

Julita Bakiera

Hodowla drzew odpornych na żerowanie ssaków roślinożernych

Breeding of Forest Trees for Resistance to Herbivorous Mammals

Problem szkód wyrządzanych przez ssaki roślinożerne (jeleniowate, zające, drobne gryzonie) w borealnych lasach strefy holarktycznej dotyczy głównie upraw leśnych. Jak dotąd nie znaleziono skutecznej metody ochrony, toteż obecnie obserwuje się stopniowe odchodzenie od metod technicznych na korzyść metod ekologicznych, opierających się na strategii żerowania zwierzyny i badaniu składu chemicznego drzew nie zgryzanych i nie spałowanych.

Już dawno zauważono, że ssaki zgryzające zimą w lasach borealnych wyraźnie wybierają wśród różnych gatunków drzew. Fińskie doświadczenia terenowe (9, 11) wykazały, że porządek preferencji gatunków roślin zgryzanych przez zające i drobne gryzonie wydaje się być generalnie taki sam. Stwierdzono również, że zwierzęta te żerują bardzo selektywnie, wybierając nawet pomiędzy różnymi grupami rodzinnymi jednego gatunku. Łoś ma tendencję do zgryzania i spałowania tych samych drzew, a pewne egzemplarze nie są przez niego nigdy ruszane nawet gdy zwierząt tych jest bardzo dużo. Odkryto, że preferencja żerowa łosia i zająca na poszczególne klony sosny wydaje się być odwrotnie proporcjonalna do zawartości w tych roślinach wtórnych, "repelentnych" metabolitów - fenoli i terpenów (3, 8, 10). Nie bez znaczenia są również cechy morfologiczne i warunki odżywcze drzew. Powtórne zgryzienia danego egzemplarza sosny mogą spowodować wzrost atrakcyjności dla łosia przez zwiększenie zawartości azotu i zmianę morfologii igieł (dlatego proponuje się nie usuwać drzew mocno eksploatowanych przez łosie).

Z drugiej strony selekcja ssaków nie opiera się wyłącznie na indukowanej odporności roślin, ale zależy również od sygnałów chemicznych i morfologicznych odbieranych przez roślinożerców z powierzchni roślin przed ich zjedzeniem. Liczne obserwacje wskazują na to, że określenie smakowitości pokarmu roślinnego przez zająca górskiego oparte jest na stymulacji węchowej (4).

Propozycją nowej metody ochrony lasu jest hodowla klonów drzew genetycznie odpornych na żerowanie ssaków. W krajach skandynawskich rozwinął się kierunek badań próbujących znaleźć odpowiedzi na następujące problemy:

- 1. Jakie są różnice w genetycznej odporności na żerowanie ssaków roślinożernych pomiędzy różnymi gatunkami drzew a także w obrębie jednego gatunku (pomiędzy proweniencjami, rodzinami, klonami) ?
- 2. Jaki jest mechanizm odporności poszczególnych gatunków drzew na żerowanie oraz plastyczność fenotypowa tej cechy?
- 3. Czy będzie możliwe zastosowanie hodowli odpornościowej w leśnictwie jako metody obniżenia wielkości szkód wyrządzanych przez roślinożerne ssaki w lasach i czy zwiększana w ten sposób odporność ma wpływ na wzrost drzew, jakość drewna itp?

Nabywanie odporności drzew na patogeny oparte jest na energochłonnych reakcjach obronnych w roślinie związanych z podniesioną aktywnością biochemiczną. Istota problemu chorób drzew wywołanych przez grzyby, drobnoustroje, nicienie a nawet owady polega na tym, że szkodniki te jako obligatoryjne monofagi produkujące ogromną ilość potomstwa wywierają wciąż rosnącą presję w celu przełamania nabytej odporności drzew. W przeciwieństwie do nich ssaki roślinożerne są polifagami produkującymi ograniczoną liczbę potomstwa, tak więc przyszłość hodowli odpornościowej teoretycznie wydaje się być bardziej obiecująca.

Wynikiem efektywnego rozprzestrzeniania się pyłku jest aktywna wymiana genów pomiędzy populacjami drzew, które porastają ten sam obszar geograficzny. W efekcie nie można oczekiwać powstania populacji różniących się stopniem odporności na roślinożerce. Jeśli jednak dany gatunek drzewa ma bardzo szeroki zasięg geograficzny i występuje na rozległych obszarach o różnym nacisku roślinożerców (np. *Betula pendula*), prawdopodobieństwo wystąpienia różnic w odporności pomiędzy proweniencjami jest o wiele większe. Problem polega na ustaleniu, czy różnice w odporności występujące pomiędzy proweniencjami posadzonymi na tej samej powierzchni są faktycznie wynikiem ich odmienności genetycznej czy jedynie następstwem różnej adaptacji fenotypowej drzew.

Przy transferach proweniencyjnych i introdukcji gatunków egzotycznych należy zwrócić szczególną uwagę na zdolności adaptacyjne materiału sadzeniowego do nowego siedliska. Nierzadko słaba adaptacja może spowodować obniżenie odporności drzewa na szkodniki. W Finlandii stwierdzono, że pochodzenie *Pinus sylvestris* ma związek z wielkością szkód wyrządzanych przez łosia: im bardziej południowe, tym smakowitsze (7). Naukowcy fińscy udowodnili, że istnieje związek odwrotnie proporcjonalny pomiędzy składem suchej masy igieł sosny a zgryzaniem przez łosia, zaś skład ten jest skorelowany z pochodzeniem geograficznym drzew. Kiedy drzewa pochodzenia południowego są przenoszone na północ, zachodzący w igłach proces zimowego hartowania ulega zwolnieniu, co prawdopodobnie jest przyczyną zwiększonej podatności na zgryzanie przez łosie(8).

Chociaż wpływ nawożenia na zimowe hartowanie drzew nie jest jeszcze dobrze poznany zauważono, że nadmiar azotu i znaczne zachwianie równowagi pomiędzy związkami odżywczymi w roślinie może spowodować drastyczne opóźnienie procesu zimowego hartowania roślin i w konsekwencji prowadzić do wzrostu szkód (2, 5 - doświadczenia z *Pinus sylvestris* i *Abies amabilis*). Sullivan (13) stwierdził, że zając

i wiewiórka wyraźnie preferowały nawożoną *Pinus concorta* niż nienawożoną, chociaż wpływ azotu i innych nawozów nie był sprawdzany oddzielnie. Ponieważ wydaje się że ssaki nie wybierają roślin żerowych według zawartości w nich substancji odżywczych (4,12), przedstawione wyniki można wytłumaczyć zachodzeniem zmian w poziomie zawartości pewnych metabolitów w roślinach, które w niewłaściwy sposób przeszły proces zimowego hartowania. Przemiany te mogłyby być indukowane chłodem.

Centra odporności

Pojęcia “centrów odporności” (lub “centrów pochodzenia”) wprowadził Wawilow w 1922 roku do oznaczenia regionów pierwotnego zasiedlenia przez gatunki roślin uprawnych (14). Ogólnie przyjęta obecnie zasada głosi, że centra genowe roślin uprawnych są najlepszymi miejscami do określenia pierwotnej odporności roślin na pospolite choroby, szkodniki owadzie i nicienie, ponieważ długa ekspozycja tych roślin na presję ze strony miejscowych patogenów doprowadziła do wykształcenia najsilniejszej odporności genetycznej. Bryant (1) wskazał, że czas ekspozycji drzew strefy borealnej na roślinożerne ssaki wpływa na rozwój ich obrony przed zgryzaniem. Stwierdzono m. in., że zapadające w stan zimowego spoczynku borealne gatunki drzew z rodzaju *Betula* i *Salix* pochodzące z refugium plejstoceńskich na Alasce i Syberii są bardziej odporne na zgryzanie przez zające niż ekologicznie pokrewne im brzozy i wierzby z regionów pokrytych w przeszłości lodowcem. Inny przykład: brzozy z Islandii, gdzie nie było ssaków zgryzających do czasu kolonizacji tej wyspy przez plemiona Wikingów (IX wiek n.e.) są bardziej podatne na zgryzanie niż ekologicznie podobne brzozy z borealnej strefy kontynentu europejskiego, na którym występuje duża ilość ssaków roślinożernych. Istnieje potrzeba dalszych badań nad istotnością “centrów odporności” jako miejsc - źródeł największej odporności genetycznej drzew na ssaki.

Mechanizm odporności brzozy

Trawienie ssaków roślinożernych strefy holarktycznej oparte jest na: aktywności drobnoustrojów w żwaczu (*Alces*); aktywności bakteryjnej oraz procesach enzymatycznych (*Lepus*) i aktywności enzymatycznej (*Microtus* i *Clethrionomys*)

W hodowli odpornościowej ważne jest czy selekcja pokarmu przez ssaki roślinożerne opiera się na tych samych podstawach pomimo różnic w procesie trawienia. Do niedawna panował pogląd, że selekcja ta oparta jest wyłącznie na poszukiwaniu pozytywnych elementów w roślinach zgryzanych. Azot to pierwiastek grający kluczową rolę w procesach metabolicznych, strukturze komórkowej i kodowaniu genetycznym we wszystkich organizmach żywych. Co więcej N jest pierwiastkiem krytycznym, od którego zależy wzrost roślin. Zaobserwowano jednak, że ani łoś ani zając nie wybierają pokarmu na podstawie zawartości azotu czy czystego białka. Na smakowitość roślin zgryzanych wydaje się również nie mieć wpływu poziom zawartości w nich węglowodanów, związków mineralnych czy pierwiastków śladowych.

Coraz więcej natomiast jest dowodów na to, że selekcja drzew zgryzanych przez roślinożerce opiera się głównie na unikaniu związków odstraszających i składników toksycznych.(3,4,6,9,10,11). Obecnie dość dobrze poznany jest mechanizm odporności brzozy na ssaki (9, 11). Mianowicie w korze niektórych gatunków (*Betula pendula*, *B. resinifera*) znajduje się dużo kropelek zawierających głównie kwas papierowy i kilka innych trójterpenów; im więcej tych kropelek, tym mniejsza jest smakowitość sadzonki dla zajęcy i drobnych gryzoni. Stwierdzono również, że kwas papierowy znacznie obniża szybkość trawienia celulozy przez płyn żwacza u jelenia wapiti (*Cervus elaphus nelsoni*). Liczba kropelek żywicznych wydaje się być pod dodatkową kontrolą genetyczną, tak więc przez dobór wyjątkowo odpornych sadzonek o dużej liczbie kropelek do dalszej hodowli można znacznie polepszyć odporność brzozy na żerowanie przez ssaki. Jest jedno "ale": kropelki żywiczne w korze sadzonek brzozy wyhodowanych w warunkach szklarniowych są zlokalizowane głównie w górnych częściach rośliny, podczas gdy dolne części zawierają ich bardzo mało. Wiadomo że zajęce i drobne gryzonie zwykle zjadają różne części sadzonek. W strefie holarktycznej drzewa są niszczone głównie zimą, kiedy brak jest innych źródeł pokarmu roślinnego. Gryzonie mogą zjadać korę brzozy do momentu kiedy średnica szyi korzeniowej osiągnie 4 cm, co następuje przeciętnie w wieku 5 lat. W tym wieku brzoza jest już tak wysoka, że zajęce mogą dosięgnąć tylko najniższych gałęzi bocznych. Nornik niszczy sadzonki znajdujące się pod pokrywą śniegu, natomiast zajęcy i łoś zjadają zimą najwyższe pędy, zaś łoś (a czasem i nornik) mogą uszkadzać sadzonki również w porze letniej. Ponadto ilość metabolitów wtórnych, ich rozmieszczenie pionowe w roślinie jak również zmiany ich zawartości w ciągu roku są zapewne dodatkową przyczyną braku korelacji pomiędzy ilością kropelek żywicznych a odpornością brzozy na zgryzanie przez *Microtus*.

Materiał roślinny do doświadczeń nad hodowlą odpornościową

Podstawą doświadczeń w hodowli odpornościowej jest uzyskanie jednorodnego materiału roślinnego. Jedną z częściej stosowanych metod jest ukorzenianie odciętych gałęzi starszych drzew. Jednakże ssaki roślinożerne niszczą głównie młode drzewka i dobrze znany jest fakt występowania gwałtownego spadku odporności po osiągnięciu przez roślinę pewnych rozmiarów, choć mechanizm tego zjawiska nie jest jeszcze dobrze poznany. Dlatego z dużą ostrożnością należy wnioskować o odporności drzew na podstawie wyników badań stadiów dojrzałych. Związki pomiędzy młodymi i dojrzałymi drzewami muszą być dokładniej zbadane.

Najlepszą i najszybszą metodą produkcji jednolitego genetycznie materiału do doświadczeń nad plastycznością fenotypową jest mikrorozmnażanie wyselekcjonowanych klonów. Stosowanie tej metody jest niezbędne w badaniach nad klonalnymi różnicami w odporności, chociaż nadal brak jest odpowiedzi na podstawowe problemy dotyczące młodzięzności mikrorozmnażanych sadzonek i przyczyn różnic w zdolności do mikrorozmnażania pomiędzy klonami tego samego gatunku.

Wpływ zwiększania odporności drzew na ich wzrost

Obecnie trwają badania nad zidentyfikowaniem biotoksyn określających odporność drzew, dróg prowadzących do ich syntezy, oraz czy związki te są produktami końcowymi i czy są przeznaczane również do innych celów. Chociaż niektóre z tych składników są już poznane, nadal nieznane są wszystkie drogi prowadzące do ich syntezy. W efekcie nie jest możliwe dokładne obliczenie energetycznych kosztów syntezy metabolitów obronnych. Zgodnie z hipotezą Rhoadesa (7) dostępne zasoby są przeznaczone na wzrost kosztem obrony i vice versa. Sugerował on, że wolnorosnące rośliny są mniej preferowane przez roślinożerców niż rośliny szybko-rosnące. Wiedza na ten temat jest jak na razie bardzo ograniczona podobnie jak znajomości wpływu zwiększania odporności na jakość drewna.

Już teraz wydaje się oczywiste, że hodowla drzew odpornych na żerowanie ssaków roślinożernych nie doprowadzi do uzyskania drzew całkowicie nieatrakcyjnych żerowo, ale stosując ją równolegle z innymi metodami ochrony (repelenty, ogrodzenia) na obszarach o wysokim ryzyku szkód, można by uzyskać zmniejszenie szkód do poziomu tolerancji kierując uwagę zwierząt na inne rośliny i inne obszary.

Literatura

1. **Bryant J.P., Tahvanainen J.** 1989. Biogeographic evidence for the evolution of chemical defence against mammal browsing by boreal birch and willow. *American Naturalist* 134.
2. **Gessel S., Orians G.H.** 1967. Rodent damage to fertilized Pacific silver fir in Western Washington. *Ecology* 48.
3. **Haukioja E., Nygren K.** 1982. The kinds of pine preferred by moose. *Suomen Riista* 30.
4. **Helle E., Tahvanainen J.** 1986. How and why does the mountain here select its winter diet? *Suomen Riista* 33.
5. **Löyttyniemi K.** 1981. Nitrogen fertilization and nutrient contents in Scots pine in relation to the browsing preference by moose. *Folia For. Fen.* 487.
6. **Rhoades D.F.** 1979. Evolution of plant chemical defence against herbivores. In: Rosenthal G.A. & Janzen D.H. Academic Press, New York.
7. **Niemela P., Hagman M.** 1989. Relationship between *Pinus sylvestris* L. origin and browsing preference by moose in Finland. *Scand. J. For. Res.* 4(2).
8. **Rousi M.** 1983. Susceptibility of pine to mammalian herbivores in northern Finland. *Silva Fennica* 17(4).

9. **Rousi M. 1990.** Breeding forest trees for resistance to mammalian herbivores. *Acta For. Fen.* 210.
10. **Roussi M. Bryant J.P. 1987.** The effect of bark phenols upon mountain hare barking of winter-dormant Scots pine. *Holarctic Ecology* 10.
11. **Rousi M. Tahvainainen J. 1989.** Inter- And intraspecific variation in the resistance of winter-dormant birch against browsing by the mountain hare. *Holarctic Ecology* 12.
12. **Salonen J. 1982.** Nutritional value of moose winter browsing plants. *Suomen Riista* 29.
13. **Sullivan T. P. 1982.** Influence of fertilization on feeding attacks to lodgepole pine by snowshoe hares and red squirrels. *Forestry Chronicle*.
14. **Wawilow N.I. 1922.** The law of homologous series in variation. *J. Genetics* 12(1).

Z Zakładu Gospodarki Łowieckiej Instytutu Badawczego Leśnictwa

Summary

Damage done by wild herbivorous mammals (small rodents, hares, ungulates) to forest trees constitutes a serious, still unsolved economical problem. In the forests of Poland the most severe damage is done by the overpopulation of deer. Breeding of forest trees for resistance to mammalian herbivores is a new proposal as a method forest protection. Now there is more and more evidence that selection of woody plants by herbivores is based mainly on the avoidance of some chemical compounds which occur in a tree and cause its unpalatability as food. The mechanism of mammalian resistance in birch is now quite well understood. The research work is engaged in improvement of the experimental methods used in resistance breeding and to determine the effect of resistance on growth and quality of trees.