

Marzena Niemczyk¹

Fluorescencja chlorofilu igieł klonów jodłowych (*Abies alba* Mill.) w archiwach genetycznych zlokalizowanych na różnych wysokościach nad poziomem morza w Karkonoskim Parku Narodowym

Chlorophyll fluorescence of silver fir (*Abies alba* Mill.) clone needles in genetic archives located at different altitudes in the Karkonosze National Park

Abstract. Chlorophyll fluorescence was measured in the needles of three-year-old fir clones using the saturation pulse method. The genetic material used in the research was collected from fir clone of autochthonous populations in the Karkonosze National Park. The fir clones were grown in three genetic archives located at different elevations (in the Przełęcz Protection Zone at 641–732 m a.s.l., Śnieżka Protection Zone at 700–767.5 m a.s.l. and Szrenica Protection Zone at 800–861.5 m a.s.l.). The total photosynthetic yield expressed by the maximal quantum yield of photosystem II (*PSII*) was high in all tested clones, however fir needles from the genetic archive located at the highest elevation in the Szrenica Protection Zone revealed a significantly lower quantum yield of photosystem II measured in light and lower photosynthetic electron transport rate (*ETR*). Also they showed higher non-photochemical quenching of fluorescence (*NPQ*). The research results proved that the clones from the genetic archive located above 800 m a.s.l. had no optimal growth and development conditions on account of the reduced photosynthetic yield caused by the photoinhibitory stress.

Key words: quantum yield of photosystem II (*PSII*), non-photochemical quenching of fluorescence (*NPQ*), photosynthetic electron transport (*ETR*).

1. Wstęp i cel pracy

Rośliny zielone absorbując promieniowanie fotosyntetycznie czynne (PAR, o długości fali 400–700 nm) potrafią efektywnie wykorzystać w fotosyntezie tylko niewielką jego część. Pozostała, może zostać rozproszona w postaci ciepła, być wykorzystana w procesach fitobiologicznych lub zostać wyemitowana w postaci fluorescencji. Fluorescencja chlorofilu jest miarą zaabsorbowanej, lecz utraconej energii świetlnej poprzez wyemitowanie światła o dłuższej fali (Hall et Rao 1999).

Każda z wymienionych dróg wykorzystania energii słonecznej przez roślinę jest względem pozostałych konkurencyjna. Kiedy jeden z procesów zachodzi bardziej intensywnie, następuje spadek wydajności pozostałych dwóch. Dlatego, poddając analizie fluorescencję chlo-

rofilu, można otrzymać informacje o zmianach współczynników sprawności przebiegu reakcji fotochemicznych i utracie ciepła (Leipner, <http://www.kp.ipw.agrl.ethz.ch/research/units/fluorescence/index>).

Efektywność przemian biochemicznych w fotosyntezie uzależniona jest od wielu czynników zarówno wewnętrznych, do których należą w przypadku drzew: wiek aparatu asymilacyjnego, zawartość chlorofilu, stosunki wodne oraz wiek samego drzewa, jak i zewnętrznych, głównie intensywności światła i temperatury powietrza (Zajączkowska 1983).

Prawidłowy przebieg fotosyntezy może być zakłócony przez nadmiar lub niedobór któregośkolwiek z wymienionych czynników. Określa się je jako stresy środowiskowe (Murkowski 2004). W toku ewolucji rośliny wykształciły mechanizmy adaptacyjne do warunków

¹ Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Hodowli Lasu, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn;
Fax +48 227150504, e-mail: M.Niemczyk@ibles.waw.pl

stresowych. Dzięki zdolnościom adaptacyjnym, które są skutkiem zmian zachodzących w genomie osobników, wyodrębniły się w czasie i przestrzeni lokalne ekotypy (rasy klimatyczne) przystosowane do specyficznego dla danego miejsca środowiska (Gabryś et al. 2007). Populacje takie, złożone z zaadaptowanych osobników cechuje większa skuteczność mechanizmów naprawczych oraz zdolność do utrzymywania homeostazy w niekorzystnych warunkach środowiska (Murkowski 2004). Środowisko określonego obszaru determinuje zatem nie tylko występowanie danego gatunku, ale też wpływa na przebieg ewolucyjnej adaptacji osobników w jego obrębie. Tereny górskie w sposób wyjątkowy polaryzują warunki życia roślin, gdyż oprócz standardowych różnic w układzie horyzontalnym stwarzają różnice w gradientach wertykalnym. Już na przestrzeni kilkuset metrów warunki wegetacji stają się całkowicie odmienne, wymagając od roślin uruchamiania mechanizmów pozwalających im przetrwać w ściśle określonym położeniu.

W paśmie Karkonoszy, gdzie przez wiele stuleci człowiek intensywnie eksploatował lasy, a następnie wskutek działań gospodarczych wprowadził monokulturę świerkowe bez uwzględnienia pochodzenia oraz regionalizacji poziomej i pionowej, zniekształcenie siedlisk było tak duże, że rozgraniczenie świerczyn dolnoreglowych od górnoreglowych stało się niemożliwe (Hueck 1939). Monolityczne drzewostany, obcego pochodzenia, niedostosowane do lokalnych warunków siedliskowych, okazały się niestabilne, co spowodowało ich zamieranie, a w konsekwencji nieogładaną dotąd w polskim leśnictwie klęskę ekologiczną. Do dziś duże powierzchnie w Karkonoszach zajmują tak zwane leśne zbiorowiska zastępcze oraz degeneracyjne i regeneracyjne postaci zespołów naturalnych. Lata promowania świerka, jako wysoko rentującego gatunku doprowadziły do wyeliminowania z lasów naturalnie występujących tam buka i jodły (Zoll 1958). Obecny, znikomy udział jodły w drzewostanach Karkonoszy sprawił, że aby ją utrzymać potrzebna jest jej czynna ochrona, a i tak dotyczyć ona może jedynie resztek autochtonicznej populacji. W 1998 roku, w wyniku przeprowadzonej inwentaryzacji zasobów jodłowych w Karkonoskim Parku Narodowym, stwierdzono występowanie już tylko 840 osobników tego gatunku (Barzdajn et Raj 2002a, b, Barzdajn 2003). Osobniki te wyodrębniono w trzy subpopulacje. Genotypy drzew każdej z populacji posłużyły do założenia na terenie Parku klonowych archiwów genetycznych.

Na obecnym etapie prac związanych z przebudową drzewostanów w Karkonoszach, renaturalizacją szaty leśnej i restytucją jodły konieczne jest kontrolowanie warunków wzrostu klonów jodłowych, które zostały utrwalone in situ w archiwach genetycznych. Według Barzdajna (2003) zabezpieczenie informacji genetycznej w archiwach klonów umożliwi w przyszłości korzystanie

bez ograniczeń z materiału siewnego i swobodne kierowanie przebiegiem dalszych etapów programu restytucji tego gatunku w Karkonoskim Parku Narodowym.

Metody fluorescencyjne pozwalają szybko i precyzyjnie oceniać zarówno reakcje roślin na zakłócenia procesu fotosyntezy przez czynniki stresowe, jak również skuteczność mechanizmów naprawczych (Hall et Rao 1999, Maxwell et Johnson 2000, Rascher et al. 2000, Murkowski 2004, Michałek et Sawicka 2005, Robakowski 2005, Kalaji et Guo 2008). Dlatego też celem niniejszej pracy było z jednej strony zbadanie wydajności fotosyntetycznej klonów zgromadzonych w archiwach genetycznych, a z drugiej, sprawdzenie stopnia adaptacji i aklimatyzacji badanych klonów do warunków klimatycznych powierzchni zlokalizowanych na różnych wysokościach nad poziomem morza.

2. Metodyka i teren badań

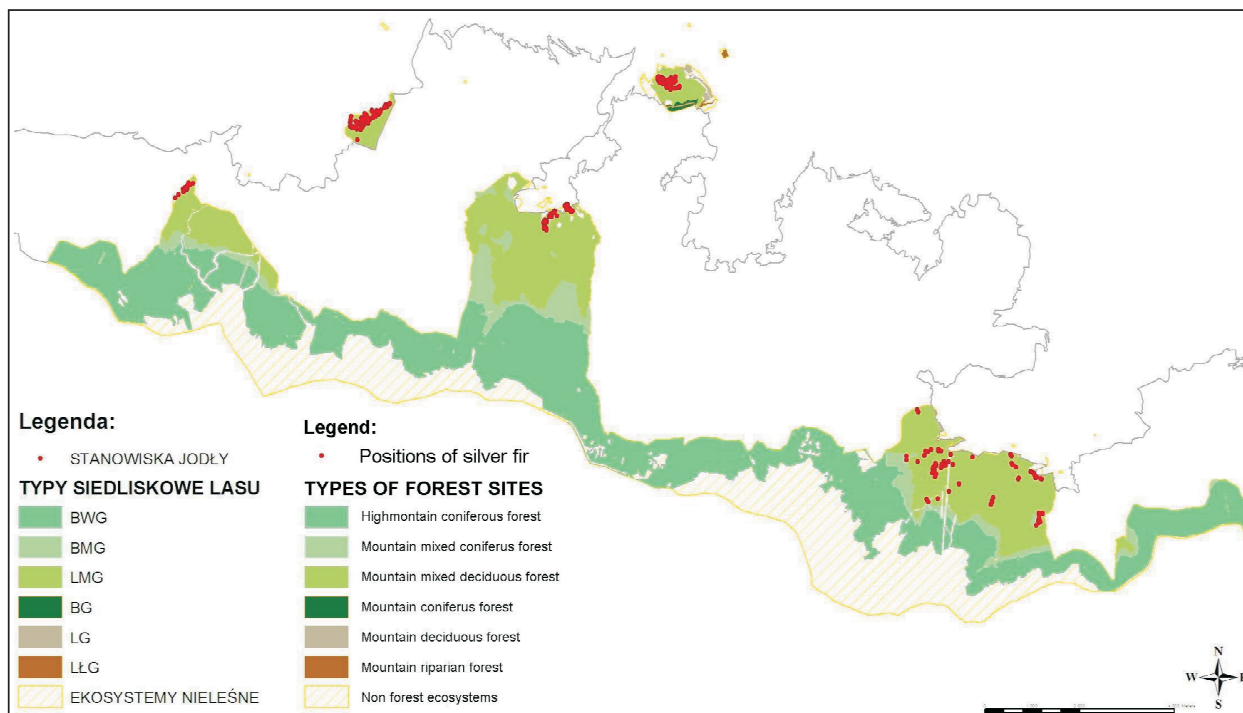
Teren badań

Wszystkie jodły zinwentaryzowane przez pracowników Karkonoskiego Parku Narodowego rosną w piętrze wysokościowym regla dolnego (500–1000 m n.p.m.). Nie tworzą one licznych skupisk, występując raczej pojedynczo, jednak na podstawie geomorfologicznej bliskości występowania i zbliżonych siedlisk wyodrębniono 3 umowne populacje (ryc. 1): ‘Jagniątków’ (Obwód Ochronny Przełęcz), ‘Karpacz’ (O.O. Śnieżka) i ‘Szklarka’ (O.O. Szrenica) (Barzdajn et Raj 2002a, b).

Wśród zaewidencjonowanych jodeł wybrano drzewa zachowawcze, zrazy z tych drzew zaszczerpiono na podkładkach siewek *Abies alba*. Szczepienia wykonane zostały w szkółce Arboretum Leśnego im. Stefana Białoboka w Nadleśnictwie Syców. Z otrzymanych dwuletnich szczepów zgromadzono kolekcję 252 klonów, które następnie posadzono w 2002 roku, w trzech archiwach genetycznych (Barzdajn et Raj 2002a i b; Barzdajn 2003). Lokalizację powierzchni archiwalnych wybrano w taki sposób, aby klony drzew rosły w możliwie najbliższym sąsiedztwie wyróżnionych subpopulacji.

Dla populacji jodeł ‘Jagniątków’, założono archiwum genetyczne w Obwodzie Ochronnym Przełęcz w wydzieleniach 120b i f oraz 121c i d, o wystawie północnej i północno-wschodniej, na wysokości 641–732 m n.p.m. i siedlisku LMG, gdzie panującym gatunkiem jest świerk. Posadzono tu 1844 szczepy jodeł, których materiał genetyczny pochodził z 73 drzew cząstkowej populacji ‘Jagniątków’.

Archiwum genetyczne dla populacji ‘Karpacz’ zlokalizowano w Obwodzie Ochronnym Śnieżka w oddz. 31b i c, na wysokości 700–767,5 m n.p.m. o wystawie wschodniej i północno-wschodniej i typie siedliskowym



Rycina 1. Występowanie jodły w Karkonoskim Parku Narodowym (źródło: Jodła pospolita w Karkonoskim Parku Narodowym. Karkonoski Park narodowy, Jelenia Góra 2008)

Figure 1. Occurrence silver fir in the Karkonosze National Park (source: Jodła pospolita w Karkonoskim Parku Narodowym. Karkonoski Park narodowy, Jelenia Góra 2008)

lasu LMG, z najczęstszymi gatunkami świerkiem (wydz. 31c) i brzozą (50% – wydz. 31b), gromadząc kolekcję 77 klonów z 1933 szczepami.

W wydzieleniu 182a, o wystawie północnej i stromym zboczach na wysokości 800–861,5 m n.p.m., w Obwodzie Ochronnym Szrenica powstało archiwum genetyczne dla populacji ‘Szklarka’. Posadzono w nim 2984 szczepy 102 klonów. Typem siedliskowym lasu jest tu LMG w odmianie wilgotnej, a dominującym gatunkiem – świerk (70%).

Archiwa założono pod okapem drzewostanów. Przyjęto, że więźba szczepów powinna wynosić 4×4 m, a ponadto, że w przyszłości wykona się trzy schematyczne cięcia rozluźniające, w każdym usuwając 25% początkowej liczby szczepów. Wszystkie powierzchnie ogrodzono (Barzdajn 2003).

Pomiary fluorescencji chlorofilu

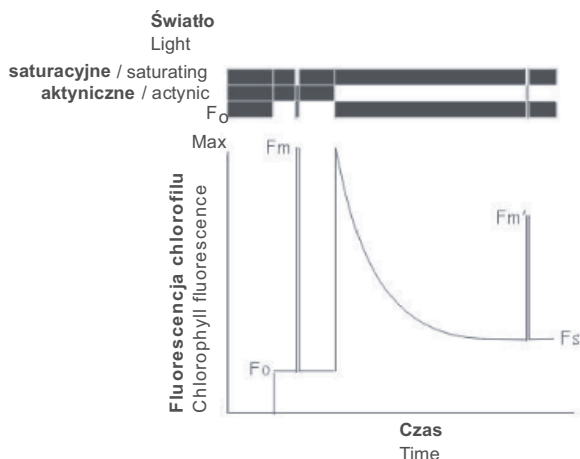
Badania fluorescencji chlorofilu prowadzone były na sześciu losowo wybranych klonach jodły z każdego archiwum genetycznego (tab. 1). Na każdy klon przypadło 5 powtórzeń (5 szczepów z każdego klonu). Analizy wykonano w warunkach kontrolowanych w październiku na trzyletnich szczepach. W tym celu pobrano około czterech igieł ostatniego przyrostu z każdego badanego

drzewka. Do pomiarów posłużył fluorometr FMS 2 (Fluorescence Monitoring System) firmy Hansatech (Norfolk, UK) połączony z komputerem posiadającym oprogramowanie „Modfluor”, które umożliwiło obserwację przebiegu fluorescencji chlorofilu na ekranie monitora.

Analizy przeprowadzono przy stałej temperaturze wynoszącej około 22°C. Poddane analizom igły były zaciemnione przez pół godziny i przechowywane do czasu pomiaru w temperaturze panującej na zewnątrz. Zatem wszystkie badane igły miały takie same warunki przed i w czasie pomiaru fluorescencji chlorofilu.

W przeprowadzonych badaniach została użyta metoda pomiaru fluorescencji modulowanej, umożliwiająca obserwację krzywej indukcji fluorescencji, która wykazuje kilka charakterystycznych faz (ryc. 2).

Igły jodły umieszczone szczelnie na przezroczystej taśmie samoprzylepnej i włożone do klipsa zaciemniającego, ekspozowane były na światło modulowane o wartości $PPFD = 0,05 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Po zmierzeniu fluorescencji podstawowej F_0 , która jest wartością otwartych centrów reakcji [wszystkie przenośniki elektronów w fotosystemie II (*PSII*) są wówczas w stanie utlenionym (Hall et Rao 1999)], włączano 0,7 s nasycający puls świetlny ($PPFD = 15,3 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), wzbudzając fluorescencję maksymalną (F_m), tj. stan, w którym wszystkie



Rycina 2. Krzywa indukcji fluorescencji chlorofilu z charakterystycznymi fazami jej przebiegu (źródło: <http://www.shef.ac.uk/~ifpm/chltech1.html>; zmodyfikowano)

Figure 2. Chlorophyll fluorescence induction curve with its characteristic phases (the source: <http://www.shef.ac.uk/~ifpm/chltech1.html> was modified)

cząsteczki plastochinonu (przełożnik elektronów w jasnej fazie fotosyntezy) zostają zredukowane, uniemożliwiając dalsze przenoszenie ładunku (elektronów) i wzbudzenie centrów reakcji (Hall et Rao 1999). Maksymalna wydajność kwantowa *PSII* (F_v/F_m) była obliczona zgodnie z formułą (Hall et Rao 1999, Jankowski 1999, Maxwell et Johnson 2000, Scholes et al. 2000, Leipner <http://www.kp.ipw.agr.l.ethz.ch/research/units/fluorescence/index>):

$$PSII = \frac{F_v}{F_m} = \frac{(F_m - F_0)}{F_m} \quad [1]$$

gdzie:

F_v/F_m – maksymalna wydajność kwantowa fotosystemu II,

F_0 – fluorescencja podstawowa,

F_m – fluorescencja maksymalna,

F_v – fluorescencja zmienna ($F_m - F_0$), oznaczana także jako fotochemiczne wygaszanie fluorescencji.

Według doświadczalnego oszacowania, dla zdrowych liści współczynnik fotochemicznej wydajności fotosystemu II wynosi około 0,80–0,83 (Hall et Rao 1999, Scholes et al. 2000) i w warunkach kontrolowanych jest wprost proporcjonalny do szybkości fotosyntezy mierzonej jako wydzielanie O_2 lub asymilacja CO_2 . Obniżenie tego współczynnika poniżej podanego progu może świadczyć o czynnikach stresowych (Hall et Rao 1999).

Aby uzyskać krzywą świetlną wydajności kwantowej fotosystemu II (Φ_{PSII}), igły w klipsie naświetlane były światłem aktywnym o różnym stopniu natężenia. Zastosowano 11 dawek światła, zgodnie z jego wzrastającą intensywnością. Dla każdej ekspozycji świetlnej,

Tabela 1. Charakterystyka drzew zachowawczych, których klony zostały wylosowane do badań fluorescencji chlorofilu

Table 1. Characterisation of gene reserve trees whose clones were sampled for chlorophyll fluorescence analysis

Obwód Ochronny Protection Zone	Nr klonu Clone no.	Wysokość występowania [m n.p.m.] Altitude of [m a.s.l.]	
		drzewa zachowawczego gene reserve tree	archiwum genetycznego genetic archive (\bar{x})
'Przełęcz'	40011	615,2	641-732,0 (\bar{x} = 686,5)
	40024	609,5	641-732,0 (686,5)
	40042	608,8	641-732,0 (686,5)
	40044	599,9	641-732,0 (686,5)
	40104	620,0	641-732,0 (686,5)
	40526	670,7	641-732,0 (686,5)
'Śnieżka'	10045	823,0	700-767,5 (733,75)
	10008	703,3	700-767,5 (733,75)
	20003	848,4	700-767,5 (733,75)
	20024	870,1	700-767,5 (733,75)
	30003	796,3	700-767,5 (733,75)
	30007	907,4	700-767,5 (733,75)
'Szrenica'	60028	543,5	800-861,5 (830,75)
	60044	540,0	800-861,5 (830,75)
	60088	578,9	800-861,5 (830,75)
	60091	586,4	800-861,5 (830,75)
	60117	773,7	800-861,5 (830,75)
	60191	496,4	800-861,5 (830,75)

po osiągnięciu stabilnego poziomu fluorescencji F_s , włączano 0,7 s puls saturacyjny, dzięki któremu określano maksymalną fluorescencję, emitowaną w czasie saturacyjnego pulsu światła. Przyjmując założenie, że wydajność kwantowa fotosystemu II na świetle (Φ_{PSII}) jest wprost proporcjonalna do stopnia otwarcia centrów reakcji i wydajności wyłapywania energii przez otwarte centra, jej wartość wyliczano według wzoru (Genty et al. 1989):

$$\Phi_{PSII} = \frac{(F'_m - F_s)}{F'_m} \quad [2]$$

gdzie:

F'_m – fluorescencja maksymalna emitowana w czasie saturacyjnego pulsu światła,

F_s – fluorescencja stała dla danej ekspozycji świetlnej.

Gdy impuls wysycający oświetlał igły, które wcześniej naświetlano światłem ciągłym, uzyskiwano niższe wartości maksimum, co wynika z obecności procesów niefotochemicznego tłumienia fluorescencji przy braku tłumienia fotochemicznego, zahamowanego wskutek zamknięcia centrów reakcji po włączeniu impulsu. Udział tłumienia (gaszenia) niefotochemicznego NPQ oznaczano ilościowo przez porównanie krzywych indukcji uzyskanych po impulsie wysycającym w obecności i nieobecności oświetlenia ciągłego (Leipner <http://www.ab.ipw.agrl.ethz.ch/~jleipner/fluorescence.htm>):

$$NPQ = \frac{F'_m}{F_m} - 1 \quad [3]$$

lub (Scholes et al. 2000):

$$NPQ = \frac{\Delta F'_m}{F'_m} = \frac{(F'_m - F'_m)}{F'_m} \quad [4]$$

Operując modulowanym natężeniem światła aktywnego zmierzono tempo transportu elektronów ETR . Zastosowana metoda obliczeniowa ustalona została zgodnie ze wzorem:

$$E = \Phi_{PSII} \times PPF D \times a_L \times \frac{PSII}{PSI} \quad [5]$$

gdzie:

a_L – absorpcja liścia,

$PPFD$ – fotosyntetyczna gęstość strumienia fotonów,
 $PSII/PSI$ – stosunek światła zaabsorbowanego przez fotosystem I i II.

W doświadczeniu założono, że wzbudzenie energii jest równo podzielone między dwa fotosystemy, stąd przyjęto, że współczynnik $PSII/PSI$ wynosi 0,5, a także 84% promieniowania dochodzącego do liścia jest absorbowane a_L przez fotosystemy (Rascher et al. 2000, Robakowski 2005, Kalaji, Guo 2008).

Kardynalny punkt krzywych świetlnych ETR odpowiadający maksymalnemu przepływowi elektronów fotosyntetycznych ETR_{max} wyznaczono z funkcji wykładniczej rosnącej do maksimum, korzystając ze wzoru (Rascher et al. 2000, Robakowski 2005):

$$ETR = ETR_{max} \times (1 - e^{-b \times PPF D}) \quad [6]$$

gdzie b jest parametrem niezależnym, dopasowanym do zmierzonego $PPFD$ i obliczonej wartości ETR .

Opracowanie danych

Dane z krzywych indukcji fluorescencji chlorofilu zestawiono graficznie. W celu linearyzacji danych zastosowano transformację logarymiczną (\ln) zmieniających się dawek $PPFD$ oraz odpowiadających im badanych parametrów. Dopasowanie modelu prostoliniowego sprawdzono obliczeniem współczynnika determinacji R^2 , który w każdym przypadku odpowiadał za zmienność cech w ponad 80%. Następnie dla obliczonych parametrów Φ_{PSII} , NPQ i ETR wykonano analizę kowariancji w ogólnym modelu liniowym (GLM). Czynnikiem jakościowym w zaplanowanej analizie były archiwa genetyczne, perdyktorem ciągłym – $PPFD$, a zmiennymi zależnymi Φ_{PSII} , NPQ i ETR . Ponadto przeprowadzono analizę wariancji dla wartości maksymalnej

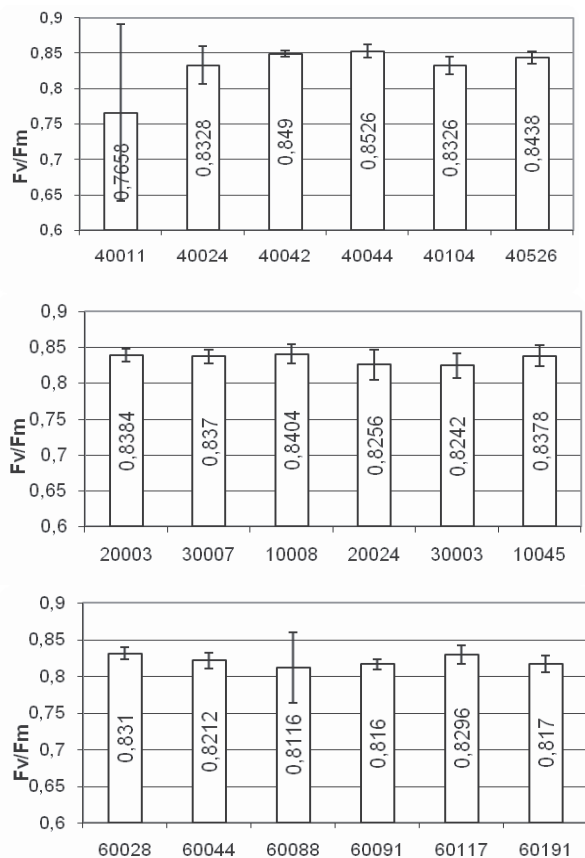
Tabela 2. Wyniki dwuczynnikowej analizy wariancji dla współczynnika F_v/F_m

Table 2. Results of the two-factor analysis of variance for F_v/F_m

Źródło wariancji Source of variance	Suma kwadratów Square sum	Stopnie swobody Degrees of freedom	Średnie kwadraty Mean squares	Funkcja Testowa F F-test function	Osiągnięty poziom istotności α istotności significance level α	Krytyczna wartość testu F dla $\alpha = 0,05$ critical value for F -test at $\alpha=0,05$
Archiwum Archive	0,0025	2	0,0013	0,9506	0,3911	3,1186
Powtórzenie Replication	0,0036	4	0,0009	0,6703	0,6146	2,4937
Interakcja Interaction	0,0081	8	0,0010	0,7570	0,6413	2,0644
W obrębie Within	0,1005	75	0,0013			
Razem Total	0,1147	89				

Zróźnicowanie nieistotne na poziomie $\alpha < 0,05$

Non-significant differentiation at a level of $\alpha < 0,05$



Rycina 3. Wartości maksymalnej wydajności fotosystemu II z odchyleniami standardowymi u klonów jodłowych z obwodów ochronnych: Przelęcz, Śnieżka i Szrenica

Figure 3. Maximal values of quantum yield of photosystem II with standard deviations in fir clones from Protection Zones: Przelęcz, Śnieżka and Szrenica

wydajności fotochemicznej *PSII* (F_v/F_m). Do porównań a posteriori wykorzystano test Tukey'a ($\alpha = 0,05$).

3. Wyniki

Wielkości opisujące fotochemiczną wydajność fotosystemu II (F_v/F_m), zestawione na rycinie 3, oscylowały wokół liczby 0,83, co wskazuje na dobrą kondycję igieł i prawidłowe funkcjonowanie fotosystemu II. Analiza wariancji przeprowadzona dla tego parametru w celu porównania średnich wartości F_v/F_m między klonami w danym archiwum (ryc. 3) oraz klonami pomiędzy trzema archiwami (tab. 2) nie wykazała zróżnicowania statystycznie istotnego na poziomie istotności 0,05.

Zróżnicowanie takie stwierdzono pod wpływem modulowanych wartości fotosyntetycznej gęstości strumienia fotonów *PPFD*, stosując analizę kowariancji. Wszystkie mierzone parametry fluorescencyjne Φ_{PSII} , *NPQ* i *ETR* przy wzrastających dawkach promieniowania, wykazywały rozbieżności w przebiegu krzywych świetl-

nych zarówno dla klonów zgromadzonych w jednym archiwum genetycznym (ryc. 4), jak i pomiędzy klonami pochodzącymi z trzech powierzchni zachowawczych (ryc. 5). Interesujący okazał się fakt zaistnienia stałych tendencji różnicujących klony z najwyższej położonego archiwum genetycznego w O.O. Szrenica, którego jodły charakteryzowały się znacząco niższymi wartościami *ETR* i F'_v/F'_m w reakcji na zróżnicowane dawki oświetlenia, jak też wykazywały istotnie ($\alpha = 0,05$) wyższe tłumienie niefotochemiczne.

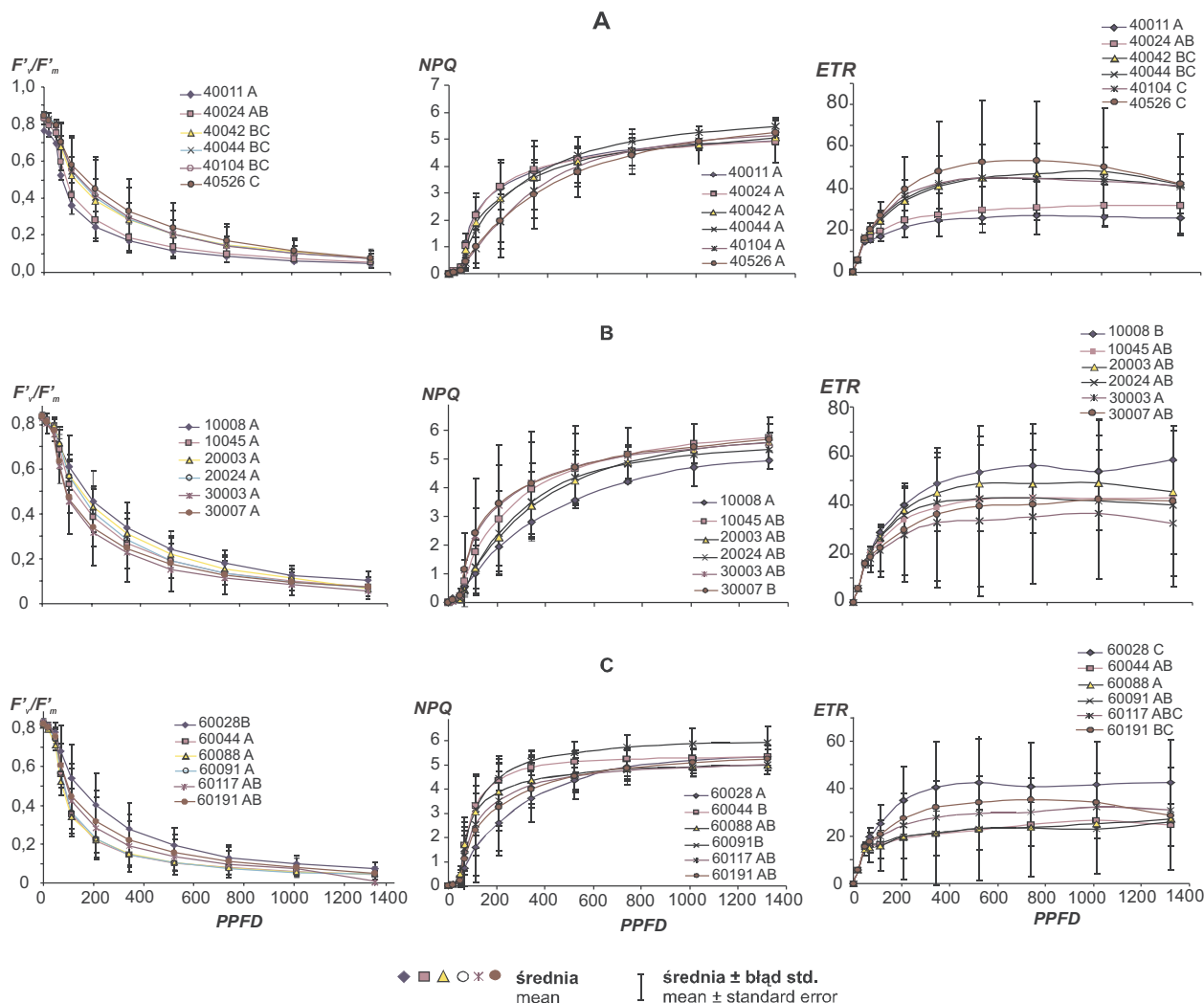
Wśród badanych parametrów, najbardziej zmienny okazał się wskaźnik przepływu elektronów fotosyntetycznych, który charakteryzował się dużą wariancją nawet w obrębie jednego klonu (co uwidaczniają szerokie granice 95% przedziałów ufności).

Maksymalny przepływ elektronów fotosyntetycznych (ETR_{max}) dla klonów z subpopulacji 'Szkłarka' miał znacząco niższą wartość (29,08; $R^2=0,9797$), podczas gdy wielkość ta była podobna w przypadku klonów z archiwum w O.O. Przelęcz (39,68; $R^2=0,9909$) i Śnieżka (43,68; $R^2=0,9960$).

W celu określenia zależności między współczynnikiem ETR_{max} w różnych archiwach zbadano korelację liniową z temperaturą powietrza panującą podczas dni, w których odbywały się pomiary (średnie dobowe wartości temperatur uzyskano ze Stacji Ekologicznej „Storczyk” w Karpaczu). Zależność liniowa ($\alpha = 0,05$) potwierdziła wysoką korelację między temperaturą a wskaźnikiem maksymalnego przepływu elektronów fotosyntetycznych (ryc. 6), uwidaczniając czynnik termiczny, jako jeden z tych, które decydują o procesach fotoinhibicyjnych.

4. Dyskusja

Badania fluorescencji chlorofilu przeprowadzone na igłach bieżących przyrostów trzyletnich klonów jodłowych wykazały wysokie wartości maksymalnej wydajności kwantowej fotosystemu II. Z badań przeprowadzonych przez Robakowskiego i Wykę (2003) wynika, iż duże znaczenie dla tego parametru ma pora roku, w której prowadzone są badania. Dowiedli oni, że F_v/F_m może wzrastać aż do października, po czym na skutek stresów niskotemperaturowych spada w okresie zimy. Robakowski (2005) wykazał także, iż wydajność fotosyntetyczna jest znacznie mniej obniżona zimą u *Abies alba* niż u takich gatunków, jak *Picea abies* czy *Pinus mugo*. Igły jodłowe generalnie charakteryzują się wyższą zdolnością asymilacyjną w porównaniu z innymi gatunkami iglastymi (Larcher 1969). Jest to typowe drzewo cienioznośne i poziom wysycenia świetlnego fotosyntezy osiąga przy mniejszym natężeniu światła niż na przykład świerk (Miller 1959). Nie dziwi zatem fakt, iż igły klonów jodłowych zaadaptowane do ciemności charakteryzowały się niskim poziomem fluo-



Rycina 4. Średnie wartości kwantowej wydajności fotosystemu II F_v/F_m' , niefotochemicznego tłumienia fluorescencji chlorofilu NPQ oraz wskaźnika transportu elektronów ETR , przy różnych fotosyntetycznych przepływach fotonów $PPFD$ w igłach klonów jodły z trzech archiwów genetycznych: A – O.O. Przełęcz, B – O.O. Śnieżka i C – O.O. Szrenica. Wyniki testu Tukey'a zawarto w legendach wykresów. Wspólnymi literami oznaczono klony, których wartości badanego parametru nie różnią się statystycznie istotnie na poziomie $\alpha = 0,05$

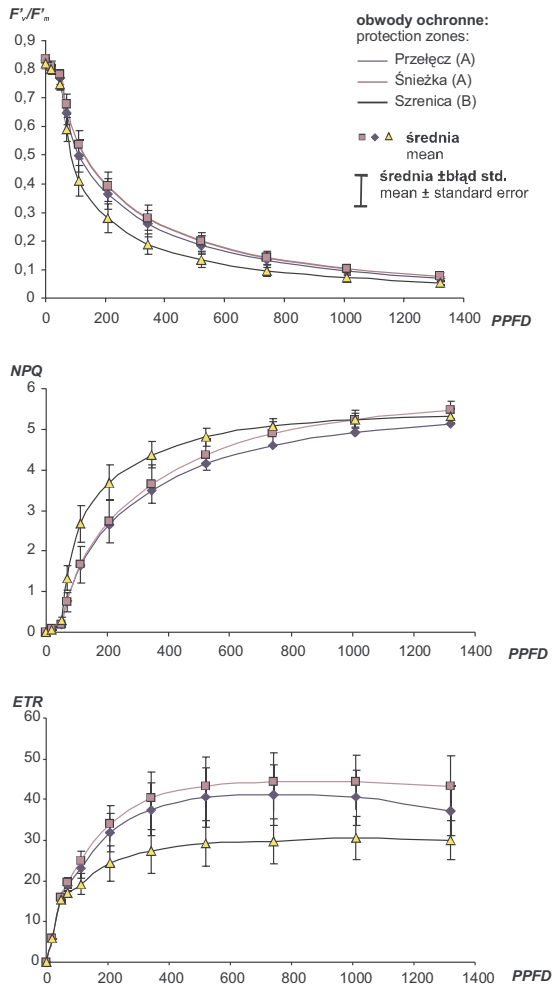
Figure 4. Mean values of quantum yield of photosystem II F_v/F_m' , non-photochemical quenching of fluorescence NPQ and photosynthetic electron transport rate ETR , at different photosynthetic photon flux density $PPFD$ in the needles of fir clone from three genetic archives A – Przełęcz Protection Zone, B – Śnieżka Protection Zone and C – Szrenica Protection Zone. Tukey's test results are given in graph legends. The same letters denote archives in which the values of the tested clone parameter do not statistically significantly differ at $\alpha = 0.05$

resencji podstawowej, a po wzbudzeniu centrów reakcji pulsem świetlnym wykazywały wysoką fluorescencję maksymalną.

Ze względu na różne usytuowanie powierzchni archiwów nad poziomem morza, zgromadzone w nich kolekcje klonów jodłowych mają stworzone odmienne warunki wegetacji. Z gradientem wysokości związany jest spadek temperatury, który w Karkonoszach wynosi około $0,6^\circ\text{C}$ na każde 100 metrów wysokości (www.kpnmab.pl). Choć maksymalna wydajność fotosystemu II zmierzona w niniejszych badaniach wykazywała zbliz-

żone wartości, to krzywe świetlne uwypukliły różnice pomiędzy powierzchniami badawczymi. Wartości wydajności otwartych systemów fotosyntetycznych oraz wskaźnik przepływu elektronów fotosyntetycznych charakteryzował się istotnie mniejszymi wartościami w reakcji na światło dla klonów w archiwum genetycznym O.O. Szrenica, niż dla klonów z pozostałych dwóch archiwów.

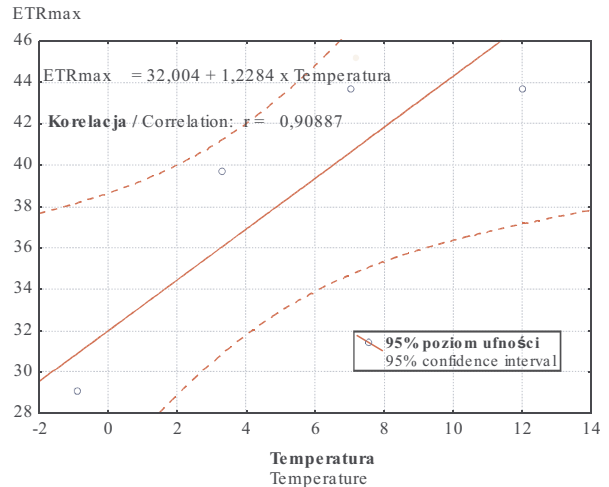
Reakcja szybszego wygaszania fluorescencji w odpowiedzi na zwiększające się dawki światła oraz otrzymanie niższych wartości wydajności fotochemicznej PSII



Rycina 5. Średnie wartości: kwantowej wydajności fotosystemu II F_v'/F_m' , niefotochemicznego tłumienia fluorescencji chlorofilu NPQ oraz wskaźnika transportu elektronów ETR , przy różnych wartościach fotosyntetycznych przepływów fotonów $PPFD$ [od 0 (17) do 1320]. Wyniki testu Tukey'a zawarto w legendach wykresów. Wspólnymi literami oznaczono archiwa, których wartości badanego parametru u klonów nie różnią się statystycznie istotnie przy $\alpha = 0,05$.

Fig. 5. Mean values of quantum yield of photosystem II F_v'/F_m' , non-photochemical quenching of fluorescence NPQ and photosynthetic electron transport rate ETR at different photosynthetic photon flux densities $PPFD$, [from 0 (17) to 1320]. Tukey's test results are given in graph legends. The same letters denote archives in which the values of the tested clone parameter do not statistically significantly differ at $\alpha = 0.05$.

i transportu elektronów przy otwartych centrach reakcji, świadczą o procesach inhibycyjnych zachodzących w aparatach asymilacyjnych jodeł rosnących w archiwum genetycznym dla populacji 'Szkłarka'. Najwyższe położenie tej powierzchni spośród badanych stwarza klonom



Rycina 6. Regresja liniowa wykreślona na podstawie współzależności temperatury powietrza i maksymalnej wartości transportu elektronów wyznaczonej na podstawie funkcji

Figure 6. Linear regression equation plotted on the basis interdependence between air temperature and maximal value of photosynthetic electron transport determined from the function

jodłowym najtrudniejsze warunki wzrostowe i rozwojowe. Surowy klimat z niższymi temperaturami powietrza nie pozostaje bez wpływu na sprawność przebiegu fotosyntezy.

W naturalnych warunkach wysokogórskie populacje drzew posiadają cechy adaptacyjne, chroniące je przed zbyt silnym nasłonecznieniem oraz niskimi temperaturami. Wyniki doświadczenia przeprowadzonego na włoskich populacjach *Pinus leucodermis* (Colom et al. 2003), której nasiona zostały pobrane z różnych stref wysokościowych (900, 900, 1400 oraz 2000 m n.p.m.), wykazały mniejszy spadek efektywnej kwantowej wydajności fotosystemu II w reakcji na wzrastające natężenie $PPFD$ drzew populacji z najwyższego położenia górskiego (2000 m n.p.m.). Drzewa tej populacji szybciej powracały też do sprawności fotosyntetycznej po zimowym obniżeniu aktywności wywołanej niskimi temperaturami. Takiego trendu nie można zauważyć u jodeł z archiwum w O.O. Szrenica. Populacja drzew zachowawczych, z których zostały pobrane zrazy do szczepień pochodziła z miejsca położonego około 300 metrów poniżej założonego archiwum. Mimo, iż zarówno populacja mateczna, jak i archiwum znajdują się wysokościowo w piętrze regla dolnego, to jednak wysokość położenia archiwum genetycznego 830 m n.p.m. stanowi górną granicę do zakładania powierzchni mających spełniać funkcje zachowawcze i rozmnożeńiowe. Jeśli w przyszłości zajdzie potrzeba założenia powierzchni o podobnym charakterze i dla podobnych celów, należy wybrać tereny położone niżej.

5. Wnioski

1. Ogólna zdolność fotosyntetyczna, wyrażona maksymalną wydajnością kwantową *PSII* była wysoka u wszystkich klonów objętych badaniami, co świadczy o prawidłowym przebiegu fotosyntezy.

2. Wysokość nad poziomem morza i jej wypadkowa - klimat, istotnie wpływają na zdolność fotosyntetyczną igieł jodłowych. Klony z archiwum genetycznego w O.O. Szrenica (830 m n.p.m.) charakteryzowały się znacząco niższymi wartościami wydajności kwantowej fotosystemu II i niższym tempem transportu elektronów, wykazywały także wyższe niefotochemiczne tłumienie fluorescencji chlorofilu, co oznacza, że klimat wyższych położeń stwarza klonom jodłowym niesprzyjające warunki do wzrostu i rozwoju.

3. Konsekwencją wysokiego położenia archiwum genetycznego dla populacji 'Szklarka' będą mniejsze przyrosty masy roślinnej (spowolniona fotosynteza), a w przyszłości późniejsze kwitnienie i obradanie nasion.

4. Jeśli w warunkach Sudetów Zachodnich zajdzie potrzeba założenia jodłowych powierzchni zachowawczych, mających pełnić podobne funkcje jak klonowe archiwa genetyczne w Karkonoskim Parku Narodowym, należy wybrać lokalizację poniżej 800 m n.p.m., charakteryzującą się łagodniejszym klimatem.

Podziękowanie

Pragnę podziękować za możliwość prowadzenia badań w Karkonoskim Parku Narodowym Panu Dyrektorowi Andrzejowi Rajowi oraz Dariuszowi Kusiovi za udostępnienie niezbędnych danych, a także Marii i Łukaszowi Łakomym za pomoc w wykonaniu pomiarów fluorescencji chlorofilu.

Literatura

Barzdajn W. 2003: Strategia restytucji jodły pospolitej w Karkonoskim Parku Narodowym. Raport KPN.
 Barzdajn W., Raj A. 2002a: Strategia czynnej ochrony i restytucji gatunków drzewiastych w Karkonoskim Parku Narodowym. *Przyroda Sudetów Zachodnich*, 5: 203-212.
 Barzdajn W., Raj A. 2002b: Założenia restytucji jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w Karkonoskim Parku Narodowym. *Przyroda Sudetów Zachodnich*, 5: 197-202.
 Colom M. R., Pini Prato E., Giannini R. 2003: Chlorophyll fluorescence and photosynthetic response to light in 1-year-old needles during spring and early summer in *Pinus leucodermis*. *Trees*, 17: 207-210.

Gabrys H., Kacperska A., Kopcewicz J., Lewak S., Starck Z., Strzałka K., Tretyn A. 2007: *Fizjologia roślin*. Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa.
 Genty B., Briantains J. M., Baker N. R. 1989: The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochemical and Biophysical Acta*, 990: 87-92.
 Hall O. D., Rao K. K. (1999): *Fotosynteza*. PWNT, Warszawa: 1-260.
 Hueck K. 1939: *Botanische Wanderungen im Riesengebirge*. G. Fischer Verlag, Jena.
 Jankowski A. 1999: Zjawisko indukowanej fluorescencji chlorofilu jako źródło informacji o procesach fotosyntezy zachodzącej w roślinach i stanie środowiska. *Postępy biochemii*, 45(4): 332-342.
 Kalaji H. M., Guo P. 2008: Chlorophyll fluorescence: a useful tool in barley plant breeding programs. [W:] *Photochemistry Research Progress* (red. A. Sanchez i S. J. Gutierrez). *Nova Science Publishers*, 447-471.
 Larcher W. 1969: The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas Exchange of Teres. *Photosynthetica*, 3 (2): 167-198.
 Leipner J. Chlorophyll a fluorescence measurements in plant biology. Pobrano z: <http://www.ab.ipw.agr.ethz.ch/~jleipner/fluorescence.htm> (dostęp z dnia 9.04.2009).
 Maxwell K., Johnson G. N. 2000: Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51: 659-668.
 Michalek W., Sawicka B. 2005: Zawartość chlorofilu i aktywność fotosyntetyczna średnio późnych odmian ziemniaka w warunkach pola uprawnego w środkowo-wschodniej Polsce. *Acta Agrophysica*, 6(1): 183-195.
 Miller R. 1959: Assimilationsuntersuchungen an Tannen und Fichten einer Naturverjüngung im Bayerischen Wald. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 78: 297-317.
 Murkowski A. 2004: Zastosowanie luminescencji chlorofilu do badań reakcji aparatu fotosyntetycznego roślin pomidora na stres świetlny oraz chłód. *Acta Agrophysica*, 4(2): 431-439.
 Rascher U., Liebig M., Lüttge U. 2000: Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment*, 23: 1397-1405.
 Robakowski P., Wyka T. 2003: Acclimation of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings to irradiance conditions under canopies of different tree species in Sudety Mts. Southern Poland. *Polish Journal of Ecology*, 51 (3): 323-337.
 Robakowski R. 2005: Susceptibility to low-temperature photo-inhibition in three conifers differing in successional status. *Tree Physiology*, 25: 1091-1100.
 Scholes J., Rolfe S., Bowyer P. 2000: Chlorophyll fluorescence quenching analysis. <http://www.shef.ac.uk/~ifpm/chltech1.html> (9.04.2009).
 Zajączkowska J. 1983: Wymiana gazowa i gospodarka wodna. [W:] *Jodła pospolita Abies alba* Mill. Nasze drzewa leśne (red. Białobok S.). PWN, Warszawa- Poznań: 139-156.
 Zoll T. 1958: Podstawowe zagadnienia zagospodarowania lasów górskich w Sudetach. *Sylwan*, 5/6: 9-33.