

PIOTR ROBAKOWSKI

Ekofizjologia jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w młodym wieku Synteza wyników badań

Ecophysiology of silver fir (*Abies alba* Mill.) at the young age
Synthesis of study

ABSTRACT

Robakowski P. 2006. Ekofizjologia jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w młodym wieku. Synteza wyników badań. Sylwan 4: 44-52.

This article is the synthesis of the study on the ecophysiology of silver fir (*Abies alba* Mill.) conducted from 1998 to 2004. Seedlings of silver fir originating from different provenances were used for the experiments in a climate chamber, a nursery and in natural conditions. One of the most important results of this study was the parameterization of the model of silver fir photosynthesis. It was also found that phenotypic plasticity of some morphological and physiological patterns of silver fir at the young age was lower than that of the other tree species and depended on seedlings origin.

KEY WORDS

Abies alba, nitrogen allocation, biomass allocation, chlorophyll a fluorescence, photosynthesis, phenotypic plasticity, light, temperature

ADDRESSES

Piotr Robakowski – Zakład Ekologicznych Podstaw Hodowli Lasu, Katedra Hodowli Lasu AR
ul. Wojska Polskiego 69; 60-625 Poznań; e-mail: pierrot@au.poznan.pl

Wstęp

Siewki drzew wykazują plastyczność adaptacyjną w zależności od gatunku, dzięki której mogą rosnąć w różnych warunkach świetlnych [Brzeziecki, Kienast 1994]. Adaptacja do niskiego poziomu światła pod okapem drzewostanu polega na wykształceniu zdolności przeżycia i rozwoju w ocienieniu oraz zwiększeniu dynamiki wzrostu po nagłym odsłonięciu [Silvertown 1987]. Przystosowanie do ocienienia polega między innymi na: alokacji biomasy (np. redukcji stosunku biomasy korzeni do całkowitej biomasy siewki), zmniejszeniu samoocienienia liści, wytworzeniu cieńszych blaszek liściowych ze zredukowaną warstwą miękiszu palisadowego i mniejszą gęstością aparatów szparkowych niż u roślin eksponowanych na działanie światła, zwiększeniu koncentracji azotu w liściach [Reich i in. 1998a, 1998b], jak również przedłużeniu czasu życia liści [Reich i in. 1991, 1992]. Przystosowania fizjologiczne obejmują zmiany w funkcjonowaniu aparatu fotosyntetycznego: niższy punkt kompensacyjny fotosyntezy, zmniejszenie asymilacji netto CO₂ i transferu elektronów, zwiększenie alokacji azotu do kompleksów białkowych zbierających światło, wysoki poziom chlorofilu *b* i redukcję zawartości pigmentów ochronnych (głównie karotenoidów) oraz obniżenie intensywności oddychania ciemniowego w porównaniu z roślinami rosnącymi na świetle [Ellsworth, Reich 1992; Hikosaka, Terashima 1995, 1996; Reich i in. 1998b; Walters, Reich 1996].

Jodła pospolita (*Abies alba* Mill.) jest gatunkiem klimaksowym, silnie cienioznośnym, wymagającym stosunkowo wysokiej średniej rocznej temperatury powietrza od 6 do 11°C i niewielkiej amplitudy temperatury (średnia najzimniejszego miesiąca od -6 do 2°C i najcieplejszego od 17 do 28°C) oraz dużej rocznej sumy opadów od 600 do 2000 mm [Brzeziecki 1995; CABI 2005]. Najbardziej odpowiada jej klimat oceaniczny, do którego zbliżony jest klimat dolnych partii gór [Jaworski 1995]. Na tle wymagań ekologicznych innych gatunków drzew wyróżnia się cienioznością.

Spośród gatunków iglastych jodła zajmuje trzecie miejsce po sosnie i świerku ze względu na znaczenie gospodarcze i lasotwórcze w naszych lasach, a w warunkach górskich wyprzedza pod tym względem sosnę. Na tle dużej roli jodły pospolitej w hodowli lasu i stabilności górskich ekosystemów leśnych jej ekofizjologia była do tej pory słabo poznana.

Cel i zakres badań

Podstawowym celem prac badawczych było poznanie ekofizjologii jodły pospolitej w młodym wieku. Przyjęto hipotezę, że przyczyny zamierania, jak również współcześnie obserwowane poprawienie się żywotności tego gatunku wynikają z wyjątkowych i nie do końca poznanych właściwości ekofizjologicznych, których znaczenie ujawnia się w różnorodnych warunkach środowiskowych. Wyniki doświadczeń wykonanych w warunkach kontrolowanych i leśnych umożliwiły scharakteryzowanie cech ekofizjologicznych jodły, które składają się na jej plastyczność fenotypową.

Aby porównać zdolności przystosowawcze aparatu fotosyntetycznego jodły pospolitej do różnych poziomów światła i temperatury z innymi gatunkami drzew wykorzystano model fotosyntezy Farquhara [Farquhar i in. 1980]. Model Farquhara jest matematycznym opisem reakcji fotosyntetycznej roślin typu C_3 na koncentrację dwutlenku węgla i tlenu oraz na światło i temperaturę [Harley, Tenhunen 1991]. Kluczowe parametry modelu: maksymalny strumień elektronów (J_{max}) i maksymalna prędkość karboksylacji enzymu karboksylazy/oksygenazy 1,5-bisfosforybulozy (Rubisco) (V_{cmax}) określające wydajność jasnej i ciemnej fazy fotosyntezy uzyskano po aklimatyzacji sadzonek do różnych warunków światła lub temperatury.

Do badań w warunkach kontrolowanych zrealizowanych w Centrum Badawczym INRA w Nancy (Francja) użyto sadzonek sześciu polskich proveniencji jodły. W komorze klimatycznej zbadano fotosyntetyczną reakcję sadzonek jodły na temperaturę i suszę. Obliczono kluczowe parametry fotosyntezy: V_{cmax} i J_{max} dla sadzonek zaaklimatyzowanych do sześciu poziomów temperatury powietrza. Celem tego eksperymentu było określenie optymalnych wartości temperatury V_{cmax} i J_{max} . Na podstawie pomiarów podstawowej fluorescencji chlorofilu a (F_0) oszacowano wartość temperatury krytycznej dla procesów fotochemicznych w fotosystemie II (T_0). Termostabilność fotosystemu II (PS II) oceniono na podstawie zmienności maksymalnej wydajności kwantowej PS II (F_v/F_m) w zależności od temperatury aklimatyzacji sadzonek. W odrębnym eksperymencie określono wpływ zmienności proveniencyjnej na fotosyntezę i termostabilność PS II po tygodniowej aklimatyzacji sadzonek do jednego z trzech poziomów temperatury.

Celem prac wykonanych w szkółce drzew leśnych było zbadanie zdolności przystosowania się sadzonek jodły do czterech wariantów poziomu promieniowania słonecznego: 100%, 48%, 18% i 8% światła pełnego w okresie dwóch lat. Przeprowadzono analizy przyrostów, alokacji biomasy, fotosyntezy, zawartości chlorofilu i makroelementów w igłach w zależności od ich struktury, a także alokacji azotu do poszczególnych etapów fotosyntezy: absorpcji światła (P_L), procesów bioenergetycznych (P_B) i karboksylacji (P_C). Na podstawie otrzymanych wyników porównano plastyczność fenotypową badanych jodeł w reakcji na warunki świetlne.

Odrębny cykl prac w ramach programu restytucji jodły pospolitej w Karkonoskim Parku Narodowym [Barzdajn 2000] dotyczył przystosowania sztucznego odnowienia jodły do warunków świetlnych kształtowanych głównie przez okap drzewostanów, w których dominował jeden z pięciu gatunków drzew: brzoza brodawkowata (*Betula pendula* Roth.), buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.), modrzew europejski (*Larix decidua* Mill.), świerk pospolity (*Picea abies* Karst.) lub sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris* L.). Fizjologiczną kondycję sadzonek i ich zdolności przystosowawcze określono na podstawie całodniowych pomiarów intensywności asymilacji CO₂ netto, wydajności kwantowej PS II, a także zawartości pigmentów fotosyntetycznych i makroelementów w igłach oraz obserwacji mikroskopowych.

Jodła pospolita jako gatunek wybitnie cienioznośny może być szczególnie podatna na fotoinhibicję ($F_v/F_m < 0,8$). Podatność sadzonek na obniżenie maksymalnej i rzeczywistej (aktualnej) wydajności kwantowej PS II (F_v/F_m) była oceniana na powierzchniach doświadczalnych w Karkonoszach zarówno w skali dziennej, jak i całego sezonu wegetacyjnego. Wielkość fotoinhibicji zimowej w igłach sadzonek jodły porównano z fotoinhibicją w igłach karkonoskich proveniencji świerka pospolitego (*Picea abies* Karst.) i sosny górskiej (*Pinus mugo* Turra) w Ogrórze Botanicznym UAM w Poznaniu. Na tym samym materiale roślinnym określono podatność igieł przystosowanych do światła pełnego lub silnego ocienienia na fotoinhibicję.

Problematykę prac eksperymentalnych przedstawiono w tabeli. Na podkreślenie zasługuje fakt, że najważniejsze zagadnienia objęte niniejszym projektem (reakcja jodły na temperaturę i poziom promieniowania słonecznego) były badane zarówno w warunkach kontrolowanych, jak i w warunkach naturalnych.

Krótkie omówienie wyników

REAKCJA NA TEMPERATURĘ. Sadzonki jodły pospolitej aklimatyzowano w komorze klimatycznej podczas 24 godzin do każdego z następujących poziomów temperatury powietrza: 10, 18, 26, 32, 36 i 40°C. Do krzywych asymilacji netto CO₂ w zależności od koncentracji CO₂ w przestworach mezofilu (krzywe A/C_i) przy saturacyjnym poziomie światła wynoszącym 1500 mol m⁻²·s⁻¹ otrzymanych w każdej temperaturze dopasowano model fotosyntezy Farquhara [Farquhar i in. 1980], aby obliczyć kluczowe parametry fotosyntezy (V_{cmax} i J_{max}). Średnie wartości V_{cmax} , J_{max} i R_d w temperaturze 25°C wynosiły odpowiednio: 37, 91 i 2,6 mol m⁻²·s⁻¹ [Robakowski i in. 2002]. Parametry V_{cmax} i J_{max} były stosunkowo duże w porównaniu z większością zbadanych do tej pory gatunków iglastych z wyjątkiem

Tabela. Problematyka badawcza realizowana w kontrolowanych i lesnych warunkach doświadczalnych
The research conducted in the control conditions and in the forest experimental plots

Problematyka badawcza	Warunki kontrolowane		Warunki lesne
	Szklarnia, komora klimatyczna (INRA, Nancy)	Szkółka, cieniówki (INRA, Nancy)	Poletka doświadczalne w Karkonoskim Parku Narodowym
Reakcja na temperaturę	+	-	+
Reakcja na światło	-	+	+
Reakcja na suszę	-	+	-
Efekt proveniencji	+	-	-

Pinus sylvestris i *Pinus pinaster*, jednak ich wartości mieściły się wśród najmniejszych określonych dla drzew liściastych w podobnych warunkach klimatycznych [Dreyer i in. 2001; Wullschleger 1993]. Temperatura optymalna dla V_{cmax} (36,6°C) była wyższa niż dla J_{max} (33,3°C). Wartości temperatur optymalnych były zbliżone do otrzymanych wcześniej dla *Acer pseudoplatanus* i *Fagus sylvatica*, które często towarzyszą jodle w drzewostanie.

Maksymalna wydajność kwantowa PS II (F_v/F_m) istotnie zmniejszyła się w temperaturze 36 i 40°C, jednak powróciła do normalnych wartości (nieco ponad 0,8) już po upływie doby przetrzymywania sadzonek w temperaturze 25°C. Znaczne, chociaż w pewnym stopniu odwracalne obniżenie F_v/F_m w igłach jodły przy temperaturze około 36°C świadczy o dużej wrażliwości jej aparatu fotosyntetycznego na wysoką temperaturę w porównaniu z niektórymi liściastymi gatunkami drzew leśnych [Dreyer i in. 2001]. Nieodwracalne uszkodzenie PS II obserwowano jako gwałtowny wzrost wartości fluorescencji podstawowej (F_0) przy temperaturze krytycznej (T_c) około 47°C. T_c dla jodły nie różniła się istotnie od T_c innych gatunków drzew i zwiększała się wraz z rosnącą temperaturą aklimatyzacji sadzonek, która poprzedzała pomiary fluorescencji. Świadczy to o zdolności przystosowania się kompleksów białkowych pochłaniających światło w igłach jodły do wysokiej temperatury w określonym zakresie.

REAKCJA NA ŚWIATŁO

Badania w warunkach kontrolowanych. Przystosowanie jodły pospolitej do różnych poziomów promieniowania słonecznego było badane na 3-letnich sadzonkach rosnących dwa lata w pełnym świetle (100%) lub w cieniówkach przepuszczających 48, 18 i 8% światła pełnego. Średni roczny przyrost wierzchołka i pędów bocznych ostatniego (górnego) okółka jodły był największy przy 18% światła pełnego [Robakowski i in. 2003]. Całkowita biomasa sadzonek, stosunek biomasy korzeni do całkowitej biomasy, całkowita powierzchnia igieł, stosunek suchej masy do powierzchni igieł i zawartość azotu w igłach w przeliczeniu na ich powierzchnię rośli, natomiast stosunek powierzchni igieł do całkowitej biomasy sadzonek malał wraz z poziomem promieniowania słonecznego, przy którym aklimatyzowano sadzonki. Na tej podstawie można wnioskować, że po dwóch latach aklimatyzacji młode jodły przystosowały się morfologicznie do warunków świetlnych.

V_{cmax} było 1,6, a J_{max} 1,8 razy większe przy świetle pełnym w porównaniu z silnym ocienieniem, ale jednocześnie stosunek J_{max}/V_{cmax} pozostał stabilny w czterech wariantach świetlnych, co świadczy o dostosowaniu enzymów biorących udział w jasnej (J_{max}) i ciemnej (V_{cmax}) fazie fotosyntezy do warunków świetlnych. Zarówno V_{cmax} jak i J_{max} w przeliczeniu na powierzchnię igieł zawierały się w przedziale najmniejszych wartości stwierdzonych dla liściastych gatunków drzew, jednak były większe niż np. u świerka [Wullschleger 1993; Dreyer i in. 2001]. Stosunkowo małe wartości parametrów określających wydajność fotosyntezy wskazują na cienioznośne właściwości jodły. Względne wartości alokacji azotu do poszczególnych składników funkcjonalnych aparatu fotosyntetycznego: karboksylacji Rubisco (P_C), procesów bioenergetycznych (P_B) i absorpcji światła (P_L) były małe w porównaniu z innymi gatunkami drzew i wynosiły odpowiednio 12, 3 i 7% całkowitej koncentracji azotu w igłach. Średnie wartości P_C i P_B były stabilne, natomiast P_L wyraźnie malało wraz z rosnącym poziomem światła. Stwierdzono, że fizjologiczne przystosowanie aparatu asymilacyjnego jodły do silnego ocienienia polega na alokacji azotu do kompleksów białkowych absorbujących światło.

W czasie suszy w komorze klimatycznej sadzonki przystosowane wcześniej do ocienienia zamykały aparaty szparkowe przy większych wartościach potencjału wodnego igieł (liczby ujemne) niż sadzonki zaaklimatyzowane do światła pełnego. Zamykanie szparek było praw-

dopodobnie skutkiem wzrostu stężenia kwasu absycynowego w komórkach korzeni, który był transportowany do igieł, jednak w końcowej fazie eksperymentu przyczyną mogła być również niedrożność tracheid (embolizm) [Cochard i in. 1999].

Badania nad fotoinhibicją w igłach jodły pospolitej, świerka pospolitego i sosny górskiej były prowadzone w szklarni i na poletku eksperymentalnym w Ogrodzie Botanicznym UAM w Poznaniu [Robakowski 2005a, 2005b]. Fotoinhibicja zimowa mierzona obniżeniem wartości F_v/F_m rosła od grudnia do lutego i zanikała w kwietniu. Jodła charakteryzowała się stosunkowo niewielką fotoinhibicją zimową w porównaniu ze świerkiem pospolitym i sosną górską. Trudno jednoznacznie wyjaśnić, dlaczego ten wybitnie cienioznośny, klimaksowy gatunek wykazał mniejszą redukcję F_v/F_m niż pozostałe. Prawdopodobnie jest to związane ze stosunkowo dużą wydajnością fotosyntetyczną zimą, skutecznie działającymi mechanizmami ochronnymi (np. cyklem ksantofilowym) w długowiecznych igłach oraz z ogólną strategią życiową jodły, która w młodym wieku rośnie często w silnym ocienieniu, ale jednocześnie wykorzystuje do fotosyntezy intensywne, powodujące przejściową fotoinhibicję światło mozaikowe. Skala fotoinhibicji zależała od cech gatunku, temperatury powietrza i przystosowania do warunków świetlnych [Robakowski 2005b]. W kwietniu, przy wyższej temperaturze powietrza zmierzono większe wartości niefotochemicznego wygaszania fluorescencji (NPQ) w igłach naświetlonych, które świadczyły o podwyższonej aktywności cyklu ksantofilowego u wszystkich badanych gatunków. Regeneracja wydajności kwantowej PS II po silnym jej obniżeniu na skutek stresu świetlnego następowała wolniej w igłach jodły niż świerka. Igły przystosowane do ocienienia wolniej regenerowały F_v/F_m . Silniejszą fotoinhibicję zimową, która spełniała rolę ochronną w stosunku do PS II, zaobserwowano u sadzonek przystosowanych do światła pełnego, ponieważ były one eksponowane na synergiczne działanie światła i niskiej temperatury w przeciwieństwie do zacienionych, dla których głównym czynnikiem fotoinhibicyjnym była temperatura.

Badania w warunkach leśnych. Na podstawie wyników badań przeprowadzonych na powierzchniach doświadczalnych w Karkonoskim Parku Narodowym zaobserwowano, że sztuczne odnowienie jodły pospolitej przystosowało się do różnych warunków świetlnych panujących pod okapem brzozy, buka, modrzewia, świerka i sosny. Stwierdzono szereg statystycznie istotnych zależności między ażurowością okapu drzewostanu a parametrami ekofizjologicznymi i budową mikroskopową igieł sadzonek jodłowych [Robakowski i in. 2004a, 2004b]. Przyrostowa aklimatyzacja młodych jodeł do warunków świetlnych, a także wyraźna stymulacja przyrostów na wysokość przez światło nastąpiła w czwartym roku od posadzenia. Maksymalna wydajność kwantowa PS II zmierzona w ciągu całego okresu wegetacyjnego była silnie zmniejszona wiosną. Obniżenie F_v/F_m poniżej wartości 0,8 wskazuje na chroniczną fotoinhibicję spowodowaną oddziaływaniem niskiej temperatury zimą lub przymrozków późnych. Latem, wraz z rosnącą temperaturą powietrza, następowało zwiększenie F_v/F_m do optymalnej wartości powyżej 0,8. [Robakowski, Wyka 2004; Robakowski 2004].

Szczegółowemu porównaniu poddano dzienny przebieg asymilacji CO₂ netto jodeł w drzewostanach świerkowym i modrzewiowym. Sadzonki rosnące pod okapem świerka o niewielkiej ażurowości (około 18%) charakteryzowały się małym natężeniem asymilacji CO₂ netto w ciągu całego dnia w porównaniu z młodymi jodłami zaaklimatyzowanymi do skrajnie odmiennych warunków świetlnych pod okapem modrzewia o dużej ażurowości (około 40%). W obu drzewostanach sadzonki nie wykazały latem trwałej fotoinhibicji, a jedynie przejściowe zmniejszenie wydajności kwantowej PS II (Φ_{PSII}) w godzinach południowych i na skutek oddziaływania intensywnego światła obrazkowego [Robakowski, Wyka 2004]. Energia świetlna docierająca do sadzonek pod okapem drzewostanów w okresie wegetacyjnym była w znacznie większym

stopniu wykorzystywana w procesie fotosyntezy niż wczesną wiosną, dlatego nie powodowała trwałej fotoinhibicji. Jej chwilowy nadmiar obserwowany w trakcie oświetlenia sadzonek światłem obrazkowym był skutecznie rozpraszany w cyklu ksantofilowym, o czym świadczyło jedynie przejściowe zmniejszenie wydajności PS II. Młode jodły w drzewostanie modrzewiowym były lepiej zaaklimatyzowane do wyższego poziomu światła niż w drzewostanie świerkowym. Jak wykazały badania przeprowadzone w sierpniu 2002, większe obniżenie Φ_{PSII} nastąpiło w drzewostanie modrzewiowym, gdzie plamy świetlne (światło mozaikowe) występowały częściej i intensywniej. Nie stwierdzono jednak fotoinhibicji spowodowanej działaniem światła mozaikowego, gdyż obniżenie Φ_{PSII} było krótkotrwałe. Przy takim samym poziomie światła, obniżenie wydajności PS II było dwa do trzy razy większe pod okapem świerka, co wskazuje na większą podatność sadzonek rosnących w silnym ocienieniu na fotoinhibicję [Robakowski, Wyka 2004].

Igły młodych jodeł w drzewostanie modrzewiowym zawierały więcej chlorofilu, karotenoidów i azotu w przeliczeniu na powierzchnię niż w świerkowym, jednak nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic porównując koncentracje przeliczone na suchą masę, z wyjątkiem azotu. Potwierdza to podstawowe znaczenie zmian strukturalnych (zmiana stosunku suchej masy do powierzchni igieł) w przystosowaniu liści do warunków świetlnych [Ellsworth, Reich 1992; Niinemets, Tenhunen 1997]. Wykazano istotny niedobór wszystkich makroelementów w igłach w porównaniu z sadzonkami rosnącymi przy pełnym nawożeniu. Szczególnie wyraźnie zaznaczyła się mała koncentracja kationów zasadowych. Można sądzić, że młode jodły miejscowych ekotypów były przystosowane do ubogich w jony Ca^{2+} i Mg^{2+} , wytworzonych na kwaśnym, granitowym podłożu gleb Karkonoszy, gdyż nie zaobserwowano odbarwień igieł ani długookresowego obniżenia F_v/F_m , które mogłyby świadczyć o trwałym deficycie substancji odżywczych.

W igłach sadzonek rosnących w skrajnie odmiennych warunkach świetlnych pod okapem modrzewia i świerka stwierdzono przystosowania na poziomie morfologicznym i anatomicznym, które są charakterystyczne dla liści wystawionych na działanie odpowiednio silnego i słabego promieniowania słonecznego [Robakowski i in. 2004a]. Dla kontrastu, igły sadzonek z drzewostanu modrzewiowego były grubsze, charakteryzowały się większą gęstością aparatów szparkowych, grubszą epidermą i grubszą warstwą mięksiszu palisadowego niż igły sadzonek spod okapu świerka. Zaobserwowano więc pewną plastyczność morfologicznej i anatomicznej budowy igieł wynikającą z przystosowania do warunków świetlnych [Robakowski i in. 2004a]. Uwzględniając kondycję fizjologiczną sadzonek oraz ich plastyczność fenotypową przy różnych poziomach światła stwierdzono, że najkorzystniejsze warunki wzrostu dla sztucznego odnowienia jodły pospolitej panują pod okapem światłóżądnych gatunków drzew przy umiarkowanym ocienieniu.

Wnioski

- ✦ Reakcja fotosyntetyczna jodły pospolitej na wzrost temperatury była podobna do reakcji innych gatunków drzew, które często towarzyszą jej w drzewostanach. Wydajność fotosyntetyczna sadzonek jodły zależała bardziej od temperatury aklimatyzacji niż od ich proveniencji. Temperatura krytyczna PS II znacząco zwiększała się wraz z temperaturą aklimatyzacji sadzonek, niezależnie od ich pochodzenia.
- ✦ Przystosowanie młodych jodeł do warunków świetlnych w cieniówkach polegało na istotnym różnicowaniu cech biometrycznych i fizjologicznych. Podobne przystosowanie do warunków świetlnych stwierdzono w sztucznym odnowieniu jodłowym pod okapem różnych gatunków

drzew. Jodły zaaklimatyzowane do ocienienia wcześniej reagowały na suszę niż zaaklimatyzowane do wyższego poziomu światła.

- ✦ Sadzonki jodły pospolitej rozwinęły strategię przystosowawczą, która jest typowa dla cienioznośnych gatunków drzew. Zdolność przystosowania się młodych jodeł do wyższego poziomu promieniowania mierzona wydajnością fotosyntetyczną (J_{max} , V_{cmax}) była mniejsza niż u gatunków bardziej wymagających względem światła. Generalnie, wydajność fotosyntetyczna jodły pospolitej mieści się w przedziale stosunkowo małych wartości w porównaniu z gatunkami liściastymi.
- ✦ Jodła wyróżniała się odmienną strategią reagowania na czynniki fotoinhibicyjne w porównaniu z mniej cienioznośnymi gatunkami. Fotoinhibicja w jej igłach była stosunkowo niska. Odwracalne obniżenie wydajności fotochemicznej, któremu towarzyszył wzrost niefotochemicznego wygaszania fluorescencji i jednocześnie zmniejszenie koncentracji chlorofilu w igłach, chroniły aparat fotosyntetyczny przed trwałymi uszkodzeniami na skutek działania niskich wartości temperatury i światła.
- ✦ Niewielka alokacja azotu do procesów fotosyntetycznych częściowo wyjaśnia małą wydajność fotosyntetyczną i wyjątkowo powolne tempo wzrostu jodły w młodym wieku. Plastyczność morfologiczna i fizjologiczna jodły w reakcji na światło była wyraźnie mniejsza od liściastych gatunków drzew z wyjątkiem cienioznośnych, które zajmują podobne nisze ekologiczne (*Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*). Mała plastyczność fenotypowa i inne, specyficzne właściwości ekofizjologiczne jodły pospolitej (np. wyjątkowo powolny wzrost w młodym wieku, często w silnym ocienieniu) mają znaczące konsekwencje dla egzystencji tego gatunku, dlatego powinny być uwzględniane zarówno w jego ochronie, jak i w praktyce hodowlanej.

Literatura

- Barzdajn W. 2000. Strategia restytucji jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w Sudetach. Sylwan 2: 63-77.
- Brzeziecki B. 1995. Skale nominalne wymagań klimatycznych gatunków drzew leśnych. Sylwan 3: 53-65.
- Brzeziecki B., Kienast F. 1994. Classifying the life history strategies of trees on the basis of the Grimian model. Forest Ecology and Management 69: 167-187.
- Centre for Agriculture and Biosciences International 2005. *Abies alba*. In: Forestry Compendium, Global Edition. Wallingford, UK: CAB International.
- Cochard H., Lemoine D., Dreyer E. 1999. The effects of acclimatation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. Plant, Cell and Environment 22: 101-108.
- Dreyer E., Le Roux X., Montpied P., Daudet A. F., Masson F. 2001. Temperature response of leaf photosynthetic capacity in seedlings from seven temperate tree species. Tree Physiology 21: 223-232.
- Ellsworth D. S., Reich P. B. 1992. Leaf mass per area, nitrogen content and photosynthetic carbon gain in *Acer saccharum* seedlings in contrasting forest light environments. Functional Ecology 6: 423-435.
- Farquhar G. D., von Caemmerer S., Berry A. J. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta 149: 78-80.
- Harley P. C., Tenhunen J. D. 1991. Modeling the photosynthetic response of C₃ leaves to environmental factors. W: Modeling crop photosynthesis-from Biochemistry to Canopy. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America: Madison, USA. 17-39.
- Hikosaka K., Terashima I. 1995. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C₃ plants to sun and shade with respect to nitrogen use. Plant, Cell and Environment 18: 605-618.
- Hikosaka, K., Terashima I. 1996. Nitrogen partitioning among photosynthetic components and its consequences in sun and shade plants. Functional Ecology 10: 335-343.
- Jaworski A. 1995. Charakterystyka hodowlana drzew leśnych. Kraków, Gutenberg. 52-76.
- Niinemets Ü., Tenhunen J. D. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade tolerant species *Acer saccharum*. Plant, Cell and Environment 20: 845-866.
- Reich P. B., Tjoelker M. G., Walters M. B., Vanderklein D., Buschena C. 1998a. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in height and low light. Functional Ecology 12: 327-338.

- Reich P. B., Uhl C., Walters M. B., Ellsworth D. S. 1991. Leaf life-span as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86: 16-24.
- Reich P. B., Walters M. B., Ellsworth D. S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Reich P. B., Walters M. B., Tjoelker M. G., Vanderklein D., Buschena C. 1998b. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* 12: 395-405.
- Robakowski P. 2004. Deficit in macroelements and variation in potential quantum yield of PS II in needles of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings growing under different light conditions. *Opera Corcontica* 41(2): 391-399.
- Robakowski P. 2005a. Susceptibility to low-temperature photoinhibition in three conifer tree species differing in successional status. *Tree Physiology* 25: 1091-1100.
- Robakowski P. 2005b. Species-specific acclimation to strong shade modifies susceptibility of conifers to photoinhibition. *Acta Physiologiae Plantarum* 27(3A): 255-263.
- Robakowski P., Montpied P., Dreyer E. 2002. Temperature response of photosynthesis of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings. *Annals of Forest Science* 59: 163-170.
- Robakowski P., Montpied P., Dreyer E. 2003. Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill.). *Trees* 17: 431-441.
- Robakowski P., Samardakiewicz S., Kierzkowski D. 2004a. Variation in structure of needles of silver fir (*Abies alba* Mill.) saplings growing under the canopies of diverse tree species. *Polish Journal of Ecology* 52(4): 563-568.
- Robakowski P., Wyka T., Samardakiewicz S. i Kierzkowski D. 2004b. Growth, photosynthesis and needle structure of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings growing under different tree canopies. *Forest Ecology and Management* 201(2-3): 211-227.
- Robakowski P., Wyka T. 2004. Down-regulation of PS II in needles of silver fir (*Abies alba* Mill.) seedlings growing under the canopy of European larch and Norway spruce. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 496: 421-431.
- Silvertown J. 1987. Introduction to plant population ecology. Longman Scientific and Technical, Harlow, England. 230.
- Walters M. B., Reich P. B. 1996. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77: 841-853.
- Wullschlegel, S. D. 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants- A retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* 44: 907-920.

SUMMARY

Ecophysiology of silver fir (*Abies alba* Mill.) at the young age. Synthesis of study

This article is a synthesis of the study on the ecophysiology of silver fir (*Abies alba* Mill.) conducted from 1998 to 2004. Ecophysiology of this recently declining species has not been thoroughly studied. Causes of its decline as well as presently observed amelioration of its vitality resulted from exceptional and partly unknown ecophysiological properties whose importance may appear in diverse environmental conditions.

The seedlings of silver fir from different provenances were used in the experiments which were conducted in a climate chamber, a greenhouse, a nursery and in the natural conditions of experimental plots situated in the Karkonosze National Park. Responses of fir seedlings to different levels of irradiance, low and high temperature as well as drought have been investigated. Sensibility of this species to photoinhibition caused by low temperature and light of high intensity has also been studied. The ecophysiological characteristic of silver fir presented here is based on growth, biomass allocation, gas exchange, chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments and macroelements contents in needles. Ability of fir artificial regeneration to acclimatize to site conditions was determined using ecophysiological measurements and microscopic observations of photosynthetic apparatus.

The most important result was the parameterization of the model of photosynthesis for silver fir. The key parameters of this process i.e. maximum carboxylation rate (V_{max}), maximum

electron transfer rate (J_{max}) and dark respiration (R_d) as well as the values of the optimal temperatures for these parameters were determined. Moreover, the value of the critical temperature for photochemistry of photosystem II was measured.

In conclusion, it might be suggested that phenotypic plasticity of some morphological and physiological traits of silver fir at the young age was lower compared with the other tree species and depended on seedlings' provenance.