

# Proweniencyjna zmienność częstości fluktuacji gęstości drewna (IADFs) świerka pospolitego

*Marcin Klisz, Joanna Ukalska, Piotr Wrześniński, Sławomir Wilczyński, Szymon Jastrzębowski*

**Abstrakt.** W pracy przedstawiono wynik badań dotyczących rozpoznania wybranych fluktuacji w morfologii drewna dziesięciu pochodzeń świerka pospolitego w warunkach siedliskowych tzw. „pasa bezświerkowego” na tle warunków północno-wschodniego zasięgu. Ocenę prowieniencyjnej zmienności fluktuacji gęstości drewna (przeprowadzono na dwóch powierzchniach prowieniencyjnych, wchodzących w skład serii IUFRO 1972 obejmującej polskie pochodzenia świerka pospolitego. Doświadczenie w Knyszynie reprezentuje warunki wzrostu optymalne dla tego gatunku, natomiast doświadczenie w Kórniku reprezentuje warunki wzrostu tzw. „pasa bezświerkowego”. Zastosowanie mieszanego modelu liniowego (GzLMM) pozwoliło wyróżnić czynniki takie jak środowisko, prowienienca, rok i ich interakcje, które determinują częstość występowania każdego typu fluktuacji. Przyjęto, że fluktuacje te stanowią miarę adaptacji pochodzeń świerka do lokalnych warunków siedliskowych. Jednocześnie podjęto próbę zdefiniowania trendów geograficznych potencjału adaptacyjnego populacji świerka wyróżniając dwie grupy prowieniencki różniące się pod względem reakcji na niekorzystne warunki pogodowe występujące w trakcie sezonu wegetacyjnego.

**Słowa kluczowe:** IADF, świerk pospolity,  $G \times E$ , doświadczenie prowieniencyjne, pas bezświerkowy

**Abstract. Variation in intra-annual density fluctuations (IADFs) of Norway spruce provenances in Poland.** The article presents the results of the intra-annual wood density fluctuations research carried out on ten Norway spruce provenances at two provenance plots. These plots are part of the IUFRO 1972 provenance trial series. The provenance plot in Knyszyn represents climate conditions of the north-eastern range of spruce while provenance plot in Kórnik represents climate conditions of the central polish disjunction in the range of spruce. Norway spruces provenances from southern and north-eastern range in Poland were tested at both plots. It is assumed that intra-annual wood density fluctuations are a measurement of adaptation of the spruce provenances to local site conditions and related climate anomalies. The generalized linear mixed model was used (GzLMM) to distinguish such factors as environment, provenance, year and their interactions. They determine a frequency of intra-annual density fluctuations. The geographical regions of origin of the studied spruce populations, which have specific adaptation potential, were indicated. The provenances of spruce which have a different response to adverse weather conditions in the growing season were distinguished into two different groups.

**Key words:** IADF, Norway spruce,  $G \times E$ , provenance trial, spruce less area

## Wstęp

Wzrost promieniowy może być interpretowany jako wynik interakcji czynników środowiskowych oraz uwarunkowanych genetycznie procesów fizjologicznych (Fritts 1976, Savva i in. 2002). Do głównych czynników środowiskowych modelujących przebieg wytwarzania drewna zalicza się warunki klimatyczne (Wimmer i in. 2000, Rigling i in. 2001, Masiokas i Villalba 2004). Szczególną rolę w tym procesie odgrywają biotyczne i abiotyczne bodźce środowiskowe o charakterze stresu (Dmuchowski i in. 1997, Eilmann i in. 2013, Vieira i in. 2015). Czynnikiem biotycznym modelującym przebieg wzrostu promieniowego są gradacje owadów (Alfaro i in. 2014, Axelson i in. 2015, Sangüesa-Barreda i in. 2015) oraz obfite kwitnienie i owocowanie (Drobyshev i in. 2010, Hackett-Pain i in. 2015). Przebieg wzrostu promieniowego mogą zaburzać również czynniki abiotyczne pochodzenia naturalnego, takie jak erupcje wulkanów (Krakauer, Randerson 2003) oraz antropogenicznego, na przykład emisje zanieczyszczeń (Sensuła i in. 2015). Plastyczność drzew wyrażona reakcją promieniową na stresowe warunki wzrostu jest zależna od stopnia ekspresji ich genotypu determinującego przebieg procesów fizjologicznych (López-Maurty i in. 2008). Zmienność reakcji promieniowej może być związana ze stopniem pokrewieństwa drzew na poziomie rodzin, gatunków, proveniencji czy geotypów (McLane 2011, McLane i in. 2011a, Kallikoski i in. 2012, Wilczyński i Kulej 2013, Klisz i in. 2015).

W ostatnich latach obserwuje się nasilenie występowania anomalii pogodowych przypisywanych zmianom klimatu (IPCC 2014). Znajdują one potwierdzenie w budowie anatomicznej słoje rocznych drzew w różnych strefach klimatycznych (Masiokas i Villalba 2004, Seo i in. 2011, Rozas i in. 2011). Typowy wzór budowy anatomicznej słoja rocznego, obejmujący strefę drewna wczesnego, strefę przejściową oraz strefę drewna późnego, może ulec modyfikacji pod wpływem nietypowych warunków klimatycznych (Wimmer 2002).

Redukcja światła komórek oraz zwiększenie grubości ich ścian jest efektem reakcji fizjologicznej drzewa na stres związany z niedoborem wody umożliwiającą zabezpieczenie komórek przed wystąpieniem zjawiska ich embolizmu (Battipaglia i in. 2014). Wykształcenie cienkościennych komórek o dużym lumenie pod koniec sezonu wegetacyjnego związane może być związane z występowaniem obfitych opadów w tym okresie (Vieira i in. 2015). Oba typy fluktuacji budowy słoja można uzupełnić o grubościennie komórki o wąskim lumenie pojawiające się w strefie przejściowej pomiędzy drewnem wczesnym i późnym oraz cienkościennie komórki o szerokim lumenie występujące pomiędzy drewnem późnym a drewnem wczesnym następnego słoja rocznego (Campelo i in. 2013). W badaniach fluktuacji gęstości drewna przyjmuje się cztery typy anomalii: fluktuacje w drewnie wczesnym (IADF E), strefie przejściowej (IADF E+), drewnie późnym (IADF L) oraz pod koniec drewna późnego (IADF L+); Battipaglia i in. 2016. Czynniki związane z indywidualnym zróżnicowaniem osobników (wymiary i wiek drzew; Vieira i in. 2009, Novak i in. 2013, Campelo i in. 2013, 2015), wzajemnych relacji osobników (status biosocjalny oraz tempo wzrostu; Copenheaver i in. 2006), czy też uwarunkowaniami środowiskowymi (dostępność wody w glebie; de Luis i in. 2011, Battipaglia i in. 2010) nie wyjaśniają w pełni zjawiska wykształcania przez drzewa nietypowych struktur w budowie ksylemu.

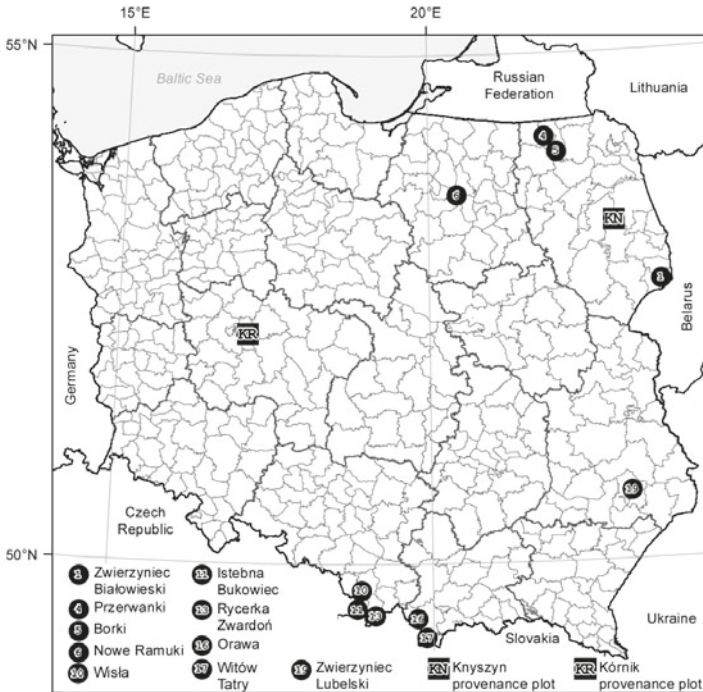
Gęstość drewna wczesnego, czy też późnego jest uwarunkowana genetycznie, charakteryzując się wysoką odziedziczalnością (Zobel, Jett 1995). Genetyczna kontrola zmian gęstości słoja, a szczególnie położenia maksymalnej wartości gęstości w obrębie strefy drewna wcze-

snego i przejściowego, wyraźnie zaznacza się w warunkach deficytu wodnego wywołanego suszą oraz wysoką temperaturą (Rozenberg i in. 2002). Można zatem przypuszczać, że również frekwencja występowania różnych typów fluktuacji gęstości drewna determinowana jest genetyczne.

W prezentowanej pracy podjęto próbę zweryfikowania hipotezy, o występowaniu międzypopulacyjnej zmienności frekwencji fluktuacji gęstości drewna polskich proveniencji świerka pospolitego.

## Material i metody

Badaniami objęto dwa doświadczenia proveniencyjne świerka pospolitego serii IUFRO 1972 zlokalizowane na terenie Leśnego Zakładu Doświadczalnego Instytutu Dendrologii PAN w Kórniku (N 52°14'14.6" E 17°04'40.7") oraz w Nadleśnictwie Knyszyn (N 53°19'35,4" E 23°03'39,7") (Matras 2002). Do badań wytypowano po dziesięć proveniencji testowanych na obu powierzchniach doświadczalnych reprezentujących północno-wschodni i południowy zasięg świerka pospolitego (Ryc. 1). Na obu powierzchniach doświadczalnych wybrano po 15 drzew z każdej badanej proveniencji. Jedynie w doświadczeniu w Kórniku proveniencje Borki, Nowe Ramuki i Rycerka reprezentowane były przez odpowiednio 8, 11 i 10 drzew.



Ryc. 1. Lokalizacja powierzchni proveniencyjnych oraz testowanych proveniencji. Linia szara – granice nadleśnictw

Fig. 1. Provenance trails and location of origin provenances of Norway spruce. Grey line – forest districts borders

Z drzew pobrano po dwa wywierty na wysokości 1,3 m nad gruntem z kierunku północnego i wschodniego. Wywierty poddano standardowej procedurze szlifowania i skanowania w rozdzielczości 1200 dpi. Na zdjęciach pomierzono szerokości słoje rocznych za pomocą programu WinDENDRO.2014a. Identyfikację czterech typów fluktuacji gęstości drewna: w drewnie wczesnym (IADF E), w strefie przejściowej (IADF E+), drewnie późnym (IADF L) oraz pod koniec drewna późnego (IADF L+), wykonano za pomocą binokularu LeicaA60. Poprawność datowania i homogeniczność serii przyrostowych przeprowadzono za pomocą programu COFECHA (Holmes 1983, Grissino-Mayer 2001). Dla każdego typu fluktuacji gęstości drewna obliczono współczynniki frekwencji ( $f$ ) według wzoru (Osborn i in. 1997):

$$f = Fn^{0.5},$$

gdzie:  $F$  jest współczynnikiem liczby drzew wytwarzających ten sam typ fluktuacji w tym samym roku ( $N$ ) do liczby badanych drzew ( $n$ ). Do analiz statystycznych wykorzystano niepełny, z powodu braku zbieżności modelu pełnego, uogólniony mieszany model liniowy (GzLMM) z efektami głównymi: środowisko, proveniencja, oraz interakcji środowisko  $\times$  proveniencja, środowisko  $\times$  rok oraz proveniencja  $\times$  rok. Do obliczeń wykorzystano procedurę GLIMMIX, pakiet SAS/STAT 13.1 (SAS Institute Inc. 2013).

## Wyniki i dyskusja

Dominującym typem fluktuacji na obu powierzchniach doświadczalnych był typ E+, stwierdzony w Kórniku w 4,8% wszystkich słoje, podczas gdy w Knyszynie w 1,8% słoje. Fluktuacja typu E była drugą pod względem częstości występowania (odpowiednio: 3,1% i 0,8%). Rzadziej obserwowaną była fluktuacja typu L (odpowiednio: 2,7% i 0,2%). Ze względu na bardzo niską frekwencję fluktuacji typu L+ cechy tej nie uwzględniono w dalszych analizach (Tab. 1).

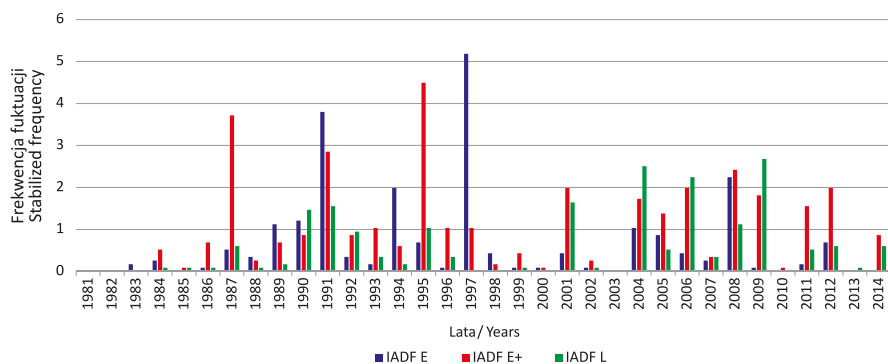
Wyniki te znajdują potwierdzenie w badaniach prowadzonych na rodach modrzewia europejskiego w północnej Polsce (Klisz i in. 2014, 2016). Charakterystyczną reakcją drzew iglastych rosnących w warunkach klimatu umiarkowanego jest przewaga fluktuacji gęstości typu E i E+ (Rozenberg i in. 2002, Hoffer i Tardif 2009), podczas gdy w klimacie borealnym oraz Alp zaobserwowano dominujący udział fluktuacji w drewnie późnym (69-100%) (Rigling i in. 2001). Dominację IADF L i IADF L+ potwierdzają także liczne badania prowadzone w warunkach klimatu śródziemnomorskiego (Campelo i in. 2006, Vieira i in. 2009, Nabais i in. 2014). Na powierzchni doświadczalnej Kórnik stwierdzono istotnie wyższą frekwencję każdego typu fluktuacji gęstości drewna niż na powierzchni Knyszyn. Wyjaśnienia różnic w frekwencji fluktuacji pomiędzy obu powierzchniami doświadczalnymi należy szukać w niekorzystnych dla świerka warunkach klimatycznych sezonu wegetacyjnego Wielkopolski (Kórnik). Region ten charakteryzuje się bowiem deficytem opadów atmosferycznych. Najczęstszy typ fluktuacji w strefie przejściowej pomiędzy drewnem wczesnym i późnym (IADF E+) charakteryzuje się istotną statystycznie różnicą w częstości występowania w badanych proveniencjach. Dotychczasowe badania nad determinacją genetyczną powstawania fluktuacji gęstości drewna jednoznacznie nie potwierdziły wpływu pochodzenia na wytwarzanie anomalii w budowie anatomicznej słoja rocznego (Klisz i in. 2014). Jedynie studia Rozenberga (2002) nad wzorcami mikrogęstości w obrębie słoje rocznych klonów modrzewia europejskiego wskazują na silną determinację genetyczną lokalizacji pików gęstości w obrębie drewna wczesnego lub strefy przejściowej. Szczegółowe porównanie proveniencji pod względem częstości każdego z typów fluktuacji w zależności od miejsca ich testowania (Kór-

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

Kórnik	Prowienienca											Razem		
	1	4	5	6	10	11	13	16	17	19				
Liczba drzew (wywierców)	15 (30)	15 (30)	8 (16)	11 (22)	15 (30)	15 (30)	10 (20)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	124 (248)
Drzewa z IADF	11	15	8	15	13	15		13		15	14	15		119
Liczba analizowanych słoj	926	892	496	910	967	951	635	950	928	942				8597
Liczba i udział (%) słoj z IADF	61 (6,6)	125 (14,0)	102 (20,6)	89 (9,8)	143 (14,8)	104 (10,9)	97 (15,3)	76 (8,0)	35 (3,8)	82 (8,7)				914 (10,6)
Liczba (%) słoj z IADF E	14 (1,5)	28 (3,1)	22 (4,4)	23 (2,5)	40 (4,1)	36 (3,8)	46 (7,2)	22 (2,3)	16 (1,7)	18 (1,9)				265 (3,1)
Liczba (%) słoj z IADF E+	25 (2,7)	67 (7,5)	44 (8,9)	31 (3,4)	58 (6,0)	49 (5,2)	42 (6,6)	40 (4,2)	15 (1,6)	44 (4,7)				415 (4,8)
Liczba (%) słoj z IADF L	22 (2,4)	30 (3,4)	36 (7,3)	35 (3,8)	43 (4,4)	19 (2,0)	9 (1,4)	14 (1,5)	4 (0,4)	20 (2,1)				232 (2,7)
Liczba (%) słoj z IADF L+	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	2 (0,2)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)				2 (0,02)
Knyszyn	Prowienienca											Razem		
	1	4	5	6	10	11	13	16	17	19				
Liczba drzew (wywierców)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	15 (30)	150 (300)
Drzewa z IADF	12	13	13	12	11	12	11	11	12	13	12	13	13	251
Liczba analizowanych słoj	973	1045	1017	1036	977	1030	1027	1025	953	957				10040
Liczba (%) słoj z IADF	34 (3,5)	26 (2,5)	51 (5,0)	31 (3,0)	20 (2,0)	27 (2,6)	19 (1,9)	25 (2,4)	22 (2,3)	31 (3,2)				286 (2,8)
Liczba (%) słoj z IADF E	5 (0,5)	8 (0,8)	17 (1,7)	10 (1,0)	5 (0,5)	9 (0,9)	3 (0,3)	6 (0,6)	12 (1,3)	9 (0,9)				84 (0,8)
Liczba (%) słoj z IADF E+	24 (2,5)	16 (1,5)	32 (3,1)	19 (1,8)	15 (1,5)	16 (1,6)	12 (1,2)	14 (1,4)	10 (1,0)	20 (2,1)				178 (1,8)
Liczba (%) słoj z IADF L	5 (0,5)	2 (0,2)	2 (0,2)	2 (0,2)	0 (0,0)	2 (0,2)	4 (0,4)	5 (0,5)	0 (0,0)	2 (0,2)				24 (0,2)
Liczba (%) słoj z IADF L+	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)	0 (0,0)				0 (0,0)

nik lub Knyszyn) wskazało na występowanie zróżnicowania geograficznego pochodzeń. Udało się wydzielić dwie grupy proveniencji: południową i północną. Ponadto w ramach obu grup istnieją proveniencje o wysokiej adaptacyjności do wzrostu w niekorzystnych warunkach panujących w „pasiu bezświerkowym” (Kórnik), które istotnie częściej wytwarzały fluktuacje typu E i E+. Według Rozenberga (2002) tendencja do wykształcania fluktuacji w drewnie wczesnym i strefie przejściowej z drewnem późnym, typowa dla niektórych klonów modrzewia europejskiego, może świadczyć o ich wyższej adaptacyjności do stresowych warunków wzrostu wywołanych długotrwałą suszą na początku sezonu wegetacyjnego. Próbę wyznaczania trendów geograficznych potencjału adaptacyjnego podejmowano do tej pory dla *Pinus contorta* (Mc Lane i in. 2011a, b), *Pinus banksiana* (Savva i in. 2007, 2008, 2010), *Pinus sylvestris* (Savva i in. 2002), *Pseudotsuga menziesii* (Eilmann i in. 2013) i *Larix decidua* (Wilczyński i Kulej 2013). Jedynie badania dotyczące północnoamerykańskich proveniencji sosny wydymowej prowadzone były w zróżnicowanych warunkach środowiskowych, co umożliwiało określenie interakcji środowisko × proveniencja.

Częstość wytwarzania fluktuacji gęstości drewna zmieniała się w kolejnych sezonach wegetacyjnych determinując odmienny dla każdego typu fluktuacji wzorec. Na obu powierzchniach doświadczalnych w latach 1987-1997 wyraźnie zwiększyła się frekwencja fluktuacji w drewnie wczesnym (E i E+), podczas gdy najwyższą frekwencję fluktuacji drewna późnego zaobserwowano w latach 2004-2009 (Ryc. 2). Zbliżone wyniki częstości fluktuacji typu E i E+ stwierdzono w przypadku modrzewia europejskiego z północnej Polski (Klisz i in. 2014). Jak dotąd, brak jest podobnych badań nad występowaniem fluktuacji gęstości drewna u gatunków iglastych dla regionu Europy środkowo-wschodniej. Z kolei porównywanie wzorów frekwencji fluktuacji z analogicznymi dla regionu śródziemnomorskiego nie pozwala na wyciąganie wniosków uogólniających ze względu na bimodalny charakter wzrostu drzew w warunkach klimatu śródziemnomorskiego (Cherubini i in. 2003).



**Ryc. 2.** Frekwencja różnych typów fluktuacji gęstości drewna w latach 1981 – 2014 dla obu stanowisk łącznie

*Fig. 2. Different types IADFs stabilized frequency in relation to calendar years (1981 – 2014) on both experimental sites*

## Wnioski:

- Niesprzyjające dla świerka warunki panujące w LZD Kórnik („pas bezświerkowy”) determinują wyższą frekwencję fluktuacji niż na stanowisku Knyszyn (północno-wschodni region występowania gatunku).
- Na obu stanowiskach badawczych najczęstszym typem fluktuacji jest IADF E+.
- Analiza częstości występowania trzech typów fluktuacji pozwala wydzielić dwie grupy geograficzne populacji (południową i północno-wschodnią) charakteryzujące się odmiennym wzorcem reakcji na anomalie klimatyczne.

## Podziękowania

Badania zostały sfinansowane ze środków przeznaczonych na działalność statutową IBL, 24.02.38 Badania zostały zrealizowane w ramach COST ACTION FP 1106 STReESS, Topic Group: Intra-annual Density Fluctuation.

## Literatura

- Alfaro R. I., Berg J., Axelson J. 2014. Periodicity of western spruce budworm in Southern British Columbia, Canada. *For. Ecol. Manage.* 315: 72-79.
- Axelson J. N., Smith D. J., Daniels L. D., Alfaro R. I. 2015. Multicentury reconstruction of western spruce budworm outbreaks in central British Columbia, Canada. *For. Ecol. Manage.* 335: 235-248.
- Battipaglia G., De Micco V., Brand W. A., Linke P., Aronne G., Cherubini P. 2010. Variations of vessel diameter and  $\delta^{13}C$  in false rings of *Arbutus unedo* L. reflect different environmental conditions. *New Phytol.* 188: 1099-1112.
- Battipaglia G., De Micco V., Brand W. A., Saurer M., Aronne G., Linke P. 2014. Drought impact on water use efficiency and intra-annual density fluctuations in *Erica arborea* on Elba (Italy). *Plant. Cell Environ.* 37: 382-391.
- Campelo F., Nabais C., Freitas H., Gutiérrez E. 2006. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal. *Ann. For. Sci.* 64: 229-238.
- Campelo F., Vieira J., Nabais C. 2013. Tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* responses to climate : does size matter? *Trees* 27: 763-772.
- Campelo F., Vieira J., Battipaglia G., de Luis M., Nabais C., Freitas H. 2015. Which matters most for the formation of intra-annual density fluctuations in *Pinus pinaster*: age or size? *Trees* 29: 237-245.
- Cherubini P., Gartner B. L., Tognetti R., Braker O. U., Schoch W., Innes J. L. 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from mediterranean climates. *Biol. Rev.* 78: 119-148.
- Copenheaver C. A., Pokorski E. A., Currie J. E., Abrams M. D. 2006. Causation of false ring formation in *Pinus banksiana*: A comparison of age, canopy class, climate and growth rate. *For. Ecol. Manage.* 236: 348-355.
- Dmuchowski W., Bytnerowicz A., Kurczyńska E. U., Włoch W. 1997. The influence of air pollutants on needles and stems of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Environ. Pollut.* 98: 325-334.
- Drobyshev I., Övergaard R., Saygin I., Niklasson M., Hickler T., Karlsson M. 2010. Masting behaviour and dendrochronology of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden. *For. Ecol. Manage.* 259: 2160-2171.
- Eilmann B., de Vries S. M. G., den Ouden J., Mohren G. M. J., Sauren P., Sass-Klaassen U. 2013. Origin matters! Difference in drought tolerance and productivity of coastal Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)) provenances. *For. Ecol. Manage.* 302: 133-143.
- Fritts H. C. 1976. *Tree-rings and climate*. Academic Press, London. 1-567.



- Grissino-Mayer H. D. 2001. Evaluating cross-dating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree Ring Research* 57: 205-221.
- Hacket-Pain A. J., Friend A. D., Lagueard J. G. A., Thomas P. A. 2015. The influence of masting phenomenon on growth-climate relationships in trees: explaining the influence of previous summers' climate on ring width. *Tree Physiol.* 35: 319-330.
- Hoffer M., Tardif J. C. 2009. False rings in jack pine and black spruce trees from eastern Manitoba as indicators of dry summers. *Can. J. For. Res.* 39: 1722-1736.
- Holmes R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull* 43: 69-78.
- IPCC 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* IPCC, Geneva.
- Kalliokoski T., Reza M., Jyske T., Mäkinen H., Nöjd P. 2012. Intra-annual tracheid formation of Norway spruce provenances in southern Finland. *Trees* 26: 543-555.
- Klisz M., Jastrzębowski S., Ukalska J., Wrzesiński P. 2014. Genetyczna i ekologiczna interpretacja występowania różnych typów fluktuacji gęstości drewna wewnątrz słoja u modrzewia europejskiego (*Larix decidua* Mill.). *Studia i Materiały CEPL* 40: 19-27.
- Klisz M., Jastrzębowski S., Chojnacka-Ożga L., Kowalczyk J. 2015. Radial growth variation between four provenances of Norway spruce in the conditions of central Poland. *For. Res. Pap.* 76: 59-65.
- Krakauer N. Y., Randerson J. T. 2003. Do volcanic eruptions enhance or diminish net primary production? Evidence from tree rings. *Global Biogeochem. Cycles* 17: 1118.
- López-Maury L., Marguerat S., Bähler J. 2008. Tuning gene expression to changing environments: from rapid responses to evolutionary adaptation. *Nat. Rev. Genet.* 9: 583-593.
- de Luis M., Novak K., Raventós J., Gričar J., Prislán P., Čufar K. 2011. Cambial activity, wood formation and sapling survival of *Pinus halepensis* exposed to different irrigation regimes. *For. Ecol. Manage.* 262: 1630-1638.
- Masiokas M., Villalba R. 2004. Climatic significance of intra-annual bands in the wood of *Nothofagus pumilio* in southern Patagonia. *Trees* 18: 696-704.
- Matras J. 2002. Growth and development of Polish provenances of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) in the IUFRO 1972 experiment. *For. Res. Pap.* 947: 73-97.
- McLane S. C. 2011. Establishment and growth responses of White bark and Lodgepole pine populations in a changing climate. University of British Columbia.
- McLane S. C., Daniels L. D., Aitken S. N. 2011a. Climate impacts on lodgepole pine (*Pinus contorta*) radial growth in a provenance experiment. *For. Ecol. Manage.* 262: 115-123.
- McLane S. C., Lemay V. M., Aitken S. N. 2011b. Modeling Lodgepole pine radial growth relative to climate and genetics using universal growth-trend response functions. *Ecol. Appl.* 21: 776-788.
- Nabais C., Campelo F., Vieira J., Cherubini P. 2014. Climatic signals of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinaster* and *Pinus pinea* along a latitudinal gradient in Portugal. *Forestry* 87: 598-605.
- Novak K., Čufar K., de Luis M., Sánchez M. A. S., Raventós J. 2013. Age, climate and intra-annual density fluctuations in *Pinus halepensis* in Spain. *IAWA J.* 34: 459-474.
- Osborn T. J., Briffa K. R., Jones P. D. 1997. Adjusting variance for sample-size in tree-ring chronologies and other regional mean time series. *Dendrochronologia* 15: 89-99.
- Rigling A., Waldner P. O., Forster T., Bräker O. U., Pouttu A. 2001. Ecological interpretation of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus sylvestris* on dry sites in the central Alps and Siberia. *Can. J. For. Res.* 31: 18-31.
- Rozas V., Garcia-Gonzalez I., Zas R. 2011. Climatic control of intra-annual wood density fluctuations of *Pinus pinaster* in NW Spain. *Trees* 25: 443-453.
- Rozenberg P., Loo J. Van Hannrup B., Grabner M. 2002. Clonal variation of wood density record of cambium reaction to water deficit in *Picea abies* (L.) Karst. *Ann. For. Sci.* 59: 533-540.
- Sangüesa-Barreda G., Linares J. C., Camarero, J. J. 2015. Reduced growth sensitivity to climate in bark-beetle infested Aleppo pines: Connecting climatic and biotic drivers of forest dieback. *For. Ecol. Manage.* 357: 126-137.



- SAS Institute Inc. 2013. SAS/STAT® 13.1 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Savva Y., Schweingruber F., Milyutin L., Vaganov E. 2002. Genetic and environmental signals in tree rings from different provenances of *Pinus sylvestris* L. planted in the southern taiga, central Siberia. *Trees* 16: 313-324.
- Savva Y., Denneler B., Koubaa A., Tremblay F., Bergeron Y., Tjoelker M. G. 2007. Seed transfer and climate change effects on radial growth of jack pine populations in a common garden in Petawawa, Ontario, Canada. *For. Ecol. Manage.* 242: 636-647.
- Savva Y., Bergeron Y., Denneler B., Koubaa A., Tremblay F. 2008. Effect of interannual climate variations on radial growth of jack pine provenances in Petawawa, Ontario. *Can. J. For. Res.* 38: 619-630.
- Savva Y., Koubaa A., Tremblay F., Bergeron Y. 2010. Effects of radial growth, tree age, climate, and seed origin on wood density of diverse jack pine populations. *Trees* 24: 53-65.
- Sensuła B., Opała M., Wilczyński S., Pawelczyk S. 2015. Long- and short-term incremental response of *Pinus sylvestris* L. from industrial area nearby steelworks in Silesian Upland, Poland. *Dendrochronologia* 36: 1-12.
- Seo J.-W., Eckstein D., Jalkanen R., Schmitt, U. 2011. Climatic control of intra- and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland. *Environ. Exp. Bot.* 72: 422-431.
- Vieira J., Campelo F., Nabais C. 2009. Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees* 23: 257-265.
- Vieira J., Campelo F., Rossi S., Carvalho A., Freitas H., Nabais C. 2015. Adjustment Capacity of Maritime Pine Cambial Activity in Drought-Prone Environments. *PLoS One* 10: e0126223.
- Wilczyński S. B. Kulej, M. 2013. The influence of climate on the radial increment of larches of different provenances on the basis of the experiment in the Carpathian Mountains in Southern Poland. *Eur. J. For. Res.* 132: 919-929.
- Wimmer R. 2002. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* 20: 21-36.
- Wimmer R., Strumia G., Holawe F. 2000. Use of false rings in Austrian pine to reconstruct early growing season precipitation. *Can. J. For. Res.* 30: 1691-1697.
- Zobel B. J., Jett J. B. 1995. *Genetics of Wood Production*. Springer-Verlag.

<sup>1</sup>Marcin Klisz\*, <sup>2</sup>Joanna Ukalska, <sup>1</sup>Piotr Wrześniński, <sup>3</sup>Sławomir Wilczyński,  
<sup>1</sup>Szymon Jastrzębowski

<sup>1</sup> Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Hodowli Lasu i Genetyki Drzew Leśnych

<sup>2</sup> SGGW w Warszawie, Katedra Ekonometrii i Statystyki, Zakład Biometrii

<sup>3</sup>Instytut Ochrony Ekosystemów Leśnych, Zakład Ochrony Lasu, Entomologii i Klimatologii  
Leśnej, Wydział Leśny, UR w Krakowie

\*m.klisz@ibles.waw.pl