

WILLIAMSON M. J. 1966. Premature abscission of white oak acorn crops. *Forest Science* 12: 19–21.

ŻELAWSKI W. 1954. Czynniki termiczny i świetlny w okresie budzenia się pączków na wiosnę. *Sylwan* 98(6): 483–484.

## GENERATIVE PHASE IN ONTOGENESIS

### Summary

Various features of generative development of two main European species of oaks, i.e. *Quercus robur* and *Q. petraea* were evaluated in the chapter. An attention was drawn to the juvenility phenomenon defined as a period from zygote stage to the first flower induction. The length of juvenile period depends on genotype and environmental variables, and precocious flowering of *Quercus robur* was noticed at 4–6 years of age. The short description of active period was given including girth and height increments, leaf development and bud formation. Six types of buds can be distinguished in oaks: leaf, leaf-male, male, leaf-female, leaf-hermaphrodite and dormant, and an attention was drawn to the morphological and functional aspects of inflorescences and flowers and their distribution on shoots and in the crown.

Seasonal course of flower bud induction and development was discussed in connection with the seasonal vegetative growth processes, giving a description of time table for microsporogenesis, pollen formation and ripening, pollination and fertilization. The generative cycle from flower induction to seed maturation needs two growing seasons to be completed in oaks from the subgenera *Quercus* (*Lepidobalanus*), and three subsequent growing seasons in oaks from the subgenera *Erythrobalanus* are needed.

The production of male and female flowers in oaks depends on stand age, stem diameter and crown volume. Abundant seed crops in *Q. robur* and *Q. petraea* are observed periodically, even 8–10 years, and it is most likely a result of mass male flower injuries done by *Tortrix viridiana*. As a consequence a lack of pollen and female flower decay is observed. Several oak clonal and seedling seed orchards were established in different countries to produce acorns. Clonal seed orchards were much more effective and could produce acorns for 30 years in the amount of 260 kg per year on average.

BARBARA KIELISZEWSKA-ROKICKA

## 4.3. WYMIANA GAZOWA I GOSPODARKA WODNA

W lasach liściastych strefy umiarkowanej wymiana gazowa jest zjawiskiem sezonowym, zarówno z powodu sezonowości wegetacji, jak i z powodu zmie-

nających się w ciągu roku warunków klimatycznych. Na procesy wymiany gazowej wpływ mają także dobowe zmiany warunków środowiska. Badania wymiany gazowej prowadzone na poziomie liści służą do tworzenia modeli na poziomie drzewostanów w celu porównania wydajności fotosyntetycznej różnych gatunków żyjących w określonych warunkach, a także w celu przewidywania reakcji poszczególnych gatunków i całych drzewostanów na globalne zmiany atmosferyczne i klimatyczne.

### 4.3.1. WYMIANA GAZOWA

#### 4.3.1.1. Zdolność asymilacyjna

Zdolność asymilacyjną drzew określa maksymalne natężenie fotosyntezy netto ( $P_{Nmax}$ ), czyli szybkość pobierania  $CO_2$  przez określoną powierzchnię lub masę liści w określonym czasie w optymalnych warunkach środowiska (natężenie promieniowania świetlnego, temperatura, wilgotność gleby, stężenie  $CO_2$  w powietrzu), z uwzględnieniem strat  $CO_2$  w procesie oddychania. W ekofizjologii maksymalne natężenie fotosyntezy nazywa się pojemnością fotosyntetyczną (OLEKSYN 1999). Na zdolność asymilacyjną wpływają przede wszystkim czynniki wewnętrzne, czyli struktura morfologiczna i anatomiczna liści, zawartość chlorofilu, liczba i wielkość szparek, uwodnienie liści, aktywność enzymów związanych z fotosyntezą oraz funkcjonowanie tkanek transportujących. Wymienione tu cechy zależą od przynależności rośliny do gatunku, odmiany lub ekotypu, a także od stadium rozwoju osobniczego, rozwoju korony drzewa, wieku liści i ich pozycji w koronie (LARCHER 1969). W lasach strefy umiarkowanej dęby wykazują wyższą zdolność asymilacyjną i wyższe przewodnictwo szparkowe niż inne gatunki zasiedlające ten sam teren. Liście w górnej części korony dębu bezszypułkowego w drzewostanie w centralnym rejonie Półwyspu Iberyjskiego, w słoneczne, letnie dni osiągały natężenie fotosyntezy netto równe  $17,8 \mu\text{mol } CO_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Dla porównania, maksimum fotosyntezy netto liści w górnej części korony buka zwyczajnego na tym samym stanowisku określono na  $10,1 \mu\text{mol } CO_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (ARANDA i in. 2000). Pośród 12 gatunków drzew liściastych w rejonie południowych Apalachów dęby (*Quercus coccinea*, *Q. prinus*, *Q. rubra*, *Q. alba*) wykazywały najwyższą zdolność asymilacyjną przy wysycającym natężeniu światła (SULLIVAN i in. 1996). Autorzy stwierdzili, że średnia wartość natężenia fotosyntezy netto liści *Q. coccinea* ( $10,26 \mu\text{mol } CO_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) była około 5 razy wyższa od średniej wartości natężenia fotosyntezy netto liści *Acer pensylvanicum* – gatunku, który na tym terenie wykazywał najniższą aktywność fotosyntetyczną.

Różnice natężenia fotosyntezy między 14 gatunkami drzew hodowanych przez 30 lat w monokulturach na powierzchni doświadczalnej w LZD Siemianice przedstawił OLEKSYN (1999). Maksymalne natężenie fotosyntezy netto dębu szypułkowego, mierzone w sierpniu w liściach z dobrze oświetlonej części korony, wynosiło  $9,5 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  i było wyższe od natężenia fotosyntezy innych gatunków liściastych. Autor uszeregował badane gatunki według zmniejszających się wartości  $P_{N_{\max}}$  następująco: dąb szypułkowy, brzoza brodawkowata, dąb czerwony, grab pospolity, jawor, buk zwyczajny, klon zwyczajny, lipa drobnolistna. Średnie maksymalne natężenie fotosyntezy ( $P_{N_{\max}}$ ) liści dębu szypułkowego z dobrze oświetlonej części koron drzew w drzewostanie w Oxforshire w Wielkiej Brytanii, przy wysycającym natężeniu światła, wynosiło  $10,44 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , podczas gdy  $P_{N_{\max}}$  dobrze oświetlonych liści klonu jaworu na tym samym stanowisku było równe  $3,52 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (MORECROFT i ROBERTS 1999). Liście dębów szypułkowych osiągały maksymalne natężenie fotosyntezy w warunkach wysycenia świetlnego około 50 dni po pęknięciu pąków liściowych i utrzymywały ten poziom aktywności fotosyntetycznej niemal do końca sezonu wegetacyjnego. Obniżenie natężenia fotosyntezy zarejestrowano około 20 dni przez odpadnięciem liści (MORECROFT i ROBERTS 1999).

Mimo wysokiej aktywności fotosyntetycznej dęby nie są drzewami szybko rosnącymi. Dąb szypułkowy rósł wolniej niż towarzyszący mu jawor, a niższa zdolność fotosyntetyczna jaworu była częściowo kompensowana wczesnym, w porównaniu z dębem szypułkowym, rozwojem liści, większą całkowitą powierzchnią liści w stosunku do objętości pnia, a także niższą aktywnością oddychową (MORECROFT i ROBERTS 1999).

Gatunki drzew o wysokiej zdolności asymilacyjnej mają często niższy przyrost biomasy niż gatunki o niskiej zdolności asymilacyjnej, jeśli niższej zdolności asymilacyjnej towarzyszy wyższa efektywność wykorzystania światła przy jego niskim natężeniu (SULLIVAN i in. 1996). Na szybkość fotosyntezy wpływają znacząco czynniki zewnętrzne, takie jak rodzaj i natężenie światła docierającego do liści, stężenie dwutlenku węgla i tlenu w najbliższym otoczeniu liścia, temperatura otoczenia, a także dostępność wody i składników odżywczych.

#### 4.3.1.2. Czynniki zewnętrzne fotosyntezy

##### 4.3.1.2.1. ŚWIATŁO

W bezchmurny, słoneczny dzień natężenie światła fotosyntetycznie aktywnego (400–700 nm) padającego na powierzchnię Ziemi wynosi około  $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Zróżnicowane warunki świetlne, szczególnie w środowisku leśnym, wywołują

adaptację liści położonych w różnych częściach korony drzewa lub drzewostanu. Rośliny lub pędy rosnące w cieniu wytwarzają tak zwane liście cieniste, których budowa morfologiczna, anatomiczna i cechy biochemiczne są przystosowane do absorpcji światła w warunkach zacienienia i różnią się zasadniczo od liści rosnących w dobrze oświetlonej części korony lub drzewostanu, zwanych liśćmi słonecznymi. Liście rozwijające się przy ograniczonym dostępie światła wykazują szereg szczególnych właściwości, jak na przykład większą specyficzną powierzchnię (SLA = Specific Leaf Area; iloraz powierzchni liści do ich masy) czy mniejszą liczbę szparek w porównaniu z liśćmi dobrze oświetlonymi. Liście cieniste cechuje niższa zdolność asymilacyjna niż liście słoneczne (tab. 1), ale osiągają one maksymalne natężenie fotosyntezy przy niższym natężeniu światła.

Dęby europejskie (*Quercus robur*, *Q. petraea*) są opisywane w literaturze jako gatunki światłolubne. Ten punkt widzenia dominuje w leśnictwie niemieckim, które stosuje z zasady hodowlę dębów z nasion lub sadzonek na otwartych przestrzeniach. Istnieją liczne dowody wskazujące, że siewki dębów rosnące w cieniu starych drzew mają ograniczony wzrost lub nawet zamierają w ciągu kilku lat. Potwierdziły to między innymi wyniki doświadczeń RÖHRIGA (1967), który zaobserwował, że siewki dębów hodowane przez 2 lata w niewielkim cieniu (78% względnej intensywności światła = 78% pełnego światła dziennego) wykazywały znaczącą redukcję długości i średnicy pędów oraz ich suchej masy. Zgodnie z tymi wynikami naturalne odnowienia w drzewostanach dębowych mogą być możliwe jedynie w lukach między drzewami lub w miejscach o przerzedzonym sklepieniu lasu (LÜPKE 1987). W tym drugim przypadku drzewa macierzyste muszą być usunięte w ciągu 3–5 lat po ukazaniu się siewek.

Tabela 1.

Natężenie fotosyntezy ( $P_N$ ) liści dębu szypułkowego (*Quercus robur*) i jaworu (*Acer pseudo-platanus*) w zależności od położenia liści w koronie drzewa, przy wysycającym i bliskim wysycenia natężeniu światła [(fotosyntetyczna gęstość strumienia fotonów – photosynthetic photon flux density (PPFD)] (wg MORECROFTA i ROBERTSA 1999)

| Gatunek                     | Pozycja liści w koronie | $P_N$  |   |
|-----------------------------|-------------------------|--|---|
|                             |                         | ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )<br>(PPFD 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) | ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )<br>(PPFD 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) |
| <i>Quercus robur</i>        | góra                    | 9,23 ± 0,31  | 10,44 ± 0,32  |
| <i>Quercus robur</i>        | środek                  | 6,19 ± 0,46  | 6,63 ± 0,83   |
| <i>Quercus robur</i>        | dół                     | 6,31 ± 0,93  | –   |
| <i>Acer pseudo-platanus</i> | góra                    | 3,40 ± 0,19  | 3,52 ± 0,25   |

W przeciwieństwie do powyższych obserwacji, inne badania wykazały znaczną tolerancję młodych dębów na zacinienie. JARVIS (1964) stwierdził, że zacinienie młodych siewek dębu bezszypułkowego w pierwszym roku życia powodowało, w porównaniu z siewkami niezacienionymi, większy wzrost pędów na wysokość, większą całkowitą powierzchnię liści, specyficzną powierzchnię liści oraz zawartość chlorofilu. Jednocześnie u siewek zacienionych obserwowano zmniejszenie natężenia fotosyntezy i względnej prędkości wzrostu oraz zmniejszenie masy korzeni. Zacinienie nie miało wpływu na masę pędów. Siewki osiągały maksymalne wartości natężenia fotosyntezy netto i względnej prędkości wzrostu w sierpniu, przy 56% intensywności światła, podczas gdy siewki rosnące w pełnym świetle dziennym wykazywały znacznie niższe wartości tych parametrów. Na podstawie tych wyników JARVIS (1964) wnioskował, że siewki dębu bezszypułkowego mogą adaptować się do warunków zacinienia w podobnym stopniu, jak wiele roślin cienistych oraz że ten gatunek dębu jest nietolerancyjny na działanie intensywnego światła. Podobne wnioski wyciągnęli ZIEGENHAGEN i KAUSCH (1993) na podstawie wyników doświadczeń prowadzonych na dębach rosnących w warunkach sztucznego zacinienia. Według tych autorów optimum oświetlenia dla

Tabela 2.  
Różnice morfologiczne i biochemiczne liści siewek *Quercus robur* rosnących na otwartej przestrzeni i w 50% zacinieniu. Liście pobrano 16 sierpnia 1994 roku (wg G ROSSA i in. 1996)

| Cechy morfologiczne i biochemiczne liści                   | Siewki niezacienione | Siewki zacienione |
|--|----------------------|-------------------|
| Średnia powierzchnia liści (cm <sup>2</sup> )              | 33,10                | 53,43             |
| Średnia sucha masa liści (g)                               | 0,278                | 0,348             |
| Stosunek suchej masy do powierzchni (mg cm <sup>-2</sup> ) | 8,4                  | 6,5               |
| Gęstość szparek (liczba mm <sup>-2</sup> )                 |                      |                   |
| – w wierzchołkowej części liścia                           | 500 ± 64             | 360 ± 16          |
| – w środkowej części liścia                                | 449 ± 70             | 388 ± 37          |
| – u podstawy liścia  | 377 ± 64             | 377 ± 45          |
| Całkowita zawartość chlorofilu (mg g <sup>-1</sup> s. m.)  | 1,20 ± 0,07          | 1,53 ± 0,09       |
| (μg cm <sup>-2</sup> )                                     | 10,11 ± 0,05         | 9,19 ± 0,05       |
| Całkowita zawartość karotenoidów (mg g <sup>-1</sup> s.m.) | 0,216 ± 0,07         | 0,21 ± 0,07       |
| (μg cm <sup>-2</sup> )                                     | 1,82 ±               | 0,061,36 ±        |
| Stosunek zawartości chlorofilu do karotenoidów             | 5,54                 | 6,75              |

0,05

wzrostu 2-letnich siewek dębów stanowi 25% względnej intensywności światła. Natomiast badania ROUSSELA (1972) wykazały, że próg tolerancji na zacinienie dla jednorocznych siewek dębów to 10% względnej intensywności światła.

Pewnej weryfikacji poglądów na temat tolerancji dębów na zacinienie dokonali GROSS i wsp. (1996), którzy badali w ciągu 3 sezonów wegetacyjnych wpływ redukcji promieniowania słonecznego o 50% na parametry fotosyntetyczne i wzrost 2-letnich siewek *Q. robur* i 3-letnich siewek *Q. petraea*. Autorzy wykazali, podobnie jak JARVIS (1964) oraz ZIEGENHAGEN i KAUSCH (1993), adaptację siewek dębów do zacinienia, która wyrażała się zwiększoną powierzchnią liści i ich suchej masy oraz zwiększoną zawartością barwników fotosyntetycznych – chlorofilu i karotenoidów na jednostkę suchej masy liści (tab. 2). Nie stwierdzili natomiast redukcji fotosyntezy netto u siewek rosnących w pełnym oświetleniu, jak podawał JARVIS (1964). Przeciwnie, fotosynteza netto i przewodnictwo szparkowe były niższe u siewek zaciennionych w porównaniu z siewkami rosnącymi na otwartej przestrzeni (tab. 3). W efekcie siewki dębów rosnące w zaciennieniu w ciągu 3 kolejnych sezonów wegetacyjnych miały znacząco niższe przyrosty na grubość w porównaniu z siewkami rosnącymi w pełnym oświetleniu, natomiast nie stwierdzono istotnych różnic w przyroście siewek na wysokość. Brak zgodności wyników uzyskanych przez różnych autorów mógł być efektem różnic wiekowych badanych siewek dębów. Prawdopodobnie na wyniki doświadczeń wpływ miał również dostęp wody.

Tabela 3.

Natężenie światła fotosyntetycznie aktywnego (PAR) i przewodnictwo szparkowe ( $g_w$ ) mierzone w liściach sadzonek dębu szypułkowego (*Qeucus robur*), które rosły w warunkach połowych w pełnym oświetleniu lub w cieniu i nie były podlewane. Pomiary były wykonywane w pochmurne dni (wg GROSSA i in. 1996)

| Dzień | Czas<br>(godziny) | Nie zaciennione                                     |  | Zaciennione   |  |
|-------|-------------------|---|--|---|--|
|       |                   | PAR<br>( $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) | $g_w$<br>( $\text{mol H}_2\text{O}$<br>$\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) | PAR<br>( $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) | $g_w$<br>( $\text{mol H}_2\text{O}$<br>$\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) |
| 7 VII | 10.45             | 440   | $0,88\pm 0,32$   | 190   | $0,60\pm 0,33$   |
| 8 VII | 10.30             | 614   | $1,00\pm 0,27$   | 240   | $0,81\pm 0,26$   |
| 8 VII | 16.50             | 508   | $0,78\pm 0,20$   | 160   | $0,52\pm 0,27$   |
| 24    | VII 12.30         | 430   | $1,29\pm 0,10$   | 1960,74   | $\pm 0,47$   |
| 24    | VII 13.05         | 497   | $1,53\pm 0,26244$  |   | $1,00\pm 0,44$   |

GROSS i wsp. (1996) badali także efektywność fotochemiczną fotosystemu II, wyrażoną stosunkiem fluorescencji zmiennej chlorofilu ( $F_v$ ) do fluorescencji maksymalnej ( $F_m$ ). Wykazali obniżenie wartości  $F_v/F_m$  w liściach siewek obu gatunków w godzinach południowych, zarówno u roślin rosnących w pełnym oświetleniu, jak i u roślin zaciemnionych. Jednocześnie efektywność fotochemiczna ( $F_v/F_m$ ) była niższa u roślin niezaciemnionych niż u zaciemnionych. Świadczy to o działaniu mechanizmu chroniącego aparat fotosyntetyczny przed trwałym uszkodzeniem przez nadmierne promieniowanie świetlne. Pełne odtworzenie  $F_v/F_m$  w godzinach popołudniowych dowodzi skuteczności mechanizmów ochronnych. W ochronie aparatu fotosyntetycznego biorą udział karotenoidy, których całkowita zawartość w liściach siewek rosnących w pełnym świetle słonecznym była wyższa ( $1,82 \mu\text{g cm}^{-2}$ ) niż w liściach siewek zaciemnionych ( $1,36 \mu\text{g cm}^{-2}$ ).

#### 4.3.1.2.2. DWUTLENEK WĘGLA

Dwutlenek węgla odgrywa istotną rolę w fizjologii roślin, ponieważ jest głównym substratem w procesie fotosyntezy, a jego stężenie w stromie chloroplastu wpływa bezpośrednio na aktywność asymilacyjną liści (TAYLOR i TERRY 1984). Niedostateczny dopływ atmosferycznego  $\text{CO}_2$  do chloroplastu może być ważnym czynnikiem ograniczającym aktywność fotosyntetyczną liści. Stężenie  $\text{CO}_2$  wewnątrz chloroplastów zależy od stężenia tego gazu w atmosferze otaczającej liść oraz od funkcjonowania aparatów szparkowych. Zamykanie szparek jest prawdopodobnie głównym czynnikiem ograniczającym dopływ  $\text{CO}_2$  do chloroplastów. Stwierdzono, że w liściach siewek dębów *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. ilex* oraz sadzonek *Populus deltoides*  $\times$  *nigra*, przy dostatecznym nawodnieniu gleby, stężenie  $\text{CO}_2$  w chloroplastach stanowi 35–45% stężenia tego gazu w atmosferze, a stężenie  $\text{CO}_2$  w przestworach międzykomórkowych stanowi 60–70% stężenia  $\text{CO}_2$  w atmosferze (ROUPSARD i in. 1996). Natężenie asymilacji netto ( $P_N$ ) jest funkcją stężenia  $\text{CO}_2$  w przestworach międzykomórkowych liścia i chloroplastach, a każdy czynnik stresowy, który powoduje zamykanie szparek, wpływa na obniżenie dopływu  $\text{CO}_2$  do wnętrza liścia i chloroplastów. W doświadczeniach ROUPSARDA i wsp. (1996) obniżenie potencjału wody liści siewek *Q. petraea* w zakresie od  $-1$  do  $-2,5$  MPa powodowało zmniejszenie stężenia  $\text{CO}_2$  w przestworach międzykomórkowych z  $270$  do  $200 \mu\text{mol mol}^{-1}$  powietrza, a natężenie fotosyntezy z  $8$  do  $2 \mu\text{moli m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (temp. powietrza  $22^\circ\text{C}$ , stężenie  $\text{CO}_2$  w atmosferze  $350 \mu\text{mol mol}^{-1}$  powietrza, gęstość strumienia fotonów  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). W tej samej pracy autorzy stwierdzili, że przy jednakowym poziomie  $\text{CO}_2$  w komórkach i w chloroplastach wyższe natężenie fotosyntezy netto występuje u *Q. petraea* niż u *Q. robur*.

#### 4.3.1.2.2.1. Wpływ podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> na aparaty szparkowe

Dwutlenek węgla pobierany przez rośliny lądowe, jak również większość wody wyparowywanej przez rośliny, przechodzą przez szparki na liściach i innych powierzchniach rośliny. Stopień otwarcia szparek w odpowiedzi na warunki środowiska kontroluje asymilację CO<sub>2</sub> oraz transpirację, a więc determinuje uwodnienie i wzrost roślin.

Badania liści okazów zielnikowych *Quercus robur* wykazały znaczną redukcję gęstości aparatów szparkowych w ciągu ostatnich 150–200 lat (BEERLING i CHALONER 1993). Podobną tendencję zarejestrowali PAOLETTI i GELLINI (1993) u *Q. ilex* oraz MIGLIETTA i RASCHI (1993) u *Q. pubescens*. Autorzy wiąжали to zjawisko ze wzrastającym stężeniem CO<sub>2</sub> w atmosferze. Stężenie CO<sub>2</sub> nie wpływało natomiast na gęstość szparek liści *Q. petraea* (GUEHL i in. 1994) i *Q. rubra* (DIXON i in. 1995).

Powszechnie obserwowaną reakcją liści drzew na zwiększone stężenie CO<sub>2</sub> w atmosferze jest obniżenie przewodnictwa szparkowego, czyli specyficznej dla gatunku zdolności do wymiany gazowej. Podwojenie obecnego stężenia CO<sub>2</sub> może spowodować obniżenie przewodnictwa szparkowego o około 40% (MORISON 1998). Jednakże analiza wyników 2–6-letnich badań pokazała, że podwojenie stężenia CO<sub>2</sub> w atmosferze zmniejsza przewodnictwo szparkowe liści drzew rosnących w strefie umiarkowanej średnio o 21% (MEDLYN i in. 2001). Przewodnictwo szparkowe liści drzew młodych (<10 lat) jest zdecydowanie silniej redukowane niż liści drzew starszych (>10 lat). Wpływ ma także czas trwania eksperymentu i metoda ekspozycji roślin na CO<sub>2</sub>, a także dostępność wody i pokarmów mineralnych.

Doświadczenia prowadzone na terenie Niemiec i Anglii pokazały, że pod wpływem 2–3-letniej ekspozycji na podwyższone stężenie CO<sub>2</sub>, przewodnictwo szparkowe liści siewek dębów *Q. petraea* i *Q. robur* zmniejszało się o około 30% w stosunku do kontroli, a stres wodny pogłębiał ten efekt. Redukcję przewodnictwa szparkowego pod wpływem podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> zarejestrowano u *Q. robur* (PICON i in. 1996a) i *Q. petraea* (PICON i in. 1996b), chociaż inni autorzy nie wykazali wpływu CO<sub>2</sub> na przewodnictwo szparkowe *Q. robur* i *Q. prinus* (BUNCE 1992) oraz *Q. rubra* (DIXON i in. 1995).

Obniżeniu przewodnictwa szparkowego towarzyszy zmniejszenie szybkości transpiracji oraz wzrost efektywności wykorzystania wody na poziomie liścia i całej rośliny. Można oczekiwać, że w wyniku postępującego wzrostu stężenia CO<sub>2</sub> w atmosferze okołozemskiej nastąpi obniżenie transpiracji drzew leśnych i wzrost wilgotności gleby, co może mieć wpływ na wiele procesów ekologicznych,



takich jak mineralizacja materii organicznej w glebie, produktywność drzew, miejscowe zmiany klimatu.

#### 4.3.1.2.2.2. Wpływ podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> na fotosyntezę i wzrost

Średnie stężenie dwutlenku węgla w atmosferze wynosi obecnie około 360  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ , chociaż w czasach poprzedzających rozwój przemysłu kształtowało się prawdopodobnie na poziomie 280  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ . Biorąc pod uwagę nieustanny wzrost poziomu CO<sub>2</sub>, który ocenia się na około 0,4 – 0,5% na rok, przewiduje się, że w roku 2050 stężenie atmosferycznego CO<sub>2</sub> może osiągnąć 530  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ , a w roku 2100 – około 700  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  (np. POST i in. 1990; ROECKNER 1992). Efektem wzrostu stężenia CO<sub>2</sub> oraz innych gazów pochodzenia antropogenicznego w atmosferze okołozemskiej mogą być zmiany klimatu na Ziemi, prowadzące do ogólnego ocieplenia planety i zakłócenia stosunków wodnych. Globalne zmiany składu atmosfery i systemu klimatycznego mogą wyrzucić istotny wpływ na ekosystemy lądowe, a potencjalne oddziaływanie na lasy jest szczególnie ważne z uwagi na ich rolę w globalnym obiegu węgla (POST i in. 1990). Zadajemy sobie pytanie, jak lasy dębowe będą reagowały na wzrastające stężenia CO<sub>2</sub> w atmosferze.

Uważa się, że obecne stężenie CO<sub>2</sub> w atmosferze ogranicza fotosyntezę roślin C<sub>3</sub>. Wiele badań wykazało, że wzrost stężenia CO<sub>2</sub> w atmosferze indukuje zwiększone natężenie fotosyntezy u drzew (CEULEMANS i MOUSSEAU 1994). Jednocześnie drzewa, w tym także dęby, rosnące w atmosferze o podwyższonym stężeniu CO<sub>2</sub> wykazywały wzrost efektywności wykorzystania wody (czyli zdolności asymilacji CO<sub>2</sub> w odniesieniu do jednostki wykorzystywanej w tym procesie wody), wzrost masy liści na jednostkę powierzchni, obniżenie natężenia oddychania i obniżenie stężenia azotu w liściach. Można zatem sądzić, że podwyższone stężenie CO<sub>2</sub> będzie stymulowało wzrost drzew i produktywność lasu. NORBY (1996) podsumował wyniki badań własnych i innych autorów nad wpływem podwyższonego poziomu CO<sub>2</sub> w powietrzu na wzrost i niektóre właściwości fizjologiczne 11 gatunków dębów. Badania te były prowadzone głównie na młodych siewkach i najczęściej wykazywały zwiększoną biomasa roślin hodowanych w obecności podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub>, chociaż na ogół istniały duże różnice międzygatunkowe.

U wielu roślin drzewiastych obserwuje się początkowy wzrost aktywności fotosyntetycznej pod wpływem atmosfery wzbogaconej w CO<sub>2</sub>, ale ten efekt nie utrzymuje się przy długotrwałym działaniu i po pewnym czasie następuje stopniowe obniżenie natężenia tego procesu (CEULEMANS i MOUSSEAU 1994). Wydaje się jednak, że ten schemat nie dotyczy dębów. U wielu gatunków dębów nie ob-

serwowano obniżenia aktywności fotosyntetycznej po długoterminowej ekspozycji na podwyższone stężenie CO<sub>2</sub> (GUNDERSON i in. 1993; CEULEMANS i MOUSSEAU 1994), chociaż wyniki badań są niejednoznaczne. U siewek *Quercus robur* rosnących od chwili skielkowania w atmosferze o podwyższonym stężeniu CO<sub>2</sub> (700 μmol mol<sup>-1</sup>) szybkość fotosyntezy netto liści była o 220% wyższa w stosunku do siewek kontrolnych, hodowanych przy stężeniu 350 μmol mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>. Jednak po 130 dniach hodowli biomasa całych roślin hodowanych w warunkach podwyższonego i normalnego stężenia CO<sub>2</sub> nie różniła się istotnie (GEORGE i in. 1996). Jednocześnie u roślin hodowanych przy podwyższonym poziomie CO<sub>2</sub> stwierdzono obniżenie aktywności enzymatycznej Rubisco (karboksylaza rybulozo-1,5-bisfosforanu) i zdolności oksydacyjnej frakcji mitochondrialnej oraz zwiększoną akumulację sacharozy i skrobi w liściach. Obniżenie aktywności Rubisco może być spowodowane akumulacją węglowodanów. Wykazano, że w komórkach fotosyntetyzujących cukry kontrolują ekspresję genów kodujących syntezę małej podjednostki Rubisco (SHEEN 1990; VAN OOSTEN i BESFORD 1994). Obniżenie aktywności Rubisco uważane jest za biochemiczny mechanizm w procesie przystosowywania fotosyntezy do podwyższonego poziomu CO<sub>2</sub> (BOWES 1991). Zahamowaniu aktywności Rubisco w chloroplastach dębów towarzyszyło zmniejszenie ilości azotu i rozpuszczalnych białek, zatem GEORGE i wsp. (1996) sugerowali, że obniżona aktywność enzymatyczna jest związana ze zmniejszeniem ilości enzymu.

Przeciwne wyniki w doświadczeniach z siewkami dębu szypułkowego uzyskali ATKINSON i wsp. (1997). Autorzy ci wykazali, że po 10 miesiącach wzrostu w obecności podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> natężenie asymilacji było 2 razy wyższe niż u siewek rosnących przy normalnym stężeniu CO<sub>2</sub>, sucha masa liści wzrosła o 130%, pędów o 356%, a korzeni o 219%. Po 19 miesiącach w liściach siewek dębu ekspozycyjnych na działanie podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> stwierdzono wzrost ilości Rubisco w stosunku do kontroli, podczas gdy w hodowanych w tych samych warunkach klonach dzikiej czereśni ilość Rubisco obniżyła się pod wpływem podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub>. W doświadczeniu ATKINSONA i wsp. (1997) siewki dębu były inokulowane grzybem ektomikoryzowym *Thelephora terrestris*, co niewątpliwie mogło mieć znaczący wpływ na końcowy wynik. Ektomikoryzy i ektomikoryzowa grzybnia ekstrapatrykalna są silnymi akceptorami węglowodanów wyprodukowanych w procesie fotosyntezy (SMITH i READ 1997). VIVIN i GUEHL (1997) stwierdzili znaczący transport izotopu węgla, pobranego w postaci <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>, przez siewki dębu szypułkowego do najdrobniejszych korzeni, które przekształcane są w ektomikoryzy. ATKINSON i wsp. (1997) zarejestrowali ponad 3-krotny przyrost długości i biomasy korzeni siewek rosnących przez 10 miesięcy

Tabela 4.

Wpływ podwyższonego stężenia CO<sub>2</sub> (przez 1 sezon wegetacyjny) na wzrost i efektywność wykorzystania wody (WUE) w warunkach optymalnej wilgotności gleby i w warunkach suszy

| Cechy dębów | Dąb szypułkowy<br>(GUEHL i in. 1994) |              | Dąb bezszypułkowy<br>(PICON i in. 1996a) |              |
|-------------|--------------------------------------|--------------|--|--------------|
|             | podlewane                            | niepodlewane | podlewane                                | niepodlewane |
| Wzrost (%)  | 138                                  | 47           | 39                                       | 0            |
| WUE         | 112                                  | 21           | 47                                       | 18           |

w atmosferze o podwyższonym stężeniu CO<sub>2</sub>, w porównaniu z kontrolą. Podwyższony poziom CO<sub>2</sub> w atmosferze stymulował też rozwój symbiozy mikoryzowej (O'NEILL i in. 1987). Odpływ węglowodanów do najdrobniejszych korzeni i grzybni zewnętrznej prawdopodobnie ograniczył akumulację cukrów w liściach, a ilość Rubisco nie tylko nie została zmniejszona, lecz wzrosła. ÉPRON i wsp. (1994) nie stwierdzili obniżenia aktywności fotosyntetycznej dębu bezszypułkowego w odpowiedzi na długotrwałe działanie CO<sub>2</sub>.

Wzrost dębów w atmosferze o podwyższonym stężeniu CO<sub>2</sub> zależy od dostępności wody i pierwiastków odżywczych, szczególnie azotu i fosforu, a także od fizjologicznych wymagań poszczególnych gatunków (NORBY 1996). W warunkach stresu wodnego wpływ CO<sub>2</sub> na wzrost siewek i efektywność wykorzystania wody jest zdecydowanie słabszy niż w warunkach optymalnej wilgotności gleby (tab. 4). Wzbogacenie atmosfery w CO<sub>2</sub> powoduje u drzew, w tym również u gatunków z rodzaju *Quercus*, niewielkie obniżenie natężenia oddychania liści (AMTHOR 2000).

#### 4.3.1.2.3. TEMPERATURA

##### 4.3.1.2.3.1. Temperatura liści

Temperatura liści może wpływać na fotosyntezę i oddychanie bezpośrednio – przez aktywację lub hamowanie enzymów związanych z tymi procesami, a także pośrednio – przez regulację ruchów szparek, szybkości dyfuzji CO<sub>2</sub> i translokacji węglowodanów (LARCHER 1969). Dla drzew liściastych strefy umiarkowanej minimalną temperaturę, przy której zachodzi fotosynteza netto (punkt kompensacyjny dla niskiej temperatury) określa się na –3 do –1°C, temperaturę optymalną dla natężenia fotosyntezy – na 15 do 25°C, a maksymalną temperaturę, przy której pobierany jest dwutlenek węgla – na 40 do 45°C (LARCHER 1975).

Temperatura wpływa na reakcje fazy ciemnej fotosyntezy, natomiast procesy fotochemiczne fotosyntezy są prawie niezależne od temperatury. Efektywność

fotocchemiczna fotosystemu II ( $F_v/F_m$ ) u drzew liściastych strefy umiarkowanej jest stabilna dla danego gatunku w zakresie temperatur 10–32°C i obniża się między 32 i 38°C. Temperatura krytyczna dla stabilności fotosystemu II oscyluje wokół 47°C i nie wykazuje różnic gatunkowych (DREYER i in. 2001). Kluczowymi parametrami fotosyntezy, które służą do porównania wydajności fotosyntetycznej między gatunkami są: a) natężenie fotosyntezy netto ( $P_N$ ), b) maksymalna szybkość karboksylacji ( $V_{cmax}$ ), c) szybkość transportu elektronów przy wysyceniu światłem ( $J_{max}$ ), d) oddychanie ciemniowe ( $R_d$ ).

Maksymalne natężenie fotosyntezy netto w liściach *Quercus petraea* przy wysycającym stężeniu  $CO_2$  wzrasta znacząco wraz ze wzrostem temperatury, od  $6 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  przy 10°C do  $36 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  przy temperaturze około 30°C (DREYER i in. 2001). Powyżej 30°C nie obserwowano wzrostu natężenia fotosyntezy. Badania porównawcze wpływu temperatury na szybkość procesu karboksylacji ( $V_{cmax}$ ) oraz szybkość procesu transportu elektronów ( $J_{max}$ ) w liściach kilku gatunków drzew leśnych strefy umiarkowanej wykazały, że optymalna temperatura dla przebiegu tych procesów była najwyższa w przypadku *Q. robur* i *Q. petraea*, a najniższa w przypadku *Acer pseudoplatanus* i *Fraxinus excelsior*. Powyższe wyniki wskazują, że dęby *Q. robur* i *Q. petraea* mają potencjalną zdolność do życia w ciepłym klimacie (ROUPSARD i in. 1996).

#### 4.3.1.2.3.2. Temperatura ryzosfery

Temperatura korzeni jest ważnym, choć czasami niedocenianym czynnikiem wpływającym na wzrost i żywotność drzew. Badania specyficznego optimum temperatury korzenia drzew prowadzono głównie w celu określenia optymalnych warunków dla wzrostu siewek drzew leśnych w szkółkach lub w celu doboru odpowiednich drzew ozdobnych tolerancyjnych na podwyższone temperatury gleby (30°C) panujące w okresie letnim w miastach. Jako wskaźniki optimum temperatury korzeni stosuje się parametry wzrostowe (wzrost pędów, akumulacja suchej masy) i fotosyntetyczne (fotosynteza netto, przewodnictwo szparkowe) rośliny. LYR i GARBE (1995) oraz LYR (1996) badali reakcje wzrostowe 1-letnich siewek kilku gatunków drzew leśnych strefy umiarkowanej w układzie doświadczalnym, przy stałej temperaturze części nadziemnej (18–20°C) i zróżnicowanej temperaturze systemów korzeniowych (5–35°C). Na podstawie przyrostu wysokości pędów oraz całkowitej suchej masy siewek po 4 miesiącach hodowli wskazali optymalną temperaturę korzenia dla poszczególnych gatunków. Dla *Quercus robur* była to temperatura 25°C, chociaż znaczący wzrost siewek tego gatunku autorzy zarejestrowali także przy 30 i 35°C. Autorzy zaliczyli ten gatunek do drzew o wysokim optimum temperatury korzenia.

Wydaje się, że mechanizmy, poprzez które temperatura korzeni niższa od optymalnej wpływa na obniżenie asymilacji dwutlenku węgla i redukcję wzrostu roślin różnią się od mechanizmów działających przy temperaturach wyższych od optymalnych. Niskie temperatury powodują obniżenie aktywności oddechowej korzeni, spowolniony metabolizm, niską zdolność biosyntetyczną. Jednym z efektów niskiej temperatury korzeni jest zmniejszona penetracja wody z gleby do korzeni, w związku ze zwiększoną lepkością wody i plazmy (RUNNING i REID 1980), co z kolei może być przyczyną obniżonej fotosyntezy i transpiracji. Jednakże taki efekt wydaje się być prawdopodobny poniżej 7°C (HAVRANEK 1972).

Liście *Q. robur* i *F. sylvatica*, rosnących w temperaturze 5–15°C, są małe i ciemnozielone, co nie wydaje się być spowodowane deficytem wody lub pokarmów mineralnych. Główną przyczyną powolnego wzrostu roślin w tym zakresie temperatur jest prawdopodobnie zmniejszone dostarczanie hormonów (cytokininy, gibereliny) przez korzenie do pędów, powiązane, być może, ze zwiększoną produkcją kwasu abscysynowego (ABA). Chłodzenie systemu korzeniowego powodowało obniżenie poziomu auksyny (IAA) i wzrost stężenia ABA w pędach *Pinus sylvestris*, a zwiększona produkcja ABA powoduje generalnie obniżenie przewodnictwa szparkowego i fotosyntezy roślin (MENYAILO i in. 1980, za: JOHNSON 1987). Jednakże długotrwała redukcja fotosyntezy jest prawdopodobnie wynikiem wpływu kilku czynników, wśród których, poza poziomem ABA, istotny jest zwiększony poziom cukrów w liściach. Ograniczony wzrost pędów, spowodowany niskim poziomem hormonów oraz wysoką aktywnością fotosyntetyczną liści (w temperaturze 20°C), powoduje nagromadzenie węglowodanów w pędach. Z kolei niska temperatura korzeni i obniżony metabolizm ograniczają ich zdolność do odbierania węglowodanów (DELUCIA 1986).

#### 4.3.2. GOSPODARKA WODNA

Dostępność wody jest głównym czynnikiem ograniczającym produktywność lasów. Nawet w wilgotnych regionach, takich jak północna Europa, krótkie okresy niskich stanów wodnych mogą być przyczyną zmniejszenia akumulacji biomasy, a w niektórych częściach kontynentu, takich jak kraje basenu Morza Śródziemnego, a szczególnie Półwysep Iberyjski, susza jest uważana za jedną z głównych przyczyn zamierania lasów (ARANDA i in. 2000). Stres wodny powoduje obniżenie potencjału wody w roślinie, w tym także w tkankach asymilujących i wpływa niekorzystnie na procesy fotosyntezy. Dęby uważane są za drzewa stosunkowo tolerancyjne na suszę (np. ÉPRON i DREYER 1993; ABRAMS 1990). Jednakże w obrębie rodzaju *Quercus* istnieją duże zróżnicowania pod względem zapo-

trzebowania na wodę, a gatunki tego rodzaju zasiedlają bardzo różne siedliska – od stanowisk podmokłych, okresowo zalewanych, do miejsc bardzo suchych. DICKSON i TOMLINSON (1996) porównali tolerancję kilku gatunków dębów na stres wodny na podstawie rozpoznania stanowisk, na których najczęściej występują. Dąb szypułkowy został zaliczony do gatunków stosunkowo wrażliwych na stres wodny, a dąb bezszypułkowy do grupy drzew o pośredniej wrażliwości na niedostatek wody (tab. 5). *Q. robur*, który jest bardziej wrażliwy na zamieranie i mniej produktywny w warunkach ograniczonej dostępności wody, prawdopodobnie został sztucznie rozprzestrzeniony poza naturalny zasięg (LÉVY i in. 1992; COCHARD i in. 1992; VIVIN i in. 1993).

Nawet krótkotrwały niedobór wody może znacząco wpłynąć na proces fotosyntezy. Stres wodny wywołany wstrzymaniem nawadniania 4-letnich siewek dębu bezszypułkowego przez 10 dni spowodował obniżenie potencjału wody w liściach, a jednocześnie asymilacja CO<sub>2</sub> oraz stężenie skrobi i sacharozy w liściach były niższe o około 50% w stosunku do kontroli (tab. 6) (ÉPRON i DREYER 1996). Stres wodny, który obniża aktywność fotosyntetyczną, wpływa pośrednio na wzrost drzew. Zatem długotrwałe okresy suszy powodujące silne obniżenie potencjału wodnego mogą poważnie obniżyć wzrost drzew i produkcję biomasy kompleksów leśnych. Stwierdzono, że wzrost obwodu drzew zostaje zahamowany przy potencjale wodnym gleby około -0,4 MPa. Wzrost pędów dębu szypułkowego na wysokość został ograniczony o 50% przy potencjale wodnym około -0,6 MPa, a całkowite zahamowanie wzrostu następowało przy potencjale około -1,15 MPa (AUSSENAC 2000). Podobną reakcję wzrostową w odpowiedzi na stres wodny stwierdził autor u *Fraxinus excelsior*, natomiast wzrost pędów *Pseudotsuga menziesii*, *Eucalyptus camaldulensis* i *Cedrus atlantica* był zahamowany przy potencjale wodnym, odpowiednio, -1,5, -2,2 i -2,4 MPa.

Wiele doniesień analizujących występowanie zamierania dębów w centralnej Europie wskazuje na powiązania tego zjawiska z latami szczególnie ubogimi w deszcz, a badania dendrochronologiczne potwierdziły istnienie silnej korelacji między dostępnością wody i wzrostem drzew (DELATOUR 1990; SIWECKI i UFNALSKI 1998). Zarejestrowano też wyraźną korelację między suszą w 1976 roku a wystąpieniem silnego zamierania *Q. robur* i *Q. petraea* (BECKER i LÉVY 1983).

Chociaż dąb szypułkowy ma stosunkowo wysokie wymagania wobec wody oraz znaczną wrażliwość na stres wodny, to jednak gatunek ten występuje często na stanowiskach z niską podażą wody, na przykład na glebach piaszczystych, ubogich w związki pokarmowe (*Betulo-Quercetum roboris*) lub na płaskowyżach i zboczach wapiennych wzgórz (kserotermiczne lasy dębowe) (KNAPP 1979). Na takich stanowiskach tylko siewki drzew tolerancyjnych na suszę są zdolne do

Tabela 5.  
Porównanie tolerancji różnych gatunków dębów na stres wodny na podstawie rozpoznania stanowisk, na których powszechnie występują (wg DICKSONA i TOMLINSONA 1996)

| Gatunki z rodzaju       | Tolerancja   |
|-------------------------|--------------|
| <i>Q. rubra</i>         | wrażliwy     |
| <i>Q. shumardii</i>     | wrażliwy     |
| <i>Q. robur</i>         | wrażliwy     |
| <i>Q. petraea</i>       | pośredni     |
| <i>Q. velutina</i>      | pośredni     |
| <i>Q. coccinea</i>      | pośredni     |
| <i>Q. macrocarpa</i>    | pośredni     |
| <i>Q. muehlenbergii</i> | pośredni     |
| <i>Q. marilandica</i>   | tolerancyjny |
| <i>Q. stellata</i>      | tolerancyjny |
| <i>Q. laevis</i>        | tolerancyjny |
| <i>Q. gambelli</i>      | tolerancyjny |

Tabela 6.  
Potencjał wodny liści ( $\Psi$ ), asymilacja CO<sub>2</sub> netto ( $P_N$ ) oraz stężenie sacharozy i skrobi w liściach 4-letnich siewek dębu bezszypułkowego rosnących w warunkach kontrolnych i po 10 dniach bez nawadniania (wg ÉPRON i DREYER 1996)

| Traktowanie | $\Psi$ (MPa) | $P_N$ ( $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) | Stężenie sacharozy mg g <sup>-1</sup> s.m. | Stężenie skrobi mg g <sup>-1</sup> s.m. |
|-------------|--------------|--|--|---|
| Kontrola    | -0,2 ± 0,0   | 4,9 ± 0,4  | 30   | 105                                     |
| Stres wodny | -2,3 ± 0,1   | 2,2 ± 0,4  | 18   | 58                                      |

przetrwania okresu juwenilnego i do dalszego rozwoju (patrz także rozdz. 6). Dla porównania, buk (*Fagus sylvatica*) jest wrażliwy na stres wodny i należy do gatunków późnej sukcesji (BAZZAZ 1979). Na stanowiskach o niekorzystnych warunkach wodnych dęby *Q. robur* i *Q. petraea* mają tendencję do dominacji nad bukiem, natomiast na stanowiskach o średnim lub optymalnym zaopatrzeniu w wodę i związki mineralne wykazują mniejszą siłę konkurencyjną niż buk pospolity. Tolerancja dębów na stres wodny jest zróżnicowana nie tylko międzygatunkowo, ale stwierdzono również wewnątrzgatunkowe zróżnicowanie. Na przykład ekotypy *Q. rubra* pochodzące z suchych stanowisk posiadały cechy zwiększające ich tolerancję na suszę w porównaniu z ekotypami ze stanowisk wilgotnych (KU-



BISKE i ABRAMS 1992). Poznanie wymagań gatunków drzew w stosunku do wody oraz mechanizmów ich reakcji na stres wodny są kluczem do prowadzenia skutecznych upraw leśnych.

Drzewa wykazują wiele mechanizmów, morfologicznych i fizjologicznych, regulujących zawartość wody w tkankach i przystosowujących je do życia w warunkach stresu wodnego. Mechanizmy morfologiczno-anatomiczne zwiększające tolerancję na suszę u wielu roślin obejmują zmniejszenie powierzchni liści i wzrost grubości kutykuli, a także większą gęstość i mniejsze rozmiary aparatów szparkowych.

Ważną adaptacją gatunków tolerancyjnych na suszę jest ich zdolność do unikania stresu wodnego poprzez rozwój głębokiego systemu korzeniowego (DICKSON i TOMLINSON 1996). Dęby wykształcają zwykle korzeń palowy, ale gatunki tolerancyjne na suszę wykształcają większą sumaryczną długość korzeni na jednostkę powierzchni liści niż gatunki wrażliwe. U dębów korzeń palowy lub korzenie boczne zwykle rosną na głębokość 3–5 m, ale mogą dochodzić do 25 m lub głębiej (STONE i KALISZ 1991). Zdolność do zwiększonego wzrostu systemu korzeniowego i zwiększonej produkcji drobnych korzeni jest ważną cechą dla pobierania pokarmów mineralnych z gleby i może być też czynnikiem zwiększającym tolerancję na suszę. *Q. robur* i *Q. petraea*, w porównaniu z dębami bardzo wrażliwymi na niedobór wody, utrzymują znaczną szybkość transpiracji i otwarte szparki przy stosunkowo niskiej wilgotności gleby, co wiąże się najprawdopodobniej właśnie z ich głębokim systemem korzeniowym.

Kwas abscysynowy (ABA), produkowany w korzeniach i w liściach (patrz podrozdz. 4.1), uważany jest za ważny czynnik w reakcjach roślin na stres wodny (HARTUNG i in. 2002). Egzogenny ABA stymuluje obniżenie przewodnictwa szparkowego, podwyższenie potencjału wody w roślinie, obniżenie stężenia CO<sub>2</sub> wewnątrz liści oraz obniżenie natężenia fotosyntezy. W warunkach stresu wodnego u siewek niektórych drzew, w tym także u *Quercus robur* i *Q. petraea* zarejestrowano kilkakrotny wzrost stężenia ABA oraz estru ABA-glukoza w soku ksylemu (SCUILLER 1990, za TRIBOULOT i in. 1996), chociaż nie stwierdzono statystycznie istotnej różnicy stężenia tych związków w ksylemie 30–40-letnich drzew *Q. robur* i *Q. petraea* poddanych stresowi wodnemu, w porównaniu z kontrolą (TRIBOULOT i in. 1996).

U *Q. petraea* silna susza powodowała zwiększoną produkcję biomasy drobnych korzeni oraz zmniejszenie biomasy liści i pnia, stosunku biomasy liści do korzeni drobnych, liczby pąków. Stres wodny w połączeniu z defoliacją 4-letnich drzew *Q. robur* i *Q. petraea* prowadził do redukcji późnego drewna, do ograniczenia drobnych korzeni, a w konsekwencji do zamierania drzew z powodu wysuszenia (GRIEGER i THOMAS 2002).



U *Q. pubescens* stwierdzono, że stres wodny spowodował wśród parametrów wzrostowych jedynie znaczące obniżenie średniej masy pojedynczych pąków, a jednocześnie wzrost elastyczności tkanek, jako przystosowanie do suszy. Jednakże u żadnego z tych gatunków nie zaobserwowano przystosowania osmotycznego, w odpowiedzi na silną suszę. Reakcji takiej nie stwierdzono również u większości odpornych na suszę roślin drzewiastych, rosnących na spadzistych, suchych stanowiskach w Austrii i w rejonie śródziemnomorskim (HINCKLEY i in. 1980). W przypadku nagłego i drastycznego obniżenia dostępu wody przystosowanie osmotyczne siewek *Q. petraea* było mniejsze niż w przypadku stopniowego, wolnego odwadniania, a więc przystosowanie osmotyczne zależy od stopnia stresu (COLLET i GUEHL 1997).

Zmiany klimatu – szczególnie wzrost temperatury i obniżenie dostępności wody, mogą doprowadzić do zmiany produktywności drzew i składu gatunkowego lasów. Chociaż dęby są ogólnie dobrze przystosowane do życia na stanowiskach ciepłych i narażonych na suszę, to jednak deficyt wodny wywołuje u nich reakcje fizjologiczne, które mogą być przyczyną obniżenia ich tolerancji na inne stresy, takie jak zanieczyszczenia powietrza i ataki patogenów.

Polska Akademia Nauk,  
Instytut Dendrologii  
ul. Parkowa 5  
62-035 Kórnik

## LITERATURA

- ABRAMS M. D. 1990. Adaptation and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol.* 7: 227–238.
- AMTHOR J. S. 2000. Direct effect of elevated CO<sub>2</sub> on nocturnal in situ leaf respiration in nine temperate deciduous tree species is small. *Tree Physiol.* 20: 139–144.
- ARANDA I., GIL L., PARDOS J. A. 2000. Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (MATTUSCHKA) LIEBL. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees* 14: 344–352.
- ATKINSON C. J., TAYLOR J. M., WILKINS D., BESFORD R. T. 1997. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on chloroplast components, gas exchange and growth of oak and cherry. *Tree Physiol.* 17: 319–325.
- AUSSENAC G. 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.* 57: 287–301.
- BAZZAZ F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351–372.

- BECKER M., LÉVY G. 1983. Le dépérissement du chêne en Forêt de tronçais. Les causes écologiques. *Ann. Sci. For.* 39: 439–444.
- BEERLING D. J., CHALONER W. G. 1993. The impact of atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature change on stomatal density – observations from *Quercus robur* lammas leaves. *Ann. Bot.* 33: 353–360.
- BOWES G. 1991. Growth at elevated CO<sub>2</sub>: photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant Cell Environ.* 14: 795–806.
- BUNCE J. A. 1992. Stomatal conductance, photosynthesis and respiration of temperate deciduous tree seedlings grown outdoors at an elevated concentration of carbon dioxide. *Plant Cell Environ.* 15: 541–549.
- CEULEMANS R., MOUSSEAU M. 1994. Effect of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants. *New Phytol.* 127: 425–446.
- COCHARD H., BRÉDA N., GRANIER A., AUSSENAC G. 1992. Vulnerability to air embolism and hydraulic architecture of three European oak species (*Quercus petraea* [MATT.] LIEBL., *Q. pubescens* WILLD., *Q. robur* L.). *Ann. Sci. For.* 49: 225–233.
- COLLET C., GUEHL J. M. 1997. Osmotic adjustment in sessile oak seedlings in response to drought. *Ann. Sci. For.* 54: 389–394.
- DELATOUR C. 1990. Dépérissements des chênes et pathogènes. *Rev. For. Fr.* 42: 182–185.
- DELUCIA A. H. 1986. Effect of low root temperature on net photosynthesis, stomatal conductance and carbohydrate concentration in Engelmann spruce (*Picea engelmannii* PARRY ex ENGELM) seedlings. *Tree Physiol.* 2: 143–154.
- DICKSON R. E., TOMLINSON P. T. 1996. Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Ann. Sci. For.* 53: 181–196.
- DIXON M., LETHIEC D., GARREC J. P. 1995. The growth and gas exchange responses of soil-planted Norway spruce [*Picea abies* (L.) KARST.] and red oak (*Quercus rubra* L.) exposed to elevated CO<sub>2</sub> and to natural occurring drought. *New Phytol.* 129: 265–273.
- DREYER E., LE ROUX X., MONTPIED P., DAUDET F. A., MASSON F. 2001. Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. *Tree Physiol.* 21: 223–232.
- ÉPRON D., DREYER E. 1993. Long-term effects of drought on photosynthesis of adult oak trees [*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL. and *Quercus robur* L.] in natural stand. *New Phytol.* 125: 381–398.
- ÉPRON D., DREYER E. 1996. Starch and soluble carbohydrates in leaves of water-stressed oak samplings. *Ann. Sci. For.* 53: 263–268.
- ÉPRON D., DREYER E., PICON C., GUEHL J. M. 1994. Relationship between CO<sub>2</sub> dependent on O<sub>2</sub> evolution and photosystem II activity in oak (*Quercus petraea*) trees grown in the field and in seedlings grown in ambient or elevated CO<sub>2</sub>. *Tree Physiol.* 14: 725–733.
- GEORGE V., GERANT D., DIZENGREMEL P. 1996. Photosynthesis, Rubisco activity and mitochondrial malate oxidation in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) seedlings grown under present and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Ann. Sci. For.* 53: 469–474.
- GRIEGER T., THOMAS F. M. 2002. Effects of defoliation and drought stress on biomass partitioning and water relations of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Basis Appl. Ecol.* 3: 171–181.

- GROSS K., HOMLICHER A., WEINREICH A., WAGNER E. 1996. Effect of shade on stomatal conductance, net photosynthesis, photochemical efficiency and growth of oak samplings. *Ann. Sci. For.* 53: 279–290.
- GUEHL J. M., PICON C., AUSSENAC G., GROSS P. 1994. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiol.* 14: 707–724.
- GUNDERSON C. A., NORBY R. J., WULLSCHLEGER S. D. 1993. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during three years of growth in elevated CO<sub>2</sub>: no loss of photosynthetic enhancement. *Plant Cell Environ.* 16: 797–807.
- HARTUNG W., SAUTER A., HOSE E. 2002. Abscisic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to? *J. Exp. Bot.* 53: 27–32.
- HAVRANEK W. 1972. Über die Bedeutung der Bodentemperatur für die Photosynthese und Transpiration junger Forstpflanzen und die Stoffproduktion an der Waldgrenze. *Angew. Bot.* 46: 101–116.
- HINCKLEY T.M., DUHME F., HINCKLEY A. R., RICHTER H. 1980. Water relations of drought hardy shrubs: osmotic potential and stomatal reactivity. *Plant Cell Environ.* 3: 131–140.
- JARVIS P. G. 1964. The adaptability to light intensity of seedlings of *Quercus petraea* (MATT) LIEBL. *J. Ecol.* 52: 545–571.
- JOHNSON J. D. 1987. Stress physiology of forest trees: The role of plant growth regulators. *Plant Growth Regulation* 6: 193–215.
- KNAPP H. D. 1979. Geobotanische Studien an Waldgrenzstandorten des hercynischen Florengebietes, Teil 2. *Flora* 168: 468–510.
- KUBISKE M. E., ABRAMS M. D. 1992. Photosynthesis, water relations and leaf morphology of xenic versus mesic *Quercus rubra* ecotypes in central Pennsylvania in relation to moisture stress. *Can. J. For. Res.* 22: 1402–1407.
- LARCHER W. 1969. The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. *Photosynthetica* 3(2): 167–198.
- LARCHER W. 1975. *Physiological Plant Ecology*, Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York: 252 ss.
- LÉVY G., BECKER M., DUHAMEL D. 1992. A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks: radial growth in the center and northwest of France. *For. Ecol. Manage.* 55: 51–63.
- LÜPKE B. V. 1987. Einflüsse von Altholzüberschirmung und Bodenvegetation auf das Wachstum junger Eichen und Buchen. *Forstarchiv* 58: 18–24.
- LYR H. 1996. Effect of the root temperature on growth parameters of various European tree species. *Ann. Sci. For.* 53: 317–323.
- LYR H., GARBE V. 1995. Influence of root temperature on growth of *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica*, *Tilia cordata* and *Quercus robur*. *Trees* 9: 220–223.
- MEDLYN B. E., BARTON C. V. M., BROADMEADOW M. S. J., CEULEMANS R., DE ANGELIS P., FORSTREUTER M., FREEMAN M., JACKSON S. B., KELLOMÄKI S., REY A., ROBERTNTZ P., SIGURDSSON B. D., STRASSEMAYER J., WANG K., CURTIS P. S., JARVIS P. G. 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration: a synthesis. *New Phytol.* 149: 247–264.
- MIGLIETTA F., RASCHI A. 1993. Studying the effect of elevated CO<sub>2</sub> in the open in a naturally enriched environment in Central Italy. *Vegetatio* 104/105: 391–400.

- MORECROFT M. D., ROBERTS J. M. 1999. Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy Oak (*Quercus robur*) and Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season. *Funct. Ecol.* 13: 332–342.
- MORISON J. I. L. 1998. Stomatal response to increased CO<sub>2</sub> concentration. *J. Exp. Bot.* 49: 443–452.
- NORBY R. J. 1996. Oaks in a high-CO<sub>2</sub> world. *Ann. Sci. For.* 53: 413–429.
- NORBY R. J., O'NEILL E. G. 1989. Growth dynamics and water-use of seedlings of *Quercus alba* L. in CO<sub>2</sub> enriched atmospheres. *New Phytol.* 111: 491–500.
- O'NEILL E. G., LUXMOORE R. J., NORBY R. J. 1987. Increases in mycorrhizal colonization and seedling growth in *Pinus echinata* and *Quercus alba* in an enriched CO<sub>2</sub> atmosphere. *Can. J. For. Res.* 17: 878–883.
- OLEKSYN J. 1999. Wymiana gazowa i gospodarka wodna. W: BUGAŁA W., BORATYŃSKI A. (red.). *Klony – Acer L., Nasze drzewa leśne* 16: 95–125. Bogucki Wydawnictwo Naukowe S. C., Poznań – Kórnik.
- PAOLETTI R., GELLINI R. 1993. Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over the last 200 years. *Acta Oecol.* 14: 173–178.
- PICON C., GUEHL J. M., AUSSÉNAC G. 1996a. Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO<sub>2</sub> and drought. *Ann. Sci. For.* 53: 431–446.
- PICON C., GUEHL J. M., FEHRI A. 1996b. Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Cell Environ.* 19: 182–190.
- POST W. M., PENG T. H., EMANUEL W. R., KING A. W., DALE V. H., DEANGELIS D. L. 1990. The global carbon cycle. *Am. Sci.* 78: 310–326.
- ROECKNER E. 1992. Past, present and future levels of greenhouse gases in the atmosphere and model projections of related climatic changes. *J. Exp. Bot.* 43: 1097–1109.
- RÖHRING E. 1967. Wachstum junger Laubholzpflanzen bei Unterschiedlichen Lichtverhältnissen. *All. Forst- Jagdztg.* 138: 224–259.
- ROUPSARD O., GROSS P., DREYER E. 1996. Limitation of photosynthetic activity by CO<sub>2</sub> availability in chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Ann. Sci. For.* 53: 243–254.
- ROUSSEL R. 1972. *Photologie forestière*. Masson et Cie, Paris: 144 ss.
- RUNNING S. W., REID C. P. 1980. Soil temperature influences on root resistance of *Pinus contorta* seedlings. *Plant Physiol.* 65: 635–640.
- SHEEN J. 1990. Metabolic repression of transcription in higher plants. *Plant Cell* 2: 1027–1038.
- SIWECKI R., UFNALSKI K. 1998. Review of oak stand decline with special reference to the role of drought in Poland. *Eur. J. For. Pathol.* 28(2): 99–112.
- SMITH S. E., READ D. J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd Edition, Academic Press, London.
- STONE E. L., KALISZ P. J. 1991. On the maximum extend of the roots. *For. Ecol. Manage.* 46: 59–102.
- SULLIVAN N. H., BOLSTAD P. V., VOSE J. M. 1996. Estimates of net photosynthetic parameters for twelve tree species in mature forests of the southern Appalachians. *Tree Physiol.* 16: 397–406.

- TAYLOR S. E., TERRY N. 1984. Limiting factors in photosynthesis. V. Photochemical energy supply colimits photosynthesis at low values of intercellular CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Physiol.* 75: 82–86.
- TRIBOULOT M. B., FAUVEAU M. L., BRÉDA N., LABEL P., DREYER E. 1996. Stomatal conductance and xylem-sap abscisic acid (ABA) in adult oak trees during a gradually imposed drought. *Ann. Sci. For.* 53: 207–220.
- VAN OOSTEN J.J., BESFORD R.T. 1994. Sugar feeding mimic effects of acclimation to high CO<sub>2</sub> – rapid down-regulation of Rubisco small subunit transcript but not the large subunit transcripts. *J. Plant Physiol.* 143: 306–312.
- VIVIN P., AUSSENAC G., LEVY G. 1993. Differences in drought resistance among 3 deciduous oak species grown in large boxes. *Ann. Sci. For.* 50: 221–233.
- VIVIN P., GUEHL J. M. 1997. Changes in carbon uptake and allocation patterns in *Quercus robur* seedlings in response to elevated CO<sub>2</sub> and water stress: an evaluation with <sup>13</sup>C labeling. *Ann. Sci. For.* 54: 597–610.
- ZIEGENHAGEN B., KAUSCH W. 1993. Zur Reaktion junger Eichen und Schatten. *Forst und Holz* 48: 198–201.

## GASEOUS EXCHANGE AND WATER RELATIONS

### Summary

*Quercus robur* and *Q. petraea* are characterized by a relatively high photosynthetic activity, however, their grow rate and biomass production are generally lower than those of *Tilia cordata*, *Fagus sylvatica*, *Acer platanoides* grow at the same sites. This could be explained partially by a rather high respiration activity of oaks. Oaks were often described in literature as photophillic. For seedlings of these species cultivated in full light, increased growth parameters were reported, when compared to seedlings of oaks grown in shadow. There are evidences that oaks can adapt to shadow conditions. The adaptation is expressed by an increased leaf area, leaf dry weight and increased content of photosynthetic pigments, chlorophyll and carotenoids, in relation to leaf dry weight unit. Photosynthetic activity depends also on the concentration of CO<sub>2</sub> in atmosphere, the temperature of air and the rhizosphere, availability of water and nutrients. Increased concentration of carbon dioxide is considered to reduce density of stomata in leaves of *Q. robur*, but not *Q. petraea*. Decreased stomatal conductance was found in leaves of different *Quercus* species. The decreased stomatal conductance was followed by decreased rate of transpiration, increased water use efficiency in leaves and the entire plant and, finally, modification of local climate conditions, mineralization of organic material, tree productivity.

The growth of oaks grown for more than one season under elevated CO<sub>2</sub> level could be stimulated or decreased, depending on availability of water and mineral nutrients, particularly nitrogen and phosphorus. Photosynthetic activity, respiration and biomass production of plants depend on both, leaf temperature and rhizosphere temperature. *Q. robur* and *Q. petraea* have a potential to grow in a warm climate. Although the both oak species have a relatively high demand for water and a low tolerance to water stress, they can grow often at sites with low water availability. This is because of a high inter- and intraspecific variability

of oaks in tolerance to water stress. Several morphological and anatomical adaptations of oak leaves and root system to water stress were reported. A relatively high stomatal conductance and transpiration rate of *Q. robur* and *Q. petraea* grow in at relatively low soil humidity are results probably of their deep root systems and increased production of fine roots – potentially ectomycorrhizal. Although oaks are well adapted to warm sites with low water availability, water stress can induce physiological responses, which can cause a decrease of their tolerance to air pollution and pathogens.

HENRYK FOBER

## 4.4. ODŻYWIANIE MINERALNE

Od początku rozwoju nauk leśnych istniało duże zainteresowanie zagadnieniami mineralnego odżywiania drzew. Liczne badania w tym zakresie prowadzone są na młodych siewkach w fitotronach, szklarniach i szkółkach, a także w formie doświadczeń nawozowych na uprawach, w młodnikach i drzewostanach różnych klas wieku. Badania dotyczą głównie gatunków iglastych, przede wszystkim sosny, świerka czy modrzewia. Mniej liczne natomiast są informacje dotyczące odżywiania mineralnego drzew liściastych, w tym w szczególności dębu szypułkowego i dębu bezszypułkowego.

### 4.4.1. SYMPTOMY BRAKU PIERWIASTKÓW

Z zagadnieniem mineralnego odżywiania się drzew związane są problemy niedostatecznego zaopatrzenia roślin w składniki pokarmowe. O niedoborze poszczególnych pierwiastków w podłożu informują nas między innymi symptomy obserwowane na roślinach w trakcie ich wzrostu i rozwoju.

#### 4.4.1.1. Azot

Według literatury symptomy braku azotu u dębów zaczynają się uwidaczniać przy stężeniu tego pierwiastka w liściach poniżej 1,9% i polegają na równomiernym, najpierw żółtozielonym a później żółtym przebarwieniu całych blaszek liściowych, z nerwami włącznie, i równoczesnym drobnieniu liści (HARTMANN i in. 1988). BAULE i FRICKER (1973) podają, że żółtozielone przebarwienie liści obejmuje zawsze wszystkie organy asymilacyjne. U drzew liściastych przy braku azotu