych drzew (190 – Młynary, 200 – Zaporowo) pobrano po dwa wywierty dordzeniowe z wysokości pierśnicy. Po wstępnym przygotowaniu (docięcie, ekstrakcja żywic, stabilizacja wilgotności) próby zostały prześwietlone za pomocą skanera gęstości (Itrax Scanner) w Laboratorium Analiz Drewna SLU (Klisz 2007). Uzyskane profile gęstości poddane zostały analizie za pomocą programu WinDENDRO w celu identyfikacji czterech typów fluktuacji gęstości (Klisz 2008). Uzyskane wyniki pozwoliły przeanalizować częstości występowania każdego typu fluktuacji u drzew reprezentujących osiem analizowanych rodów na obu obiektach badawczych. Do analiz statystycznych wykorzystano niepełny model liniowy z powodu braku zbieżności modelu pełnego (GzLM), dla zmiennych klasyfikujących: powierzchnia, ród, rok oraz interakcja rod × powierzchnia. W analizach posłużono się metodą GEE (*Generalized Estimating Equations*) umożliwiającą analizę danych niekompletnych. Do obliczeń wykorzystano procedurę GENMOD pakietu SAS 9.3.

Wyniki i dyskusja

Dominującym typem fluktuacji na obu powierzchniach doświadczalnych był typ E+ obserwowany w 180 słojach (44% wszystkich typów IADF) w Młynarach oraz 200 słojach (43%) w Zaporowie. Drugą, często identyfikowaną fluktuacją w Młynarach i Zaporowie, była fluktuacja typu L (odpowiednio: 146 słoï i 36%; 145 słoï i 31%). Pozostałe dwa typy fluktuacji (E i L+) stanowiły łącznie jedynie 20% i 26% (tab. 1).

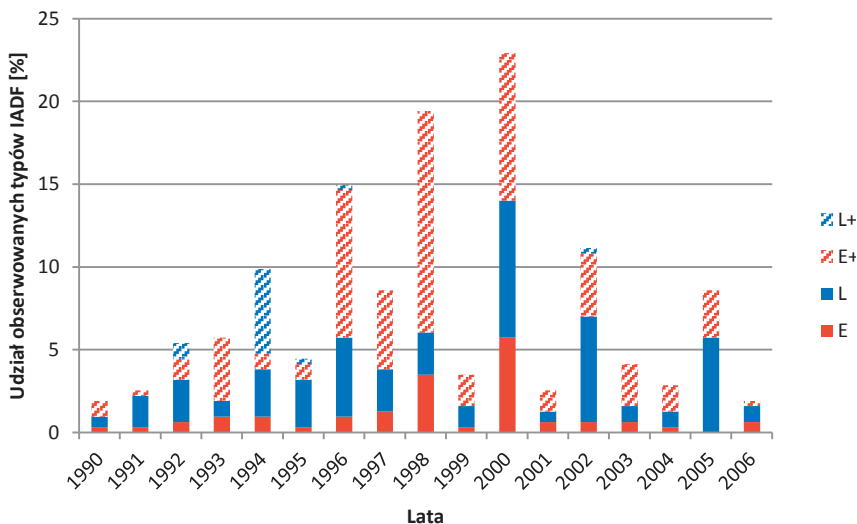
Tab. 1. Statystyki opisowe fluktuacji gęstości drewna
Table 1. Descriptive statistics of the intra-annual density fluctuations

Młynary	Ród								Razem
	2514	2549	2817	2818	2860	2864	3076	3078	
Liczba drzew (wywiertów)	21 (37)	29 (47)	30 (51)	25 (45)	20 (26)	27 (42)	19 (31)	19 (35)	190 (314)
Wywierty z IADF	25	39	38	31	19	29	24	25	230
Liczba analizowanych słoï	563	629	767	637	374	590	429	511	4500
Słoje z IADF	50	69	68	47	50	46	37	38	405
Słoje z IADF E	5	10	11	7	7	10	4	3	57
Słoje z IADF E+	30	25	33	18	20	17	19	18	180
Słoje z IADF L	14	32	24	17	19	13	12	15	146
Słoje z IADF L+	1	2	0	5	4	6	2	2	23
Zaporowo	Ród								Razem
	2514	2549	2817	2818	2860	2864	3076	3078	
Liczba drzew (wywiertów)	25 (46)	26 (42)	27 (42)	22 (33)	25 (43)	26 (42)	21 (29)	28 (53)	200 (330)
Wywierty z IADF	33	30	36	12	40	33	25	42	251
Liczba analizowanych słoï	618	482	478	373	577	564	379	723	4194
Słoje z IADF	61	58	67	17	70	67	47	77	464
Słoje z IADF E	20	7	18	4	16	16	11	16	108
Słoje z IADF E+	26	35	30	4	29	25	16	35	200
Słoje z IADF L	14	13	18	9	24	24	19	24	145
Słoje z IADF L+	1	3	1	0	1	2	1	2	11

Wyjaśnienia takiego rozkładu typów IADF można szukać w wieku analizowanych drzew. Wysoka frekwencja fluktuacji typu E+ może być związana z wyższą podatnością drewna wczesnego na rejestrowanie anomalii klimatycznych u młodych drzew (Vieira i in. 2009). Anomalie w budowie komórek strefy przejściowej pomiędzy drewnem wczesnym a późnym mogą również mieć swoje podłoże w nietypowych warunkach klimatycznych inicjujących wytwarzanie drewna późnego (Vieira i in. 2010). Według Vaganova i in. (2006) czynnikami inicjującymi wytwarzanie drewna późnego są fotoperiod i stres wodny. Prawdopodobnie właśnie w nietypowych warunkach pluwialnych dla drugiej połowy okresu wegetacyjnego należałoby szukać przyczyn tak wysokich frekwencji dla typów E+ i L.

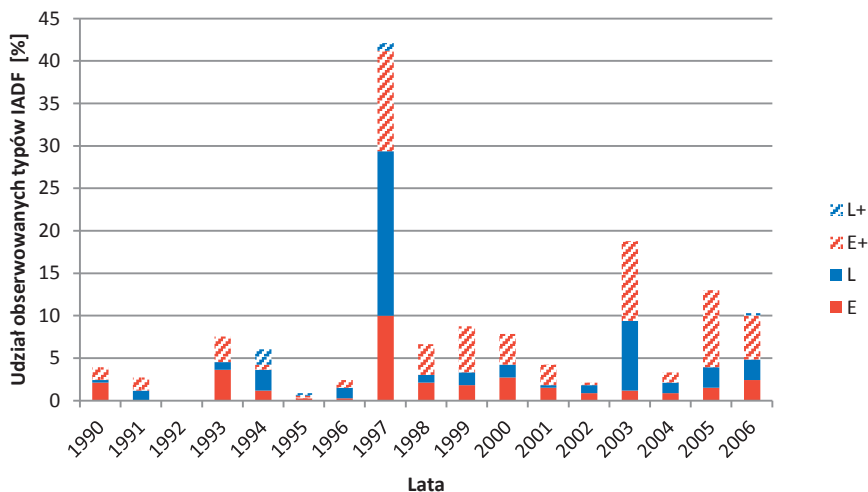
Charakterystyki klimatyczne różnicujące warunki wzrostu na powierzchniach doświadczalnych w nadleśnictwach Młynary i Zaporowo determinowały różne lata najwyższych koncentracji fluktuacji gęstości (Klisz 2011). Najwyższą koncentrację fluktuacji gęstości na powierzchni Młynary oddalonej od wybrzeża Zalewu Wiślanego, zanotowano dla lat 1996, 1998 i 2000 (ryc. 1). Kumulację koncentracji fluktuacji gęstości na powierzchni Zaporowo, położonej w bliskim sąsiedztwie Zalewu Wiślanego, odnotowano dla lat 1997 i 2003 (ryc. 2).

Wysoką koncentrację fluktuacji typu E+ w 1997 roku, podobnie jak na powierzchni testującej Zaporowo, zaobserwowali Campelo i in. (2007) u *Pinus pinea* rosnącej z dala od wybrzeża. Należy jednak mieć na uwadze, że plantacyjna uprawa nasienna Zaporowo położona jest w odległości zaledwie kilku kilometrów od Zalewu Wiślanego. Wysoka koncentracja fluktuacji typu E+ i L w latach 2000 (Młynary) i 2003 (Zaporowo) nie znajduje swojego odzwierciedlenia w badaniach innych autorów, większość z nich sygnalizuje nasilenie koncentracji IADF w 2002 roku (Vieira i in. 2010, Campelo i in. 2013). Analizowane rody modrzewia europejskiego wykazywały



Ryc. 1. Frekwencja różnych typów fluktuacji gęstości drewna w latach na PUN Młynary

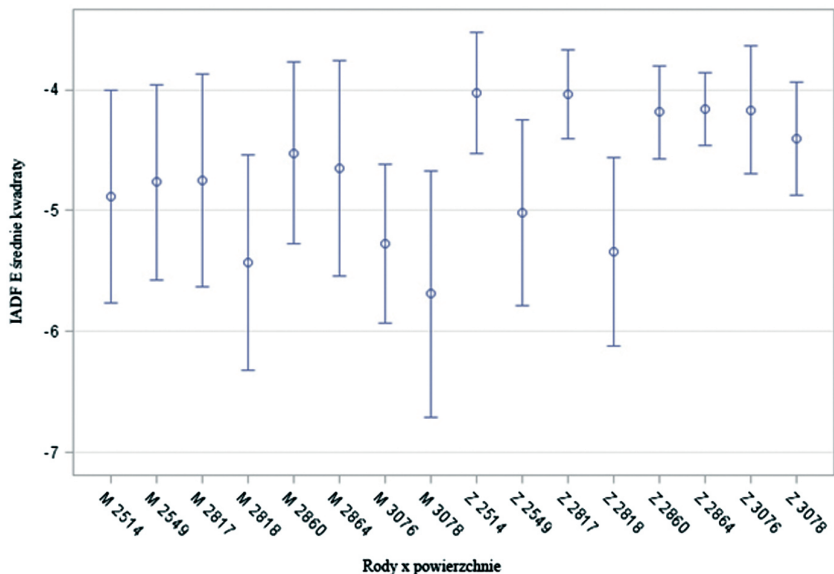
Fig. 1. Different types IADFs frequency in relation to calendar years on seedling seed orchards in the Młynary Forest Districts



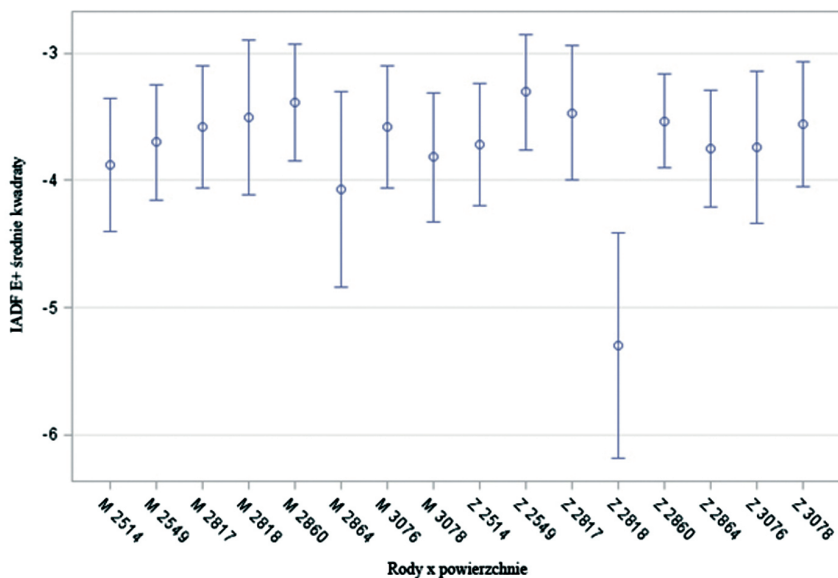
Ryc. 2. Frekwencja różnych typów fluktuacji gęstości drewna w latach na PUN Zaporowo
Fig. 2. Different types IADFs frequency in relation to calendar years on seedling seed orchards in the Zaporowo Forest Districts

wysokie zróżnicowanie frekwencji czterech typów fluktuacji (ryc. 3–5). Jedną z przyczyn niestabilizowanego wzrostu promieniowego może być niski wiek badanych drzew (25 lat). Wpływ pochodzenia drzew na częstość wykształcania nietypowych struktur w obrębie drewna wczesnego i późnego nie został potwierdzony w toku analiz statystycznych. Podobne wyniki otrzymali Wilczyński i Kulej (2013), analizując 20 proveniencji modrzewia europejskiego w wieku 55 lat. Według autorów reakcja wzrostowa na warunki stresowe, wyrażająca się w profilu promieniowym, jest taka sama u wszystkich analizowanych proveniencji. Szczegółowa analiza różnic pomiędzy wybranymi rodami potwierdziła natomiast występowanie różnic pomiędzy nimi w częstości wykształcania fluktuacji gęstości. Ród 2818 wykazuje większą predyspozycję do tworzenia fluktuacji typu E niż rody 2860 i 2864, jednocześnie wykazuje niższą predyspozycję względem rodów 2514 i 2817. W przypadku fluktuacji gęstości typu E+ ród 2818 istotnie różnił się częstością wykształcania IADF od rodów 2549, 2817, 2860, 3076 i 3078. Z kolei kambium rodu 2860 istotnie rzadziej wytwarzało komórki o wąskich ścianach komórkowych w obrębie drewna późnego (fluktuacje typu L) od rodów 2514 i 2818.

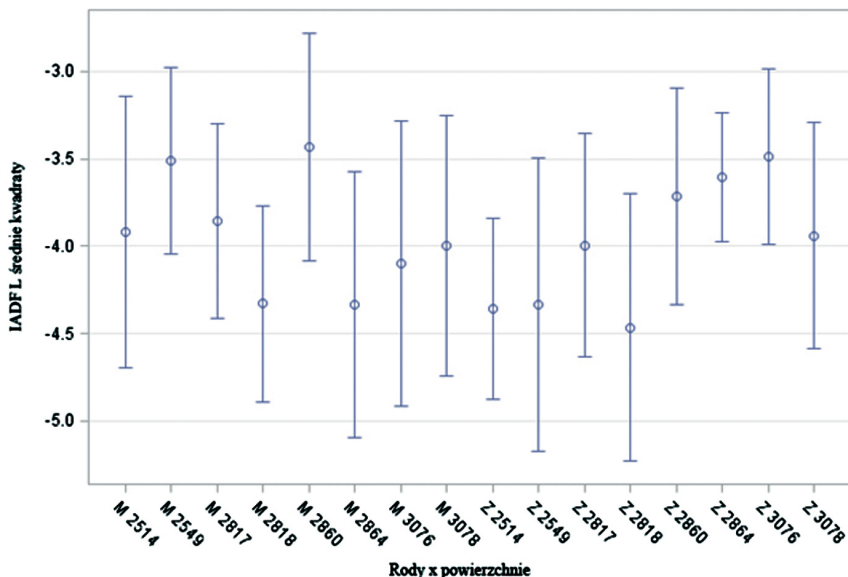
Wyróżniająca się pozycja rodu 2818 może być związana z wysoką zmiennością występowania fluktuacji. Źródłem nasion dla drzew reprezentujących ten ród jest drzewo mateczne z Nadleśnictwa Kwidzyn. Rośnie ono (razem z innymi modrzewiami) jako dawna aleja i jest ono prawdopodobnie obcego pochodzenia (import nasion na teren dawnych Prus Wschodnich). Pozwała to przypuszczać, że jedną z przyczyn braku istotnych różnic pomiędzy rodami we frekwencji różnych typów fluktuacji gęstości może być bliskie pokrewieństwo analizowanych rodów. Jedynie ród 2818, którego rodzimność jest wątpliwa, wykazuje inny mechanizm reakcji na czynniki stresowe. Badania Wilczyńskiego i Kuleja (2003), w których analizowano proveniencje z całego obszaru Polski, również nie potwierdziły istotności wpływu czynnika genetycznego na wzrost promieniowy.



Ryc. 3. Średnie kwadraty dla frekwencji fluktuacji gęstości typu E, interakcja rodów i powierzchni
 Fig. 3. Weighted least squares for IADF E frequency, family × trail interaction



Ryc. 4. Średnie kwadraty dla frekwencji fluktuacji gęstości typu E+, interakcja rodów i powierzchni
 Fig. 4. Weighted least squares for IADF E+ frequency, family × trail interaction



Ryc. 5. Średnie kwadraty dla frekwencji fluktuacji gęstości typu L, interakcja rodów i powierzchni
 Fig. 5. *Weighted least squares for IADF L frequency, family × trail interaction*

Wnioski

- Pomimo niewielkiej odległości pomiędzy powierzchniami (ok. 70 km) zaobserwowano zróżnicowany wpływ warunków klimatycznych na powstawanie fluktuacji gęstości drewna. Periodyczność wysokiej frekwencji IADF w Młynarach prawdopodobnie związana jest ze zwiększeniem stopnia kontynentalizmu klimatu. Natomiast stosunkowo niska frekwencja IADF w Zaporowie (z wyjątkiem 1997) podyktowana jest bliskim sąsiedztwem Zalewu Wiślanego.
- Częstość występowania typów fluktuacji gęstości uzależniona jest od czynników środowiskowych. Dla każdego typu fluktuacji obserwuje się wpływ kompleksu czynników środowiskowych, przy czym dominujący wpływ wywiera ten czynnik, który przekracza wartości progowe.
- Fakt występowania fluktuacji gęstości drewna można interpretować jako uwarunkowaną epigenetycznie (ekspresja genów) zdolność adaptacyjną drzew do stresowych warunków środowiska.

Podziękowania

Badania zostały zrealizowane w ramach COST ACTION FP 1106 STReESS, Topic Group: Intra-annual Density Fluctuation.

Literatura

- Bogino S., Bravo F. 2009. Climate and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinaster* subsp. *mesogeensis* in Spanish woodlands. *Can. J. For. Res.* 39: 1557–1565.
- Brumfield R.T. 1940. Multiple growth layers in the annual increments of certain trees at Lubbock, Texas. *Science*, 91 (2352): 98–99.
- Campelo F., Gutiérrez E., Ribas M., Nabais C., Freitas H. 2007. Relationships between climate and double rings in *Quercus ilex* from northeast Spain. *Can. J. For. Res.* 40: 1567–1575.
- Campelo F., Vieira J., Nabais C. 2013. Tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* responses to climate: does size matter? *Trees*, 27: 763–772.
- Cherubini P., Gartner B.L., Tognetti R., Bräker O.U., Schoch W., Innes J.L. 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from Mediterranean climates. *Biol. Rev.* 78: 119–148.
- Copenheaver C.A., Pokorski E.A., Currie J.E., Abrams M.D. 2006. Causation of false ring formation in *Pinus banksiana*: a comparison of age, canopy class, climate and growth rate. *Forest Ecology and Management*, 236: 348–355.
- Fritts H.C. 2001. *Tree rings and climate*. The Blackburn Press, London.
- Hoffer M., Tardif J.C. 2009. False rings in Jack pine and Black spruce trees from eastern Manitoba as indicators of dry summers. *Can. J. For. Res.* 39: 1722–1736.
- Klisz M. 2007. Określanie struktury wewnętrznej słoja przyrostu rocznego – rentgenograficzna metoda pomiaru gęstości drewna. *Leśne Prace Badawcze*, 4 (68): 142–145.
- Klisz M. 2008. Określanie struktury wewnętrznej słoja przyrostu rocznego – automatyczna analiza obrazów rentgenograficznych programem WinDENDRO. *Leśne Prace Badawcze*, 2 (69): 175–178.
- Klisz M. 2011. Genetyczne uwarunkowania właściwości drewna modrzewia europejskiego (*Larix decidua* Mill.). Maszynopis pracy doktorskiej. Sękocin Stary, Instytut Badawczy Leśnictwa.
- Masiokas M., Villalba R. 2004. Climatic significance of intra-annual bands in the wood of *Nothofagus pumilio* in southern Patagonia. *Trees*, 18: 696–704.
- Priya P.B., Bhat K.M. 1998. False ring formation in teak (*Tectona grandis* L. f.) and influence of environmental factors. *Forest Ecology and Management*, 108: 215–222.
- Rigling A., Waldner P.O., Forster T., Bräker O.U., Pouttu A. 2001. Ecological interpretation of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus sylvestris* on dry sites in the central Alps and Siberia. *Can. J. For. Res.* 31: 18–31.
- Rigling A., Bräker O., Schneiter G., Schweingruber F. 2002. Intra-annual tree-rings parameters indicating differences in drought stress of *Pinus sylvestris* forests within the Erico-Pinion in the Valais (Switzerland). *Plant Ecology*, 163: 105–121.
- Rozas V., Garcia-González I. 2011. Climatic control of intra-annual wood density fluctuations of *Pinus pinaster* in NW Spain. *Trees*, 25: 443–453.
- Schulman E. 1938. Classification of false annual rings in Monterey Pine. *Tree Ring Bulletin*, 4: 4–7.
- Schulman E. 1939. Classification of false annual rings in West Texas Pines. *Tree Ring Bulletin*, 6: 11–13.
- Stoffel M., Hitz O. M. 2008. Rockfall and snow avalanche impacts leave different anatomical signatures in tree rings of juvenile *Larix decidua*. *Tree Physiology*, 28: 1713–1720.

- Young P.J., Magonigal J.P., Sharitz R.R., Day F.P. 1993. False ring formation in Bald cypress (*Taxodium distichum*) saplings under two flooding regimes. *Wetlands*, 13 (4): 293–298.
- Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. 2006. Growth dynamics of conifer tree rings. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Vieira J., Campelo F., Nabais C. 2009. Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees*, 23: 257–265.
- Vieira J., Campelo F., Nabais C. 2010. Intra-annual density fluctuation of *Pinus pinaster* are a record of climatic changes in the western Mediterranean region. *Can. J. For. Res.* 40: 1567–1575.
- Wilczyński S., Kulej M. 2013. The influence of climate on the radial increment of larches of different provenances on the basis of the experiment in the Carpathian Mountains in Southern Poland. *Eur. J. Forest Res.* 132: 919–929.

Marcin Klisz¹, Szymon Jastrzębowski¹, Joanna Ukalska², Piotr Wrzesiński¹

¹Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Hodowli Lasu i Genetyki Drzew Leśnych
m.klisz@ibles.waw.pl
S.Jastrzebowski@ibles.waw.pl
P.Wrzesinski@ibles.waw.

²Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie, Wydział Zastosowań
Informatyki i Matematyki, Katedra Ekonometrii i Statystyki
joanna_ukalska@sggw.pl