

Vplyv extrémov počasia na fyziologické procesy lesných drevín.

T. Priwitzer, Lesnícky výskumný ústav Zvolen, T.G.Masaryka 22, 960 92 Zvolen, priwitzer@fris.sk

## Úvod

Klimatológovia a meteorológovia zaznamenávajú v posledných rokoch výraznejší nárast výskytu extrémnych situácií. Majerčáková a kol. (2004) uvádzajú, že obdobie rokov 1997 až 2003 bolo z hľadiska klimatického charakteristické:

- sériou po sebe nasledujúcich teplých rokov (rekord rok 2000),
- výskytom povodní z prívalových zrážok a topenia snehu,
- výskytom katastrofálneho sucha prakticky na celom území Slovenska v roku 2000 a 2003.

Z uvedeného vyplýva, že kým sa na jednej strane vyskytlo katastrofálne sucho spôsobené vysokými teplotami a nedostatkom zrážok, na strane druhej to bol zrážok nadbytok ktorý zapríčinil povodne. Okrem toho bol v poslednom období zaznamenávaný zvýšený výskyt situácií s vysokými koncentraciami ozónu. Keďže lesné dreviny sú trvalo viazané na svoje stanovište a ich fyziologické procesy sú ovplyvňované prostredím je potrebné poznať ich reakciu na uvedené situácie. Najčastejšie sa v súvislosti s očakávanými zmenami klímy a ich vplyvom na lesné dreviny objavujú nasledovné otázky:

Ako sa uvedené extrémny počasia prejavujú na základných fyziologických procesoch lesných drevín? Budú pre ne prínosom alebo budú znamenať ich poškodzovanie? Dokážu sa dreviny úspešne vysporiadať s extrémami počasia?

Vplyv extrémov počasia na fotosyntetickú aktivitu a produkciu drevín.

Výsledky zo skúmania závislosti rýchlosti asimilácie od energie FAR ukazujú, že smrek a buk vykazujú rozdielne hodnoty saturačnej energie FAR. V prípade buka predstavujú nadmerné dávky FAR hodnotu nad  $1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  u smreka je táto hodnota dokonca  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Energia FAR prekračujúca uvedené hodnoty pôsobí na asimilačný aparát drevín nepriaznivo. Negatívne pôsobenie nadmerných dávok fotosynteticky aktívneho žiarenia sa prejavuje fotoinhibíciou asimilačného aparátu, v horšom prípade jeho fotodeštrukciou. Pri fotoinhibícii dochádza k redukcii fotosyntetickej kapacity na úrovni svetelnej fázy fotosyntézy, teda v procesoch záchytu a prenosu kvánt žiarivej energie. Dlhodobé pôsobenie nadmernej intenzity fotosynteticky aktívneho žiarenia vedie k fotodeštrukcii asimilačného aparátu, pri ktorej dochádza k "vybielovaniu" fotosyntetických pigmentov (Šprtová a Marek 1996).

Poruchy v primárnych (fotochemických) procesoch fotosyntézy (prerušenie elektrónového transportu) bývajú často pozorované pri teplotách okolo  $40^\circ\text{C}$ . Na zvyšovanie teploty citlivejšie reagujú sekundárne (biochemické) procesy fotosyntézy. Ich rýchlosť sa s teplotou zvyšuje až po hodnotu zhruba  $40^\circ\text{C}$ , kedy začína denaturácia bielkovín a enzýmov. Pri dlhodobom pôsobení (niekoľko hodín až dní) môžu mať však vážne následky už teploty nad  $35^\circ\text{C}$ . Na zvyšovanie teploty je veľmi citlivá lipidová vrstva v membránach, u ktorej dochádza k rýchlemu vzrastu tekutosti a tým i k strate optimálnych funkčných vlastností. Obzvlášť náchylné k takémuto typu poškodenia sú tylakoidné membrány v chloroplastoch. Keďže v posledných rokoch boli aj na Slovensku zaznamenané rekordne vysoké hodnoty teploty vzduchu nastávajú realnejšie predpoklady výskytu takéhoto typu poškodenia u našich drevín.

Merania závislosti rýchlosti asimilácie  $\text{CO}_2$  od teploty listu u buka (merania sa vykonávajú pri saturačnej energii FAR a rôznej relatívnej vlhkosti vzduchu) ukázali, že rýchlosť asimilácie  $\text{CO}_2$  pri relatívnej vlhkosti vzduchu od 60 do 80 % poklesla keď  $T_L$  prekročila  $32^\circ\text{C}$ , pri RH od 30 do 60 % poklesla už po prekročení  $T_L$   $29^\circ\text{C}$ .

Priebeh dennej a sezónnej dynamiky jednotlivých fyziologických procesov môže byť dobrým ukazovateľom reakcie drevín na zmeny počasia. Z hľadiska extrémnosti počasia sú zaujímavé tie časti dňa alebo vegetačného obdobia, kedy dochádza k výraznejšiemu poklesu fotosyntetického príjmu  $\text{CO}_2$ .

Výskyt depresie rýchlosti fotosyntézy, bol napr. u buka (merania z lokality Poľana-Hukavský grúň) zaznamenávaný najmä v čase okolo poludnia a popoludní, v určitom období dokonca aj v ranných hodinách, pričom vždy bol spojený s vysokou energiou FAR doprevádzanou vysokými hodnotami  $T_L$

a nízkou RH. Takéto príčiny poludňajšej depresie rýchlosti fotosyntézy u dospelých bukových jedincov uvádzajú aj Masarovičová a Štefančík (1990). Priwitzer (1999) uvádza, že celodenne nízka rýchlosť fotosyntézy bola nameraná v teplých a suchých letných dňoch, kedy sa už v skorých ranných hodinách zaznamenala nízka RH (55%) a vysoké hodnoty  $T_L$  ( $> 25$  °C). V určitých častiach dňa k tomu pristupovala aj vysoká energia FAR. Všetky uvedené faktory spôsobujú privretie prieduchov, čo dokazujú nízke hodnoty stomatálnej vodivosti namerané v takýchto teplých letných dňoch.

Pri detailnejšej analýze príčin, spôsobujúcich depresiu fotosyntézy je potrebné si uvedomiť, že rýchlosť výmeny plynov je výsledkom komplexného spolupôsobenia vnútorných faktorov a faktorov prostredia. Z viacerých faktorov jeden zvyčajne rýchlosť fotosyntézy v danej chvíli limituje, zatiaľ čo iné ju naďalej stimulujú Larcher (1998). Tak napríklad pri vzrastajúcom ožiarení listov sa optimálne a maximálne teploty pre fotosyntézu posúvajú smerom k vyšším hodnotám. Pokiaľ ale vedie žiarenie k prehrievaniu listov, stráca svetlo úlohu limitujúceho faktora a príjem  $CO_2$  klesá (Larcher 1988). Táto skutočnosť sa potvrdila aj pri našich meraniach. Na spomenutej lokalite začala rýchlosť fotosyntetickej asimilácie  $CO_2$  klesať u buka v najteplejších a najsuchších letných dňoch pri prekročení  $T_L$  32°C.

Negatívny vplyv počasia na rýchlosť fotosyntézy počas vegetačného obdobia drevín možno dokumentovať na príklade meraní z lokality Poľana – Hukavský grúň, kde sa v roku 1993 a 1994 vyskytli teplé (priemerné denné teploty vzduchu boli od 16 do 24 °C) a suché (malé množstvo zrážok - úhrn len 10,4 mm, nízka relatívna vlhkosť vzduchu) periódy. Okrem toho boli v tomto období namerané vysoké koncentrácie ozónu, ich hodnoty sa pohybovali nad 60 ppb. Takýto charakter počasia výraznou mierou prispel k poklesu fotosyntetickej aktivity bukov rastúcich na uvedenej lokalite.

Čo sa týka vplyvu vlhkosti pôdy, resp. zásoby vody v pôde na rýchlosť asimilácie  $CO_2$  dospelých jedincov lesných drevín, táto otázka zostáva stále nezodpovedaná. Ako uvádza Tužinský (1994), aj vo vyšších vegetačných lesných stupňoch (oblasť Poľany) dochádza v posledných rokoch k rozdielnej transformácii jednotlivých pedohydrických cyklov. Výsledky merania vlhkosti pôdy získané na lokalite Poľana-Hukavský grúň v jednotlivých rokoch dokazujú, že aj v zmiešaných porastoch 5.lvs, môže vplyvom nepriaznivých klimatických podmienok dochádzať k presušeniu pôdy pod fyziologicky využiteľnú hranicu (Čaboun et al. 1994). Takáto situácia nastala napr. na lokalite Poľana – Hukavský grúň v auguste roku 1993, kedy sa znížil obsah využiteľnej vody v pôde na krátku dobu (5-10 dní) na veľmi nízku zásobu. V tomto čase sa zaznamenal pokles hodnôt  $A_{Nmax}$ .

Názory na príčinu depresie rýchlosti fotosyntézy počas dňa a vegetačného obdobia sú rôzne, najkomplexnejšie zhrnutie vplyvu všetkých možných faktorov uvádza Priwitzer (1999). Medzi hlavné meteorologické faktory, ktoré spôsobujú depresiu v príjme  $CO_2$  možno zaradiť kvantitu a kvalitu FAR, teplotu a vlhkosť vzduchu, zásobu vody v pôde a koncentráciu  $CO_2$  vo vzduchu. K hlavným fyziologickým faktorom patrí zatváranie prieduchov, zvýšenie respirácie a fotorespirácie, nárast mezofylového odporu, pokles vodného potenciálu listov a z biochemických faktorov sem možno zaradiť akumuláciu asimilátov, pokles aktivity RUBISCO, nárast biosyntézy kyseliny abscisovej - ABA, pokles fotochemickej účinnosti fotosystému II (PS II).

Fytotoxicita ozónu je veľmi dobre zdokumentovaná, a zahrňuje širokú škálu fyziologických efektov skúmaných u veľkého množstva rôznych druhov drevín. Aj napriek tejto skutočnosti existuje značná nejednotnosť v názoroch na kritické hodnoty koncentrácií ozónu v súvislosti s fotosyntézou. Le Thiec et al. (1994) pozorovali výraznú redukciu fotosyntézy u buka pri koncentrácii ozónu nad 50 ppb. Mikkelsen (1995) uvádza 25 - 40 %- ný pokles rýchlosti fotosyntézy meranej pri saturačnej intenzite žiarenia ( $P_{Nmax}$ ) u buka, počas fumigácie nízkymi koncentraciami ozónu. Tento pokles sa však nepreukázal pri meraniach po skončení fumigácie a pred jej začiatkom, čo indikuje myšlienku, že nepriaznivý ozónový efekt na rýchlosť fotosyntézy je reverzibilný počas nočných hodín. Ďalšou dôležitou skutočnosťou vyplývajúcou zo spomínaného experimentu je fakt, že nepriaznivý vplyv ozónu na fotosyntézu bol signifikantný až v auguste, nie však pri júlových meraniach.

Príjem vzdušných polutantov do intercelulárneho priestoru listu je prevažne kontrolovaný prieduchmi. Otvorenosť prieduchov je priamo ovplyvňovaná druhom a koncentraciou plynov. Preukázateľný (30 %) pokles stomatálnej vodivosti u sadeníc buka, spôsobený ozónom odpublikovali Le Thiec et al. (1994). Tento jav potvrdil pri svojich meraniach na buku aj Mikkelsen (1995). V súvislosti s pôsobením ozónu na lesné dreviny je veľmi často skúmané spolupôsobenie vodného stresu. Le Thiec et al. (1994), uvádzajú, že vplyvom mierneho stresu zo sucha dochádza k redukcii stomatálnej

vodivosti a fotosyntézy, čo naznačuje stomatálnu limitáciu fotosyntézy. Zatváranie prieduchov môže ochraňovať asimilačný aparát drevín pred pôsobením oxidačného stresu, pretože redukuje vstup ozónu do fotosyntetického aparátu (Wieser a Havránek 1993). Na druhej strane môže zatváranie prieduchov pozorované počas pôsobenia ozónu redukovať prírastok asimilátov, v dôsledku poklesu príjmu CO<sub>2</sub>.

Prvým prejavom chronického poškodenia ozónom je obvykle úbytok chlorofylu, prejavujúci sa blednutím zeleného zafarbenia ihlíc a listov, prípadne vznikom chlorotických a neskoršie nekrotických škvŕn. Nasleduje postupné vysychanie a odumieranie ovplyvneného pletiva. V anglicky písanej literatúre sú tieto symptómy viditeľného poškodenia asimilačných orgánov drevín ozónom vyjadrené výrazmi "needle blight, chlorotic dwarfs, chlorotic mottles, necrosis", čo svedčí o pestrosti prejavov poškodenia (Pasuthová et al. 1987). Pokles obsahu chlorofylov vplyvom zvýšenej hladiny ozónu u bukových listov odpublikovali Le Thiec et al. (1994). Mikkelsen et al. (1995) zistili, že už nízke koncentrácie ozónu spôsobujú redukciiu obsahu chlorofylu a aj b, ako aj alfa a beta karoténov.

Výsledky z vplyvu ozónu na rast buka publikovali Pearson a Mansfield (1994). Autori uvádzajú nielen redukciiu rastu výhonkov vplyvom ozónu, ale v kombinácii so suchom, aj znižovanie počtu internódií. Efekt znižovania počtu internódií môže dramaticky zmeniť architektúru bukových korún, ako aj počet listov na výhonkoch, čo môže mať negatívny vplyv na zníženie celkovej listovej (fotosyntetickej) plochy dreviny. Redukciiu dĺžkového rastu výhonkov smrekov rastúcich v zvýšenej koncentrácii ozónu zistili aj Le Thiec et al. (1994). Zmeny v raste spôsobené ozónom sa neprejavujú len na úrovni nadzemných častí drevín, ale ako uvádzajú Davidson et al. (1992), ozón redukuje aj rast koreňov u buka.

#### Vplyv extrémov počasia na vodný režim a transpiráciu drevín

Teplota rovnako ako aj vlhkosť vzduchu závisia od slnečného žiarenia. Zvyšovaním teploty sa zvyšuje výpar, a tým aj transpirácia. Pohlcovaním slnečného žiarenia listami dochádza k zvyšovaniu ich teploty, v dôsledku čoho sa zvyšuje rozdiel medzi napätím vodnej pary v nasýtenom prostredí (v liste) a jeho okolím, ktoré je chladnejšie. Künstle a Mitscherlich (1977) uvádzajú, že pri teplote vzduchu 24 °C sa odparuje z povrchu bukových listov 3-krát väčšie množstvo vody ako pri teplote 17 °C. Priwitzer (1999) uvádza, že pri teplote listov 33 ± 3 °C bola rýchlosť transpirácie buka štvornásobne vyššia ako pri teplote 15 ± 3 °C. Zvyšovanie teploty vzduchu a s ním spojený nárast transpirácie môže pri poklese množstva zrážok výrazne narušiť vodný režim lesných drevín.

Ďalším dôležitým faktorom, ktorý vplýva na rýchlosť transpirácie je zásoba fyziologicky prístupnej vody v pôde. Ako sa uvádza v práci Střelcová et al. (1996) otázka upresnenia hraníc intervalov prístupnosti vody pre dreviny ostáva stále otvorená. Papritz et al. (1991) zastávajú názor, že k určitému obmedzeniu transpirácie v bukových porastoch môže dôjsť pri poklese vodného potenciálu pôdy pod hranicu -60 až -70 kPa. Merania potenciálu pôdnej vody v jedľo-bučine na lokalite Poľana-Hukavský grúň ukázali, že napr. vo vegetačnom období roku 1995 došlo k zníženiu potenciálu pôdnej vody pod hodnotu -70 kPa v polovici augusta. Tento pokles však, ako uvádzajú Střelcová et al. (1996), nespôsobil obmedzenie transpirácie, ktorá aj v tomto období prebiehala v tesnej závislosti od meteorologických faktorov, ako je tomu pri dostatočne vlhkej pôde.

Narastajúci deficit zrážok v poslednom desaťročí, ako aj častý výskyt suchých až veľmi suchých období sa prejavuje okrem iného aj nárastom deficitu pôdnej vlhky vo vegetačnom období. V posledných rokoch (1985 - 2003) bol najmä v 1 a 3 lesnom vegetačnom stupni zaznamenaný vysoký deficit zrážok v ročných úhrnoch. Atmosféra v týchto miestach „dlhuje“ lesným porastom za sledovaných šesťnásť rokov takmer ročný až dvojročný úhrn zrážok. Podľa Tužinského (1994) dochádza však aj vo vyššie položených lesných porastoch (4- 6 lvs) v niektorých mimoriadne suchých rokoch k deficitu pôdnej vlhky a zmene vodného režimu pôdy. Táto skutočnosť sa negatívne prejavuje práve najmä v smrekových porastoch (prekorenenie v povrchových vrstvách pôdy), kde sú stále častejšie vlhkostné pomery s obmedzenou, resp. nedostatočnou zásobou využiteľnej vody (letné mesiace 1990, 1992, 1993). Z fyziologického hľadiska sa veľmi nepriaznivo ukazujú júlové a augustové deficity zrážok, pričom je potrebné pripomenúť, že v mesiaci júli sa v minulosti na väčšine meteorologických staníc Slovenska dosahovali maximálne mesačné zrážkové úhrny v roku. Vplyv sucha sa na drevinách zvyčajne najviac prejavuje koncom leta, nakoľko na jeho začiatku môžu dreviny (aj pri malých zrážkach) ešte využiť zásoby vody v pôde naakumulované počas zimného obdobia (Tužinský 1994).

Medzi správaním sa jednotlivých druhov drevín v tom istom poraste môžu byť značné rozdiely, závislé od morfológických aj fyziologických vlastností druhov a ich vývinu na danom stanovišti. Merania transpirácie jednotlivých stromov ukazujú odlišnú reakciu buka na výskyt sucha v porovnaní so smrekom. Buk totiž vykazuje 3-5 krát vyššiu intenzitu transpirácie. Ako uvádza Čermák (1996), buk môže vďaka svojmu koreňovému systému transpirovať po dlhšiu dobu bez výraznejšej zmeny aj v období sucha. Ak však sucho trvá dlhšie obdobie (jeden až tri roky) a buk vyčerpá zásoby vody v koreňovej zóne, aj u neho dochádza k poklesu transpirácie. Naopak v prípade smreka bolo zaznamenané efektívnejšie využívanie aj malého množstva zrážok, nakoľko dokáže využiť vodu naakumulovanú v povrchových vrstvách pôdy.

#### Záver

Všetky uvedené skutočnosti sú príkladom možnej reakcie lesných drevín na očakávané zmeny klimatických podmienok a na spôsob akým sa dokážu vysporiadať s výskytom extrémneho charakteru počasia.

#### Použitá literatúra

- Čaboun, V., Tužinský, L., Štrba, S., Mindáš, J., Priwitzer, T., Šabláturová, E., Hladká, D.: Ekologické pozorovania na VDO Poľana. Záverečná správa výskumnej úlohy, LVÚ Zvolen 1994, 1994, 50 s.
- Čermák, J.: Direct measurements of transpiration in forest stands and its dynamics under contrasting environmental conditions. In: Nemešová, I. (ed.), Climatic variability and climate change vulnerability and adaptation, Proceedings of the Regional Workshop Prague, 1996, s. 171-186.
- Davidson, S.R., Ashmore, M.R., Garretty, C., : Effects of ozone and water deficit on the growth and physiology of *Fagus sylvatica*. *Forest Ecology and Management*, 51, 1992, 187-193.
- Kunstle, E., Mitscherlich, G.: Photosynthese, Transpiration und Atmung in einem Mischbestand im Schwarzwald. IV. Teil: Bilanz. *Allg. Forst und Jadtg.* 12, 1977, s. 227-239.
- Larcher, W., 1995: *Physiological plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 506 p.
- Le Thiec, D., Dixon, M., Garrec, J.P.: The effects of slightly elevated ozone concentrations and mild drought stress on the physiology and growth of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst. and beech, *Fagus sylvatica* L., in open-top chambers. *New Phytol.* 128, 1994, 671-678.
- Majerčáková, O., Šťastný, P., Faško, P.: Prehľad mimoriadnych hydrologických a meteorologických situácií za ostatné roky. *Vodohospodársky spravodajca* 2-3, 2004, s.10-11
- Masarovičová, E., Štefančík, L., : Some ecophysiological features in sun and shade leaves of tall beech trees. *Biologia Plantarum* 32, 1990, 374 - 387
- Mikkelsen, T.N., Dodell, B. Lütz, C. , : Changes in pigment concentration and composition in Norway spruce induced by long - term exposure to low levels of ozone. *Environmental Pollution* 87, 1995, 197-205.
- Papritz, A., Schneebeli, M., Attinger, W.: Schnelle Transportvorgänge im Wurzelraum. *Lufthaushalt, Luftverschmutzung und Waldschaden in der Schweiz. Ergebnisse aus dem Nationalen Forschungsprogramm 14, Band 6, Belastung von Waldboden.* VDF, Zurich, 1991, s. 33-96.
- Pasuthová, J., Ryšková, L., Uhlířová, H., : Poškození lesních dřevin ozónem. *Práce VÚLHM*, 70, 1987, s. 181-201.
- Pearson, M. and Mansfield. T.A., : Effects of exposure to ozone and water stress on the following season's growth of beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Phytol.* 126, 1994, 511-515.
- Priwitzer, T., : Ekofyziologické štúdium lesných drevín. Dizertačná práca. LVÚ Zvolen, 1999, 138 s.
- Šprtová, M., Marek, M.V., : Vysoké dávky sluneční radiace - významný přirozený stresor fotosyntetické aktivity horských smrčín. *Lesnictví (Forestry)*, (6), 1996, s. 271-276
- Střelcová, K., Kučera, J., Mindáš, J.: Transpirácia smreka na začiatku vegetačného obdobia a možné poškodenie fyziologickým suchom. In: Hortalová, T., Majerčák, J. (eds.), *Transport vody, chemikálií a energie v systéme pôda - rastlina - atmosféra.* Bratislava 1996, s. 62-63.
- Tužinský, L.: Vplyv počasia na zdravotný stav lesov. In: *Výskyt škodlivých činiteľov v lesoch Slovenska za rok 1993 a prognóza ich vývoja na rok 1994.* Zvolen, LVÚ, 1994, s. 1-4.
- Wieser, G., Havránek, W.M., : Ozone uptake in the sun and shade crown of spruce: quantifying the physiological effects of ozone exposure. *Trees* 7, 1993, 227-232