

Retrospektivní sledování působení stresových faktorů na horské smrkové ekosystémy

P. Cudlín, R. Novotný, E. Chmelíková: Retrospective Evaluation of Multiple Stress Impact on the Montane Forest Ecosystems. Život. Prostr., Vol. 34, No. 2, 98–102, 2000.

Crown structure transformation (formation of secondary shoots of different orders in successive series on damaged and/or defoliated branches) is a very sensitive indicator of long-term tree damage processes on the one hand, and of the subsequent regenerative processes on the other hand. Tree crowns on the permanent research plots, situated in air polluted Czech mountains were visually investigated and classified into several categories of crown structure transformation. One or more trees from most frequent categories were selected for investigation of the branch structure transformation. Distinct secondary shoot formation, which compensates a defoliation of primary shoots, indicates overcharging of "stress exceedance starting level". "Significant harmful effect time" can be detected by estimation of the time of termination of annual wood production of primary shoots. Trends of annual wood production time series at the branch base in relation to visually estimated health status of the shoots informs us about possible subsequent development of the tree.

Synergické působení extrémních klimatických výkyvů, dlouhodobé přirozené acidifikace půdy a antropogenních vlivů, především imisní zátěže, má na téměř celém území střední Evropy za následek postupné chřadnutí lesních porostů. Mechanismus poškozování lesních dřevin probíhá jak přímým působením polutantů na asimilační orgány a kořeny rostlin, tak i nepřímým působením, například vlivem změn v komplexu půdních vlastností. Proces poškozování se liší podle typu, intenzity a délky stresového působení a jeho interakce s půdními, klimatickými a dalšími biotickými faktory.

Poškození asimilačních orgánů dřevin má za následek snížení schopnosti rostliny k vlastní sebereprodukci. Rostlina oslabená chronickým, byť slabým působením stresových faktorů, není již po delší době schopna udržet rovnováhu mezi produkčními a degradačními procesy a zajistit tak obnovu všech svých orgánů a musí přistoupit k jejich redukci. Přednost se přitom dává mladším orgánům, a proto dochází u jehličnanů k předčasně ztrátě starších jehlic (Cudlín, Šiffel, 1992).

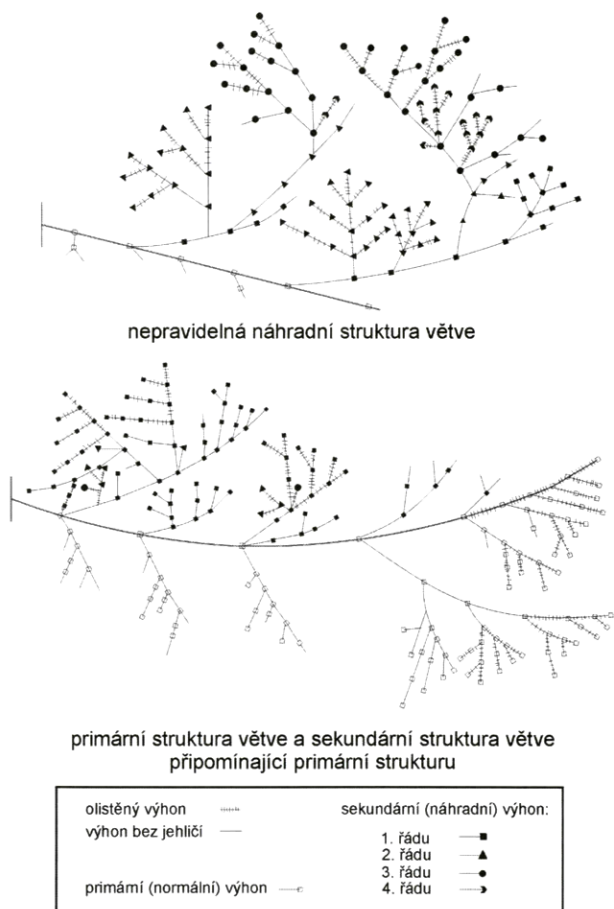
Stres můžeme definovat jako stav, ve kterém vzrůstající tlak na rostlinu vede k destabilizaci jejích fyziologických funkcí; pokud dojde následně k obnovení vnitřní homeostázy, a často též ke zvýšení resistance, mluvíme o *eu-stresu*. Jestliže je vlivem stresového působení překročena adaptační kapacita rostliny, dochází k jejímu poškození, které může skončit i odumřením, jde o tzv. *distres* (Lichtenthaler, 1988). Při studiu reakce smrkových ekosystémů na komplexní působení stresových faktorů je zapotřebí zjistit, ve kterém stádiu reakce na chronické nebo akutní působení těchto faktorů se sledovaný porost nachází.

Naším cílem bylo nalézt a ověřit možnosti využití vybraných indikátorů pro stanovení, kdy došlo ke klíčovému momentům z hlediska odpovědi lesního ekosystému na komplexní působení stresových faktorů (překročení vnitřní tolerance systému, významnému poškození systému, doby, po kterou probíhá průběžná regenerace poškozovaných struktur) a jaký bude další pravděpodobný vývoj sledovaných porostů (vyčerpání nebo regenerace systému).

Transformace struktury větvení asimilačních orgánů smrku ztepilého

Ze všech sledovaných indikátorů, umožňujících zpětně rekonstruovat reakci horských smrkových ekosystémů na komplexní působení stresových faktorů (např. defoliace koruny, poškození jehlic, výskyt suchých větví, tvar horní části koruny, počet a poškození kořenových špiček, výskyt plodnic ektomykorhizních hub, přirozené zmlazení, změny bylinného patra) se nejlépe osvědčila transformace struktury korun a vzorníkových větví smrku ztepilého (Cudlín a kol., 1999). Průběh degradačních procesů a regeneračních reakcí asimilačních orgánů hlavní složky horských lesních ekosystémů, smrku ztepilého (*Picea abies*), není dost dobře rozlišitelný ani standardními metodami monitoringu lesních porostů, ani pomocí dendrochronologických metod aplikovaných na kmeny smrku. Akutní i chronické působení

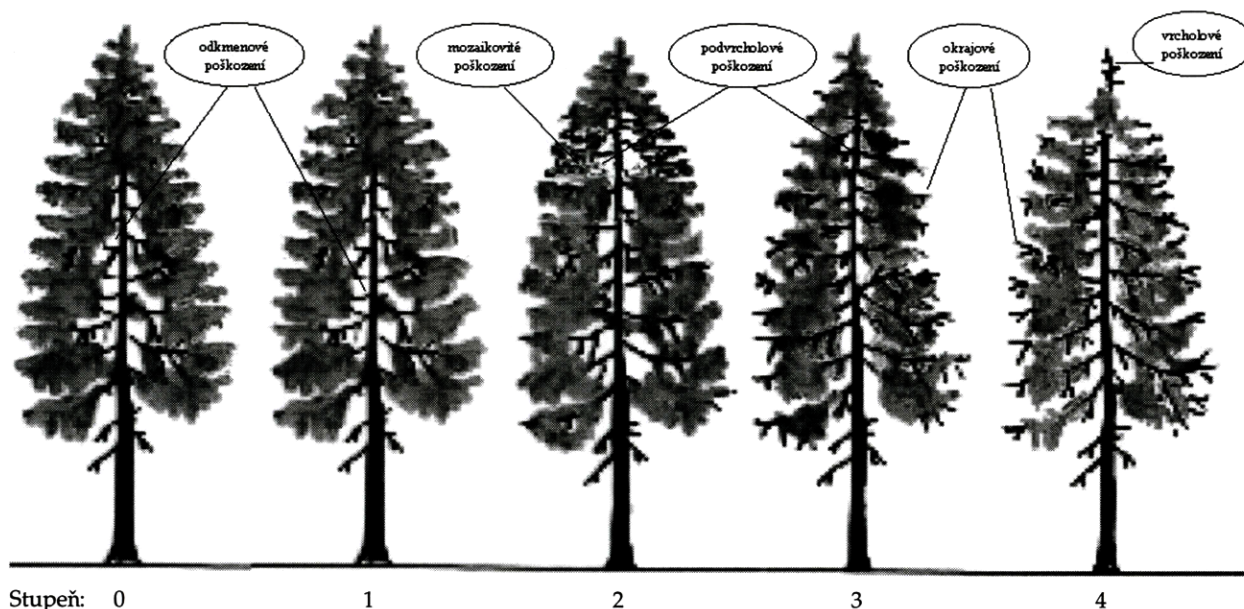
1. Zastoupení primárních a sekundárních výhonů



přírodních i antropogenních stresových faktorů sice způsobuje redukcí přírůstu letokruhu, ale neumožňuje přesnější rekonstrukci vývoje porostu v minulosti. Regenerační potenciál jemných kořenů smrku, stav ektomykorhizních špiček a přirozeného zmlazení porostu poskytuje pouze informace o jeho současné regenerační schopnosti (Cudlín, Chmelíková, 1999).

V průběhu vývoje smrku se tvoří tři typy výhonů, které se liší dobou mezi založením pupene a vyrašením výhonu. *Proleptické výhony* (v některých případech nazývané též *syleptické*) vznikají z pupene založeného v době vegetačním období, *pravidelné (primární)* výhony se tvoří z prezimujícího pupene, založeného v minulém vegetačním období a *náhradní (sekundární)* vyrážejí na dva a více let starém dřevě. Obdobně jako při rozlišování primární a sekundární (tvořené sekundárními výhony vyrůstajícími přímo na kmeni) koruny (Gruber, 1994), běžné u jedle i některých druhů smrku (*Picea sitchensis*), jsme doporučili rozlišovat u smrku primární a sekundární strukturu koruny (obr. 1). Jde tedy o soubor olistěných či neolistěných primárních nebo sekundárních výhonů (Cudlín a kol., 1999). Transformace struktury koruny je

2. Typy transformace koruny smrku ztepilého



0 – menší odkmenové nebo mozaikovitě poškození (méně než 20 % sekundárních výhonů),

1 – odkmenové nebo mozaikovitě poškození, nahrazované tvorbou sekundárních výhonů (sekundárních výhonů 21–50 %),

2 – začínající okrajové poškození (suché terminály větví I. řádu), často podvrcholové poškození, většinou v kombinaci s odkmenovým nebo mozaikovitým (sekundárních výhonů 51–80 %),

3 – převládající okrajové poškození, často v kombinaci se zmíněnými typy poškození (sekundárních výhonů 81–99 %),

4 – okrajové poškození u všech větví produkční části koruny, často v kombinaci se zmíněnými typy poškození (sekundárních výhonů 100 %).

tedy proces, při kterém dochází k postupnému nahrazování primárních výhonů sekundárními výhony.

Sekundární výhony se tvoří zvláště intenzivně při narušení rovnováhy mezi celkovým množstvím asimilačních orgánů a vnějšími (přísun fotosynteticky aktivního záření) nebo vnitřními (příjem vody a živin) podmínkami pro fotosyntetickou asimilaci. Výskyt sekundárních výhonů není tedy specifickým symptomem imisního poškození smrku (Gruber, 1994).

Základní metodou určování typu výhonu (primární, sekundární) je jeho stáří vzhledem k "mateřskému dřevu", ze kterého vyrůstá. Vizualně se stáří hodnotí podle odpočítání kroužků od nejmladšího výhonu. Když však nelze (vzhledem k poškození) rozeznat stáří nejmladšího výhonu, lze stáří sledovaného výhonu určit dendrochronologickou analýzou ročních přírůstků.

Analýza transformace struktury korun a vzorníkových větví smrku ztepilého

Na trvalých výzkumných plochách v Krkonoších, Krušných horách, na Šumavě a v Beskydech byly ve

smrkových porostech starších 40 let vyhodnoceny kromě základních charakteristik podle mezinárodního programu *ICP-Forest* (sociální postavení, typ větvení, defoliace, barevné změny jehlic a další) tvar horní části koruny, defoliace primární struktury, způsob poškození a výskyt sekundárních výhonů (jen u střední - produkční části koruny). Z posledních dvou charakteristik byl odvozen stupeň transformace koruny (obr. 2):

- *poškození odkmenové*: jehlice chybějí převážně jen na výhonech ve střední části koruny, které vyrůstají na polovině větve, nacházející se blíže ke kmeni,
- *poškození podvrcholové* (nazývané též "okno"): jehlice chybějí na větvích rostoucích těsně pod horní částí koruny,
- *poškození okrajové*: jehlice chybějí na koncích větví; ve skutečnosti jsou odlistěny všechny primární výhony a všechny zelené jehlice vyrůstají již na výhonech sekundárních,
- *poškození vrcholové*: suchá horní část koruny,
- *poškození mozaikovitě* (modřínového typu): více či méně rovnoměrné odlistění větví bez následné tvorby náhradních výhonů; zelené jehlice vyrůstají většinou

jen na posledních ročnících primárních výhonů. U stromů s výrazným poškozením tohoto typu došlo v posledních letech pouze k více či méně rovnoměrnému odlistění, bez následné tvorby sekundárních výhonů. Tento proces není většinou nevratný; trvá-li však více let, strom odumře.

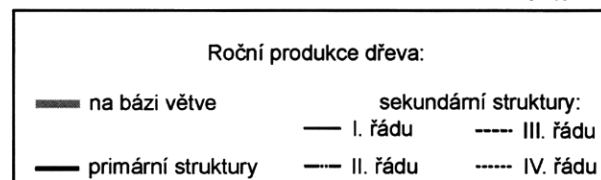
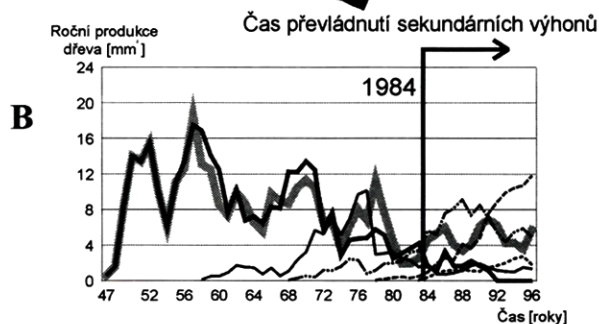
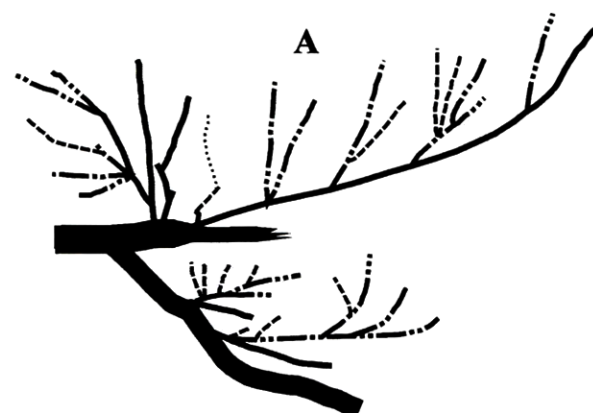
Stupně transformace koruny

- 0 – menší odkmenové nebo mozaikovitě poškození (méně než 20 % sekundárních výhonů),
- 1 – odkmenové nebo mozaikovitě poškození, nahrazované tvorbou sekundárních výhonů (sekundárních výhonů 21–50 %),
- 2 – začínající okrajové poškození (suché terminály větví I. řádu), často podvrcholové poškození, většinou v kombinaci s odkmenovým nebo mozaikovitým (sekundárních výhonů 51–80 %),
- 3 – převládající okrajové poškození, často v kombinaci se zmíněnými typy poškození (sekundárních výhonů 81–99 %),
- 4 – okrajové poškození u všech větví produkční části koruny, často v kombinaci se zmíněnými typy poškození (sekundárních výhonů 100 %).

Pokud bylo zapotřebí detailnější analýzy reakce porostu na komplexní působení stresových faktorů, u pěti vzorníkových stromů reprezentujících nejčastěji se vyskytující typy a stupně transformace koruny byla odebrána jedna větev z návětrné strany z horní části čtvrté pětiny koruny. V místech větvení byly zhotoveny příčné řezy a na nich počítány a změřeny tloušťkové přírůsty. Podle věku byly výhony rozděleny na primární a sekundární (vyrůstající na dvouletém a starším dřevě) výhony následných řádů (Gruber, 1994). Součtem hodnot časových řad "čistých produkci" (tloušťkových přírůstů vytvořených výhonem z vlastní fotosyntetické produkce) výhonů stejného řádu jednotlivých struktur byla získána roční produkce dané struktury. Od doby, kdy hodnoty roční produkce dřeva následné struktury převýší hodnoty produkce primární struktury, nastává situace, kdy je produkce dřeva na bázi větve (místo, kde větev vyrůstá z kmene) zajišťována zejména asimiláty pocházejícími ze sekundárních výhonů. Tuto dobu nazýváme dobou převládnutí sekundární struktury (Cudlín a kol., 1998), obr. 3.

Odhad průběhu reakce jednotlivých stromů na komplexní působení stresových faktorů

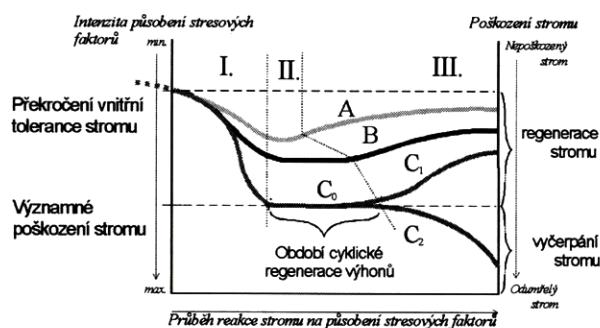
Pro popsání reakce jednotlivých stromů smrku ztepilého na komplexní působení stresových faktorů byly nalezeny indikátory, umožňující rozlišit, zda hladina celkového stresového působení již překročila vnitřní toleranci stromu, zda již způsobila jeho významné poško-



3. A – Schéma rozložení primárních výhonů a sekundárních výhonů následných řádů, zjištěných dendrochronologickou analýzou větve smrku ztepilého z trvalé výzkumné plochy Pašerácký chodníček v Krkonoších;

B – roční produkce dřeva výhonů tvořících primární strukturu a výhonů tvořících sekundární strukturu následných řádů.

zení, jak dlouho trvá období cyklické regenerace výhonů a zda jsou již patrné nějaké projevy regenerace či úplného vyčerpání stromu. Tyto indikátory byly nejprve nalezeny při detailním rozboru vzorníkových větví (například průběh roční produkce dřeva na bázi větve, převládnutí sekundárních výhonů v roční produkci dřeva, ukončení produkce dřeva primární struktury) a druhotně byly odvozeny i pro znaky pozorovatelné dalekohledem na celých korunách (například defoliace primární struktury, procento zastoupení sekundárních výhonů a typy a stupně transformace koruny). Umožňují nám pro každý studovaný strom přibližně rekonstruovat průběh reakce na působení stresových faktorů v po-



4. Průběh reakce smrku ztepilého na působení stresových faktorů:

A – Reakce stromů na krátkodobé stresové působení, které překročilo vnitřní toleranci stromu; poškozené asimilační orgány byly brzy téměř zcela nahrazeny regeneračními procesy.
 B – Reakce stromů na déle trvající stresové působení, které překročilo vnitřní toleranci stromu; poškozené asimilační orgány byly postupně do značné míry nahrazeny regeneračními procesy po kratším či delším období cyklické regenerace výhonů.

C – Reakce stromů na chronické stresové působení, které způsobilo významné poškození stromu; delší dobu trvající období cyklické regenerace výhonů může skončit úplným vyčerpáním a odumřením stromu anebo postupnou regenerací asimilačních orgánů.

I. Období reakce stromů na stresové působení, které překročilo vnitřní toleranci stromu, kdy procesy poškození převažují dočasně nad regeneračními.

II. Období cyklické regenerace výhonů – období, kdy procesy poškození jsou v rovnováze s regeneračními.

III. Období, kdy buďto převažují regenerační procesy, anebo dochází k úplnému vyčerpání a odumření stromu.

sledních 30 až 40 letech (podle stáří větve) a určit místo, kde se právě teď strom nalézá na příslušné hypotetické křivce. Tyto křivky popisují různé typy reakcí jednotlivých stromů na konkrétní kombinaci přírodních a antropogenních stresových faktorů (obr. 4).

Využití v lesnictví

Přiřazení stromu k určitému typu reakce na stresové působení umožňuje přesnější prognózu jeho dalšího vývoje. Retrospektivní charakter získaných dat poskytuje dobré podklady pro upřesnění dosavadních pásem ohrožení A, B, C, D (A – nejohroženější, D – neohroženě), do kterých jsou rozčleněny všechny lesní porosty v naší republice. V minulém roce byla pomocí této metody na Šumavě potvrzena naše hypotéza, že lýkožrout smrkový upřednostňuje při náletu stromy s více transformovanou strukturou koruny, tedy stromy v minulosti poškozené, které musely nahradit ztráty asimilačního aparátu intenzivní tvorbou sekundárních výhonů (Havlíček a kol.,

2000). Popsaná metoda je dobrým základem pro nový přístup k určování škod na produkci lesních porostů způsobených nutností nahrazovat (často i několikrát) i silné větve s asimilačními orgány, které byly poškozeny nadměrným působením stresových faktorů.

Literatura

- Cudlín, P., Chmelíková, E., 1999: Fine Root Regenerative Potential of Montane Norway Spruce Under Pollution Impact. *Phyton*, 39, p. 143–147.
- Cudlín, P., Šiffel, P., 1992: Interrelationships Between Responses of the Assimilative Apparatus and Root System of Norway Spruce in a Mountain Forests Stressed by Air Pollution. In: Proc. Sem. Industrial Pollution Damage of Forest Ecosystem in ČSFR, Federal Committee for Environment, Prague, p. 23–26.
- Cudlín, P., Novotný, R., Chmelíková, E., 1999: Recognition of Stages of Montane Norway Spruce Response to Multiple Stress Impact Using Crown and Branch Structure Transformation Analysis. *Phyton*, 39, p. 149–153.
- Cudlín, P., Novotný, R., Chmelíková, E., Falta, V., 1998: Hodnocení stresového působení environmentálních faktorů na horské lesní ekosystémy Krkonoš. In: Proc. Int. Conf. Geoekologické problémy Karkonoszy, Acarus, Poznań, p. 169–175.
- Gruber, F., 1994: Morphology of Coniferous Trees: Possible Effects of Soil Acidification on the Morphology of Norway Spruce and Silver Fir. In: Godbold, D. L., Huttermann, A. (eds): Effects of Acid Rain on Forest Processes, Wiley-Liss, New York, p. 265–324.
- Havlíček, F., Moravec, I., Cudlín, P., 2000: Vliv zdravotního stavu smrku ztepilého na první sezónní nálet lýkožrouta smrkového. In: Podrázský, V., Vacek, S., Ulbrichtová, I. (eds): Monitoring, výzkum a management ekosystémů Národního parku Šumava. Sborník z celostátní konference. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, p. 66–69.
- Lichtenthaler, H. K., 1988: In Vivo Chlorophyll Fluorescence as a Tool for Stress Detection in Plants. In: Lichtenthaler, H. K.: Applications of Chlorophyll Fluorescence of Photosynthetic Research, Stress Physiology, Hydrology and Remote Sensing, Kluwer Academic Publ., London et Dordrecht, p. 129–142.

RNDr. Pavel Cudlín, CSc. (1951), vědecký pracovník Ústavu ekologie krajiny AV ČR, Na sádkách 7, 370 05 České Budějovice. E-mail: pavelcu@dale.uek.cas.cz

Ing. Radek Novotný, PhD. (1968), vědecký pracovník Ústavu ekologie krajiny AV ČR, Na sádkách 7, 370 05 České Budějovice. E-mail: novotny@dale.uek.cas.cz

Ing. Ewa Chmelíková (1963), vědecko-technická pracovnice Ústavu ekologie krajiny AV ČR, Na sádkách 7, 370 05 České Budějovice