

MIRELA TULIK, KATARZYNA MARCISZEWSKA

Strukturalne i funkcjonalne modyfikacje drewna pni zamierających jesionów (*Fraxinus excelsior*)*

Structural and functional modifications in xylem of declining European ashes (*Fraxinus excelsior*)

ABSTRACT

Tulik M., Marciszewska K. 2013. Strukturalne i funkcjonalne modyfikacje drewna pni zamierających jesionów (*Fraxinus excelsior*). Sylwan 157 (4): 288-297.

The anatomy and functioning of stem secondary xylem in relation to the decline of European ash (*Fraxinus excelsior* L.) was examined and the hypothesis that declining trees show changes in the structure of wood, resulting in impaired water transport was tested. Anatomical analyses were carried out on samples comprising annual rings formed between 1970 and 2009 and collected at the breast height of the main stem of fifteen trees 40-90 years old. Trees were based upon health condition and classified as healthy, weakened or dead. Tree-ring widths as well as diameter and density of earlywood vessels were measured and the theoretical hydraulic conductivity index through the secondary xylem calculated by application of Hagen-Poiseuille formula. Over the whole investigated period the smallest early vessels were attribute to ashes dead at the time of sampling. In the period when dieback symptoms where manifested in the stand, the diminishment of vessels diameter occurred in weakened and eventually dead trees, whereas healthy trees produced even slightly larger vessels than before. Having large vessels implies that healthy trees were able to keep high hydraulic conductivity index, whereas trees in decline at this time produce smaller vessels and hence had reduced conductivity in respect to previous.

KEY WORDS

Fraxinus excelsior, decline, earlywood vessels, hydraulic conductivity, tree-ring

ADDRESSES

Mirela Tulik – e-mail: mirela.tulik@wl.sggw.pl

Katarzyna Marciszewska – e-mail: katarzyna.marciszewska@wl.sggw.pl

Samodzielny Zakład Botaniki Leśnej; SGGW w Warszawie;

ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa

Wstęp

Chorobowe zamieranie jesionu jest zjawiskiem odnotowywanym nie tylko w Polsce i na kontynencie europejskim [Bakys i in. 2005; Barklund 2005; Cech 2006; Tulik 2009; Gil i in. 2010], ale także w krajach Ameryki Północnej [Bricker, Stutz 2004; Ward i in. 2007]. Pierwsze doniesienia o tym procesie pochodzą z lat 90. ubiegłego wieku, a jego obecną skalę w Polsce określa się na blisko 11 tysięcy hektarów drzewostanów z dominującym lub znacznym udziałem jesionu [Gil i in. 2006; Zachara i in. 2006]. Obecnie przyjmuje się, że zamieranie tego gatunku ma charakter choroby kompleksowej (spiralnej), w której czynnik stresowy inicjuje rozwój procesu chorobowego. W następnych etapach choroby uaktywnieniu ulegają kolejne czynniki o charakterze stresogennym, wśród których za ostatni uznaje się grzyby patogeniczne [Gil i in. 2010].

* Badania przeprowadzono w ramach projektu badawczego MNiSzW nr NN 309 077438.

Mimo że wiedza o zamieraniu drzewostanów jesionowych jest znaczna, to informacje dotyczące powiązań tego procesu z funkcjonowaniem drzew w aspekcie anatomiczno-fizjologicznym są niekompletne. Nie można wykluczyć, że jakiś czynnik bądź interakcja wielu czynników, które inicjują obserwowany proces zamierania, mają istotny wpływ na mechanizm fizjologiczny drzewa odpowiedzialny za funkcjonowanie rośliny jako całości, czyli za cykliczną realizację wzrostu i odtworzenia polarności ich ciała. U roślin drzewiastych mechanizm ten oparty jest na merystematycznej aktywności kambium oraz przewodzącej aktywności tkanek waskularnych, a w szczególności drewna wtórnego. Można zatem podstaw procesu zamierania jesionów upatrywać w zaburzeniach działalności podziałowej kambium oraz zakłóceniach mechanizmów kontroli epigenetycznej dotyczącej ksylogenezy.

Prezentowane badania miały na celu zweryfikowanie tezy zakładającej, iż u zamierających jesionów struktura ksylemu wtórnego ulega modyfikacjom, co znajduje odzwierciedlenie w pełnionej przez tę tkankę fizjologicznej roli związanej z przewodzeniem wody.

Materiał i metody

Badania prowadzono na 15 drzewach jesionu wyniosłego *Fraxinus excelsior* L. w wieku pierśnicowym 40-90 lat, pozyskanych z lasów leśnictwa Suśnik w Nadleśnictwie Srokowo, gdzie proces zamierania jesionów jest notowany od kilkunastu lat. Na podstawie stanu korony (głównie stopnia defoliacji, obecności przebarwień liści i obumarłych gałęzi) i martwicy kambium wybrano po pięć drzew zaklasyfikowanych jako: martwe, zamierające i zdrowe (kontrola). Drzewa martwe rosły w olsie jesionowym, zamierające – w lesie wilgotnym, zaś zdrowe – w lesie wilgotnym i w strefie przejścia do lasu świeżego (tab.).

W lipcu 2010 roku z pni wybranych drzew, z wysokości 1,3 m od gruntu, pobrano krążki drewna o grubości około 5 cm. Wycięto z nich bloczki obejmujące kolejne przyrosty roczne odłożone przez komórki kambium. Szerokość przyrostów drewna została zmierzona w programie WinDendro. Próbkę obserwowano również pod mikroskopem stereoskopowym OLYMPUS SZX9, a wykonane obrazy archiwizowano programem analysis GetIt. Do badań mikroskopowych bloczki drewna gotowano w roztworze wody, alkoholu i glicerolu celem zmiękczenia i odpowietrzenia drewna. Następnie materiał krojono na mikrotomie saneczkowym HM 440E w celu pozyskania skrawków przekrojów poprzecznych i podłużnych przez drewno, o grubości około 30 μm . Skrawki przeniesiono na szkiełka podstawowe, zamknięto w glicerolu i obserwowano w mikroskopie świetlnym OLYMPUS BX61, wyposażonym w kolorową kamerę cyfrową

Tabela.

Średnie wartości parametrów biometrycznych badanych jesionów
Mean values of biometric parameters of European ash selected for studies

Klasa zdrowotna drzew	Defoliacja [%]	Obecność zgnilizny	Wiek pierśnicowy	Pierśnica [cm]	Wysokość [m]	Wysokość osadzenia korony [m]
Zdrowe	20	Brak	67	31,8	26,4	15,5
Zamierające	90	W części odziomkowej pnia (jedno drzewo)	82	39,6	28,7	14,3
Martwe	100 uschłe gałęzie	W części odziomkowej pnia, na części lub całym przekroju poprzecznym	73	34,8	24,6	16,7

DP 70 oraz program CELL P do komputerowej analizy obrazów. Zmierzono szerokość słoju rocznych i średnicę co najmniej 20 naczyń drewna wczesnego w każdym słoju (zawsze wszystkich w polu widzenia pod powiększeniem 100x; łącznie zmierzono średnicę ponad 1200 naczyń drewna wczesnego). Na podstawie średnicy naczyń przyjęty został promień kapilary wykorzystany w obliczeniach średnicy hydraulicznej oraz teoretycznego przewodnictwa wody przeliczonego na pole powierzchni słoja rocznego. Gęstość ułożenia naczyń drewna wczesnego w przyrostach rocznych obliczono jako liczbę naczyń na mm^2 przyrostu rocznego.

Wyniki uśredniono w obrębie klasy zdrowotnej oraz dla okresów 5-letnich, synchronizując szeregi przyrostowe od ostatniego wytworzonego w całości słoja. Tak przyjęty sposób synchronizacji pozwolił na analizę przyrostów rocznych odłożonych w latach 1970-2009. Średnicę hydrauliczną D_h obliczono według estymatora zdefiniowanego przez Sperry'ego i in. [1994]:

$$D_h = \Sigma D^5 / \Sigma D^4 \quad [1]$$

gdzie:

D – średnica naczynia.

Teoretyczną wartość przewodnictwa hydraulicznego wody (K) uzyskano, wykorzystując równanie Hagen-Poiseuille'a, które Tyree i Zimmerman [2002] podają w postaci:

$$dV / dt = K_{\text{kapilary}} \cdot dP / dl \quad [2]$$

gdzie:

- K_{kapilary} – przewodnictwo hydrauliczne = $\pi r^4 / 8\eta$
- dV/dt – objętość wody przepływającej przez kapilarę w czasie t ,
- dP/dl – gradient ciśnienia P wzdłuż kapilary l ,
- η – współczynnik lepkości.

Ponieważ tkanka przewodząca składa się z wielu naczyń, a więc obejmuje wiele kapilar, zatem powyższy wzór przyjmuje postać:

$$dV / dt = \Sigma r^4 \cdot dP / dt \cdot \pi / 8\eta \quad [3]$$

Gradient ciśnienia wzdłuż całego pnia jest wielkością zmienną i zależy od wysokości na pniu, pory dnia i nocy czy stopnia rozwarcia szparek. Założono, że gradient ciśnienia hydrostatycznego nie różni się między analizowanymi drzewami, a wartości π oraz η pominięto jako stałe. Porównując teoretyczne przewodnictwo hydrauliczne w grupach zdrowotnych jesionów uzyskano indeks przewodnictwa hydraulicznego drewna, czyli indeks teoretycznej wydajności przewodzenia wody wyrażony jako procent maksymalnego przewodnictwa hydraulicznego drewna pni jesionów z grupy drzew zdrowych [Zajączkowski 1996]:

$$I = \Sigma r_i^4 / \Sigma r_j^4 \cdot 100\% \quad [4]$$

gdzie:

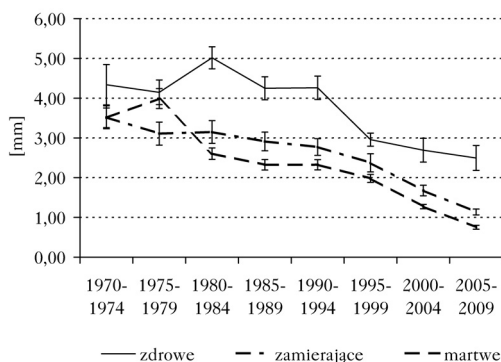
- r_i – promień naczyń porównywanych grup jesionów (martwych lub zamierających),
- r_j – promień naczyń drewna jesionów zdrowych.

Na podstawie uzyskanych wyników prześlędzono indeks teoretycznej wydajności przewodzenia wody w pniach drzew jesionów z trzech klas zdrowotnych przeliczony na pole powierzchni słoja rocznego. Istotność różnic między średnimi analizowanych parametrów tkanki drzewnej, po uprzednim sprawdzeniu zgodności uzyskanych wyników z rozkładem normalnym oraz równości wariancji w porównywanych grupach zdrowotnych jesionów, sprawdzono przy użyciu testu Tukeya z wykorzystaniem programu Statistica 9.1, przyjmując poziom istotności równy 0,05.

Wyniki

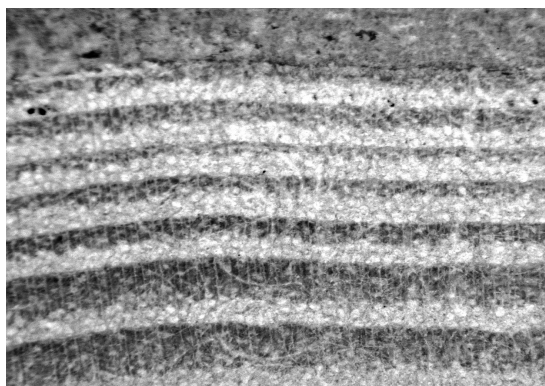
Średnia szerokość słoja rocznego jesionów zdrowych, począwszy od okresu 1980-1984 aż do lat 2005-2009, była istotnie większa w porównaniu do jesionów zamierających i martwych (ryc. 1). W kolejnych okresach zaobserwowano spadek średniej szerokości słoików rocznych, przy czym największa redukcja wystąpiła u drzew martwych. Najszersze słoje roczne w przeciągu lat 1984-2009 tworzyło kambium jesionów z grupy zdrowych i w okresie 2005-2009 były one istotnie szersze w porównaniu z grupą jesionów zamierających oraz drzew martwych (odpowiednio 2 i 3 razy). U jesionów ze wszystkich grup zdrowotnych redukcja szerokości słoików rocznych, obserwowana zwłaszcza w ostatnich okresach 5-letnich, odbywała się kosztem zmniejszenia szerokości strefy drewna późnego (ryc. 2). Oznacza to, że wąskie słoje roczne w takim wypadku składały się z elementów drewna wczesnego, czyli dużych naczyń odpowiedzialnych za transport wody, elementów miękiszowych oraz włóknistych. Natomiast strefa drewna późnego albo nie występowała wcale, albo zredukowana była do niewielkiej liczby naczyń drewna późnego oraz elementów włóknistych. Naczynia drewna późnego, o ile występowały, nie były grubościennie i nie tworzyły typowych dla drewna jesionu niewielkich grup zorientowanych w kierunku radialnym.

Gęstość naczyń drewna wczesnego we wszystkich analizowanych grupach zdrowotnych jesionów największa była w pierwszych słoikach przyrostu rocznego (ryc. 3). W pierwszym analizowanym okresie (1970-1974) istotnie większą gęstością charakteryzowało się drewno jesionów zdrowych. Od roku 1980 istotnie większa gęstość naczyń drewna wczesnego stwierdzona została w drewnie jesionów zdrowych w porównaniu z dwoma pozostałymi grupami. W okresie 2005-2009 w drewnie jesionów zdrowych na 1 mm² przyrostu rocznego przypadało około 15 naczyń



Ryc. 1.

Średnia (\pm błąd standardowy) szerokość słoja przyrostu rocznego jesionów różniących się stanem zdrowotnym w roku podjęcia badań
Mean (\pm standard error) tree-ring width of European ash trees representing different health conditions at the time of sampling



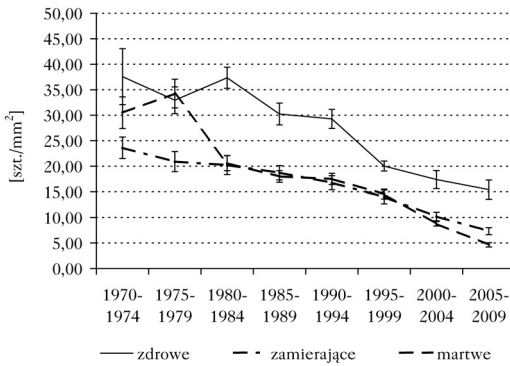
Ryc. 2.

Przekrój poprzeczny przez drewno jesionu z grupy drzew zdrowych (pow. $\times 63$) – widoczne wąskie słoje roczne ze zredukowaną strefą drewna późnego (ciemniejsze obszary w obrębie słoja)

Cross section of European ash wood representing the group of healthy trees (mag. $\times 63$) – narrow tree-rings with reduced zones of latewood (darker area within a ring) are visible

(SE=1,87), u drzew zamierających – 7,33 (SE=0,69), a w grupie drzew martwych – 4,64 (SE=0,43). Średnica naczyń drewna wczesnego we wszystkich grupach zdrowotnych drzew wykazywała trend wzrastający, przy czym najwyraźniej zarysował się on w grupie jesionów zamierających (ryc. 4). W latach 1970-2004 średnica ich naczyń była istotnie większa w porównaniu z pozostałymi grupami. U jesionów martwych i zamierających w ostatnich okresach nastąpiła redukcja średnicy naczyń drewna wczesnego, podczas gdy u jesionów zdrowych parametr ten nie uległ zmniejszeniu i w latach 2005-2009 był istotnie większy, osiągając wartość 0,31 mm (SE=0,007).

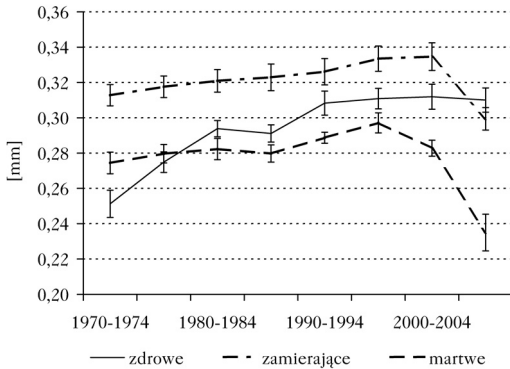
Ważona średnica hydrauliczna naczyń drewna wczesnego pokazuje podobny charakter zmian jak średnica nieważona. Widoczny jest jej wzrost z niewielkimi fluktuacjami w latach 1970-1999 (ryc. 5). W tym okresie występują różnice u jesionów ze wszystkich grup. Istotnie największą



Ryc. 3.

Średnia (\pm błąd standardowy) gęstość naczyń drewna wczesnego słoja przyrostu rocznego jesionów różniących się stanem zdrowotnym w roku podjęcia badań

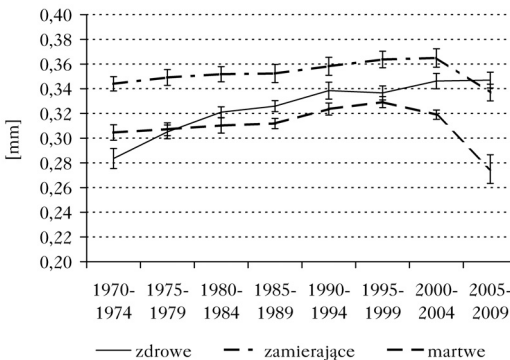
Mean (\pm standard error) density of earlywood vessels of European ash trees representing different health conditions at the time of sampling



Ryc. 4.

Średnia (\pm błąd standardowy) średnica naczyń drewna wczesnego jesionów różniących się stanem zdrowotnym w roku podjęcia badań

Mean (\pm standard error) earlywood vessels diameter of European ash trees representing different health conditions at the time of sampling



Ryc. 5.

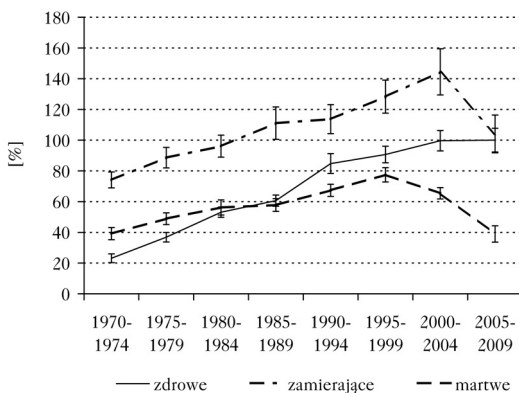
Średnia ważona (\pm błąd standardowy) średnica hydrauliczna naczyń drewna wczesnego jesionów różniących się stanem zdrowotnym w roku podjęcia badań

Mean (\pm standard error) earlywood vessels hydraulically weighted diameter of European ash trees representing different health conditions at the time of sampling

średnicą naczyń charakteryzuje się drewno jesionów zamierających. Takie różnice nie występują między jesionami zdrowymi i martwymi w latach 1975-1984. Począwszy od roku 2000 oraz w następnych okresach 5-letnich, średnica hydrauliczna naczyń drewna wczesnego jesionów martwych ulegała istotnej redukcji, a u jesionów zdrowych wykazywała trend rosnący, osiągając w latach 2005-2009 wartość 0,35 mm (SE=0,006). Oznacza to, że była 1,3 razy większa w porównaniu z grupą drzew martwych. W ostatnim okresie 5-letnim nie odnotowano istotnych różnic w średnicy hydraulicznej naczyń drewna wczesnego między grupami drzew zdrowych i zamierających. Teoretyczne przewodnictwo hydrauliczne w latach 1970-2004 było najwyższe u drzew zamierających, co oznacza, że ich drewno najwydajniej przewodziło wodę (ryc. 6). Dla tej grupy maksymalna wartość indeksu odnotowana została w przedostatnim okresie 5-letnim i wynosiła 104% (SE=12,3). Począwszy od roku 2005 wydajność transportu wody ich drewna zaczęła maleć i w ostatnim okresie 5-letnim nie była istotnie wyższa od wartości indeksu u jesionów zdrowych. W grupie jesionów zdrowych w ostatnich analizowanych okresach nie odnotowano redukcji przewodnictwa hydraulicznego występującej w pozostałych grupach. Przez cały czas drewno jesionów zdrowych wykazywało tendencję do zwiększania wydajności przewodzenia wody i w ostatnim okresie było o ponad 60% wyższe w porównaniu z grupą drzew martwych.

Dyskusja

W ciągu życia drzewa szerokość słoików rocznych mierzona na poziomie pierśnicy wykazuje ogólny trend malejący, za wyjątkiem fazy wzrostu juwenilnego i drewna juwenilnego [Zobel, Sprague 1998; Larson i in. 2001]. Podobny trend obserwowano u drzew będących przedmiotem badań, przy czym średnia szerokość słoika była zawsze najwyższa u drzew zaliczonych do grupy zdrowych, a najniższa u drzew, które ostatecznie zamarły. We wcześniejszych badaniach prowadzonych w zamierającym drzewostanie jesionowym na terenie nadleśnictwa Ruchna położonym w centralnej Polsce także stwierdzono wyraźnie mniejsze przyrosty drewna w ciągu całego życia u tych drzew, które końcowo uległy zamieraniu [Tulik i in. 2010]. Długotrwałe utrzymywanie się różnicy w szerokości słoika u drzew o zbliżonym wieku i rosnących w podobnych warunkach świadczyć może o mniejszym potencjale wzrostowym lub obniżeniu żywotności poszczególnych drzew, co z kolei może być czynnikiem niespecyficznie zwiększającym podatność na zamieranie. Dobrowolska i in. [2008] podają, że zasychanie wierzchołkowych pędów korony, uważane za jeden z wczesnych objawów procesu zamierania jesionu, częściej dotyka drzewa o przeciętnych lub mniej niż przeciętnych wymiarach. Jednak w badanej populacji drzew występuje znaczne zróżnicowanie wiekowe, a także pewne zróżnicowanie warunków siedliskowych. Najmłodsze



Ryc. 6.

Średnia (\pm błąd standardowy) wartość indeksu teoretycznego przewodnictwa hydraulicznego naczyń drewna wczesnego jesionów różniących się stanem zdrowotnym w roku podjęcia badań

Mean (\pm standard error) index of theoretical hydraulic conductivity of earlywood vessels of European ash trees representing different health conditions at the time of sampling

były drzewa zdrowe, dlatego nie można wykluczyć wpływu szerokich słoju drewna młodocianego i rozwijającego pod wpływem bliskości korony na średnią szerokość słoja, która zawsze była większa w porównaniu ze starszymi drzewami zamierającymi i martwymi. Zróżnicowanie warunków siedliskowych, w których rosły badane drzewa, obejmuje w zasadzie dwa typy siedliskowe lasu i dotyczy przede wszystkim poziomu wody gruntowej i związanej z tym wilgotności gleby. Zarówno jednak w olsie jesionowym, jak i w lesie wilgotnym jesion znajduje bardzo dobre warunki do wzrostu, osiągając I klasę bonitacji w olsie, a I lub II w lesie wilgotnym. Z punktu widzenia produktywności siedliska najkorzystniejsze warunki miały więc drzewa rosnące na siedlisku olsu jesionowego, a są to drzewa, które ostatecznie zamarły.

Kluczowe znaczenie dla przetrwania drzewa ma nie sama szerokość słoja, ale jego wydajność w przewodzeniu wody. Elementami najwydajniej przewodzącymi wodę są szerokie naczynia drewna wczesnego [Carlquist 1975; Zimmermann 1983], a zdolność do ich tworzenia jest uwarunkowana także genetycznie [Zobel, Buijtenen 1989]. Promieniowa zmienność średnicy naczyń drewna wczesnego u jesionu ma kształt krzywej sigmoidalnej [Helińska-Raczkowska, Fabisiak 1999], podobnie jak u innych gatunków o drewnie pierścieniowonaczyniowym. Średnica ta wzrasta wzdłuż promienia, a więc także wraz z odległością od rdzenia i wiekiem kambium aż do osiągnięcia ostatecznej wartości, wokół której oscyluje.

W badanej populacji poza pierwszym 10-leciem objętym pomiarami zawsze najmniejszą średnicą naczyń charakteryzowały się drzewa, które ostatecznie zamarły. Natomiast poza ostatnim 5-leciem, kiedy obserwowano już zewnętrzne objawy chorobowe, największe naczynia miały drzewa, które w końcu zachorowały. We wcześniej przytoczonych badaniach Tulik i in. [2010] drzewa zdrowe charakteryzowały się naczyniami o największej średnicy w całym okresie badań. Różnica ta może mieć swoje podłoże w zróżnicowaniu wiekowym badanych jesionów. U drzew zdrowych, wśród których były okazy w wieku pierśnicowym wynoszącym zaledwie 40 lat, naczynia być może nie osiągnęły jeszcze docelowej średnicy. Podobnie jednak jak poprzednio stwierdzono, że w okresie wystąpienia objawów zamierania w drzewostanie, co odpowiada czasowo kilku ostatnim latom objętym pomiarami, zarówno drzewa zamierające, jak i te, które końcowo zamarły, wytwarzały naczynia o średnicy mniejszej w stosunku do poprzedniego okresu, podczas gdy drzewa zdrowe nadal tworzyły naczynia o niezredukowanej średnicy. Towarzyszyło temu zmniejszanie gęstości ułożenia naczyń drewna wczesnego na jednostkę powierzchni słoja przyrostu. Najniższa była ona u drzew martwych, a najwyższa – u zdrowych. Przełożyło się to na drastyczne obniżenie teoretycznego przewodnictwa hydraulicznego u drzew zamierających i martwych, podczas gdy drzewa zdrowe nawet zwiększyły swoją teoretyczną wydajność przewodzenia wody. Czynnikiem najsilniej wpływającym na teoretyczne przewodnictwo hydrauliczne jest jednak średnica elementów przewodzących, dlatego podkreślić należy, że to dzięki zdolności do tworzenia naczyń o większej średnicy w stosunku do poprzednich lat drzewa zdrowe mogły zwiększyć wartość tego parametru. Być może zwiększanie średnicy naczyń i związane z tym lepsze przewodnictwo wody stanowią mechanizm adaptacyjny do zmieniającego się środowiska, a w szczególności są odpowiedzią na czynniki stresowe wpływające na ekspresję potencjału wzrostowego drzewa [Drew i in. 2009] i jego zdolność do reprodukcji. Byłoby to zachowanie zgodne także z hipotezą Tyree [2003], która zakłada, iż warunkiem utrzymania szybkiego tempa wzrostu u drzew jest wysokie przewodnictwo wody. Tak więc niekorzystne zmiany ważnych dla hydrauliki parametrów strukturalnych drewna, jak średnica elementów przewodzących, można w świetle tej hipotezy uznać za niezdolność do adaptacji, czego skutkiem może być nasilenie się objawów zamierania.

W okresie ostatnich kilku lat objętych badaniem szczególnie wąskie słoje występowały u drzew zamierających i martwych. Redukcja dotyczyła głównie szerokości strefy drewna późnego, dlatego też nie miało to wpływu na teoretyczne przewodnictwo hydrauliczne. Jednak brak funkcjonalnych naczyń drewna późnego może być czynnikiem ograniczającym zdolności adaptacyjne drzewa w sytuacji stresu środowiskowego prowadzącego do embolizacji, na którą u gatunków pierścieniowonaczynowych podatne są przede wszystkim naczynia drewna wczesnego [Sperry, Sullivan 1992; Tyree, Cochard, 1997]. Utsumi i in. [1996, 1999], badając transport wody u drzew poddanych stresowi suszy, stwierdzili, iż w tych warunkach dochodziło do kawitacji dużych naczyń drewna wczesnego, ale transport odbywał się dalej w małych naczyniach drewna późnego. Z kolei Cochard i in. [1992] stwierdzili, że embolizacja dużych naczyń jest prawdopodobnym czynnikiem prowadzącym do zasychania wierzchołków w procesie zamierania. Naczynia drewna późnego spełniają także ważną rolę w przewodzeniu i utrzymaniu ciągłości słupa wody w drzewie wiosną, kiedy duże naczynia drewna wczesnego dopiero się różnicują. Może więc u drzew zamierających i martwych naczynia drewna późnego nie mogły w wystarczającym stopniu uczestniczyć w odtworzeniu transportu wody po kawitacji. Tym samym doszło u nich do zmniejszenia zdolności plastycznego reagowania na wciąż zmieniające się warunki środowiska, czyli zdolności, która jest kluczowa dla przeżycia każdego organizmu, a w szczególności w warunkach stresu środowiskowego.

Literatura

- Bakys R., Vasiliauskas R., Barklund P., Ihrmark K., Stenlid J. 2005. Fungal attacks to root systems and crowns of declining *Fraxinus excelsior*. Proceedings from the SNS meeting in Forest Pathology at Skoghbrukets Kursinstituet, Biri, Norway, 28-31 Aug. 2005, Aktuelt fraskogforskningen 1/06: 71-72.
- Barklund P. 2005. Recent disease problems in Swedish Forest. Proceedings from the SNS meeting in Forest Pathology at Skoghbrukets Kursinstituet, Biri, Norway, 28-31 Aug. 2005, Aktuelt fraskogforskningen 1/06: 83.
- Brieker J. S., Stutz J. C. 2004. Phytoplasmas associated with ash decline. *J. Arbor.* 30(3): 193-199.
- Bugała W. 1995. Jesion wyniosły *Fraxinus excelsior* L. Nasze drzewa leśne. Monografie popularnonaukowe. Poznań – Kórnik.
- van den Burg J. 1981. Tabellarisch overzicht van de gevoeligheid van bomen en struiken voor stooizout. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos – en landschapsbouw' de Dorschkamp. Wageningen, Repport 252.
- Carlquist S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, Berkeley.
- Cech L. T. 2006. Auffalende Schadfaktoren an Waldbäumen im Jahr 2005. *Forstschutz Aktuell* 35: 6-7.
- Cochard H., Cruiziat P., Tyree M. T. 1992. Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support of the air seeding hypothesis and implications for pressure – volume analysis. *Plant Physiol.* 100: 205-209.
- Cochard H., Peiffer M., Le Gall K., Granier A. 1997. Developmental control of xylem hydraulic resistances and vulnerability to embolism in *Fraxinus excelsior* L.: impacts of water relations. *J. Exp. Bot.* 48: 655-663.
- Dobrowolska D., Hein S., Oosterbaan A., Skovsgaard J. P., Wagner S. P. 2008. Ecology and growth of European ash (*Fraxinus excelsior* L.). <http://www.valbro.uni-freiburg.de>.
- Drew D., Downem G., O'Grady A., Read J., Worledge D. 2009. High resolution temporal variation in wood properties in irrigated and non-irrigated *Eucalyptus globulus*. *Ann. For. Sci.* 66: 406.
- Gil W., Łukaszewicz J., Paluch R., Zachara T. 2006. Zamieranie jesionu – rozmiar problemu. *Las Polski* 5: 19.
- Gil W., Łukaszewicz J., Paluch R., Zachara T. 2010. Jesion wyniosły. *Hodowla i Zagrożenia*. PWRiL, Warszawa.
- Helińska-Raczkowska L., Fabisiak E. 1999. Radial variation of vessel lumen diameter as an indicator of the juvenile growth period in ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Holz als Roh- und Werkstoff* 57: 283-286.
- Kowalski T. 2007. *Chalara fraxinea* – nowo opisany gatunek grzyba na zamierających jesionach w Polsce. *Sylwan* 151 (4): 44-48.
- Kowalski T., Łukomska A. 2005. Badania nad zamieraniem jesionu (*Fraxinus excelsior* L.) w drzewostanach Nadleśnictwa Włoszczowa. *Acta Agrobot.* 58 (2): 429-440.
- Larson P. R., Kretschman D. E., Clark A. III, Isebrands J. G. 2001. Formation and properties of juvenile wood in southern pines: a synopsis. Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-129, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Product Laboratory, Madison.
- Sperry J. S., Nicholas K. L., Sullivan J. E. M., Eastlack S. E. 1994. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecol.* 75: 1736-1752.
- Sperry J. S., Sullivan E. M. 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiol.* 100: 605-613.

- Tulik M. 2009. Struktura drewna jesionu wyniosłego (*Fraxinus excelsior* L.) a proces zamierania drzewostanów jesionowych. Sylwan 153 (10): 662-667.
- Tulik M., Marciszewska K., Adamezyk J. 2010. Diminished vessel diameter as a possible factor in the decline of European ash (*Fraxinus excelsior* L.). Ann. For. Sci. 67: 103. DOI: 10.1051/forest/2009084.
- Tyree M. T. 2003. Hydraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. Trees 17: 95-100.
- Tyree M. T., Cochard H. 1996. Summer and winter embolism in oak: impact on water relations. Ann. Sci. For. 53:173-180.
- Tyree M., Zimmermann M. H. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. W: Timell T. E. [red.]. Springer-Verlag, Berlin.
- Utsumi Y., Sano Y., Funada R., Fujikawa S., Ohtani J. 1999. The progression of cavitation in earlywood vessels of *Fraxinus mandshurica* var japonica during freezing and thawing. Plant Physiol. 121: 897-904.
- Utsumi Y., Sano Y., Ohtani J., Fujikawa S. 1996. Seasonal changes in the distribution of water in the outer growth ring of *Fraxinus mandshurica* var. japonica: a study by cryo-scanning electron microscopy. IAWA J. 17: 113-124.
- Ward K., Ostry M., Venette R., Palik B., Hansen M., Hatfield M. 2007. Assessment of black ash (*Fraxinus nigra*) decline in Minnesota. Proceedings of the Eight Annual Forest Inventory and Analysis Symposium. October 16-18, 2006. Monterey Bay.
- Zachara T., Gil W., Łukaszewicz J., Paluch R. 2006. Hodowla lasu a zamieranie jesionów. Las Polski 12: 18-19.
- Zajączkowski S. 1996. Changes in cambial activity and secondary xylem structure of *Pinus sylvestris* L. associated with ageing. W: Paschalis P., Zajączkowski S. [red.]. Biodiversity protection of Białowieża Primeval Forest. Selected Papers. Grant GEF 05/21/1685 POL Forest Biodiversity Protection Project. 7-21.
- Zimmermann M. H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer Verlag, Berlin.
- Zobel B. J., Sprague J. R. 1998. Juvenile wood in forest trees. Springer-Verlag, New York.

SUMMARY

Structural and functional modifications in xylem of declining European ashes (*Fraxinus excelsior*)

Since the 1990s the progressive and little understood process of ash-tree decline (AD) has been observed in *Fraxinus excelsior* stands in Europe and North America. It is suggested that there are numerous biotic and abiotic factors contributing to the decline by exerting an synergistic effect, which exceeds the potential of the tree for adaptation. The adaptation mechanisms in trees rely mainly on growth responses including secondary xylem formation as the prerequisite for maintaining high growth rates by high conductance. Thus, it can be assumed that negative changes in hydraulically important structural parameters of wood could be responsible for AD intensification.

There is little information about the structure and functioning of secondary xylem in declining ash. Therefore, the hypothesis that the anatomy of secondary xylem is altered in trees in decline and, as a consequence, this induces changes in the hydraulic efficiency of the xylem has been tested. The hypothesis was upheld by measurements and calculations of: (i) the annual ring width of wood, (ii) density of earlywood vessels distribution, (iii) diameter of earlywood vessels and (iv) index of theoretical hydraulic conductivity according to Hagen-Poiseuille principle.

Cross-sections were collected at the breast height of main stem of fifteen European ash trees (*Fraxinus excelsior* L.), 40-90 years old, growing in the Srokowo Forest District (north-eastern Poland). Ash was a dominant component of the stands, within which AD process was observed. On the basis of the degree of defoliation trees were classified as healthy, weakened or dead at the time of sampling. For light microscopic studies, wood strip containing annual increments produced between 1970 and 2009 was taken from one radial axis of each of the discs. Transverse sections were cut with sliding microtome (Microm HM 440E) at a thickness of approximately 30 µm. Images were observed with Olympus BX61 motorized microscope and analysed with Cell P software coupled with a digital color camera DP70.

Almost over the whole investigated period the smallest early vessels and the narrowest tree-rings were found for ashes dead at the time of sampling. In the period when dieback symptoms

where manifested in the stand, the diminishment of vessels diameter occurred in weakened and eventually dead trees, whereas healthy trees produced even slightly larger vessels than before. Having large vessels implies that healthy trees were able to keep high hydraulic conductivity index, whereas trees in decline at this time produced smaller vessels and hence had reduced conductivity in respect to previous period.

Our data provide evidence that vessel diameter, and in consequence the hydraulic conductivity, correlates with the degree of AD damage. Trees producing smaller earlywood vessels, which results in a substantial negative effect on hydraulic conductivity, are more prone to the decline. Tree-ring-width reduction consisting in a diminishing of the latewood zone has little impact on the hydraulic conductivity as, according to the Hagen-Poiseuille principle, the latter relays on the radii of the conducting capillaries. However, lack of functional late wood vessel in particularly narrow rings produced by declining trees in the latest five years may additionally impair the adaptation potential of tree in response to environmental stresses.