

Podatność populacji jodły pospolitej na uszkodzenia od przymrozków późnych*

The vulnerability of silver fir populations to damage from late frosts

Marcin Klisz^{1**}, Szymon Jastrzębowski¹, Joanna Ukalska², Paweł Przybylski¹, Jan Matras¹, Marcin Mionskowski³

¹Institut Badawczy Leśnictwa, Zakład Hodowli Lasu i Genetyki Drzew Leśnych, ul. Braci Leśnej 3, Sękocin Stary, 05-090 Raszyn;

²Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Katedra Ekonometrii i Statystyki, Zakład Biometrii, ul. Nowoursynowska 159, 02-776

Warszawa; ³Institut Badawczy Leśnictwa, Zakład Zarządzania Zasobami Leśnymi, ul. Braci Leśnej 3, Sękocin Stary, 05-090 Raszyn

**Tel. +48 22 7150352, fax +48 22 7200397, e-mail: m.klisz@ibles.waw.pl

Abstract. The aim of the study was to determine the vulnerability of selected silver fir populations to damage from late frost in the climatic conditions of south-eastern Poland. To determine the vulnerability of apical and lateral shoots to damage caused by late frosts, we observed four test plots in 2009 and 2014, each containing progenies of selected seed stands. Our statistical analyses were based on a model incorporating the following variables: site, year, type of frost damage, population as well as the possible interaction between these variables. Significant differences between the populations were found in terms of their sensitivity to damage from low temperature occurring during the growth period. Furthermore, we indirectly demonstrated differences in the severity of late frost on the experimental plots and the intensity variability of late frost shoot damage. Based on these results, we divided the studied populations into two groups of low (EF, KRA1 and NAR) and high (LES2 and BAL2) sensitivity to late frost damage.

Keywords: adaptation, environmental stress, frost damage, testing program, *Abies alba*

*Tezy zawarte w niniejszym artykule zostały zaprezentowane na II Ogólnopolskiej Konferencji Naukowej pt. „Klimatyczne uwarunkowania życia lasu”, zorganizowanej przez SGGW – Wydział Leśny, w Rogowie w dniach 16–17 czerwca 2015 r.

1. Wstęp

W selekcji drzew leśnych testowanie potomstwa wyselekcjonowanych populacji i genotypów w doświadczeniach terenowych odgrywa kluczową rolę w poznaniu ich potencjału adaptacyjnego w kontekście prognozowanych i obserwowanych zmian klimatycznych (Ledig, Kitzmiller 1992; Hanewinkel et al. 2012). Testowanie populacji drzew leśnych pozwala określić ich możliwości adaptacyjne, kierunki oraz zasięg przemieszczania a także ocenić plastyczność pochodzeń w zmiennym środowisku (Aitken, Whitlock 2013). Najwcześniejsze próby określenia zmienności genetycznej cech adaptacyjnych drzew leśnych na podstawie doświadczenia proweniencyjnego sosny zwyczajnej podjął Pierre Philippe Andre de Vilmorin w pierwszej połowie XIX wieku (za Langlet 1971). Natomiast pierwsze eksperymenty terenowe o układzie doświadczenia proweniencyjnego z powtórzeniami założono w Szwecji w pierwszej połowie lat 30. XX wieku (Langlet 1934). W Polsce powierzchnie proweniencyjne w klasycznym układzie założono 30 lat później. Jednakże

w tych doświadczeniach testowano tylko część bazy nasiennej (Barzdajn 2009). Najstarsze powierzchnie proweniencyjne z jodłą pospolitą założono w Rogowie w 1961 roku (Gunia 1986; Szeligowski et al. 2011). Wyniki pomiarów i obserwacji prowadzonych przez Gunię (2006) i Bąka (2007) wskazują na bardzo duże zróżnicowanie analizowanych populacji pod względem cech wzrostowych i jakościowych.

Układ doświadczeń terenowych, obejmujących zróżnicowane warunki środowiskowe, w których testowane są populacje reprezentujące szeroki zasięg naturalny gatunku pozwala lepiej niż w naturalnych warunkach wzrostu poznać charakter zmienności genetycznej cech adaptacyjnych (Aitken, Hannerz 2001).

W Polsce, zgodnie z założeniami przyjętymi w programie testowania potomstwa drzew leśnych, do 2015 roku założono 37 powierzchni testujących potomstwo 78 populacji i 298 drzew matecznych jodły pospolitej z wszystkich czterech regionów testowania, obejmujących cały zasięg tego gatunku w Polsce (ryc. 1). W IV regionie testowania (południowo-wschodnim 2) testowany jest jeden zestaw popu-

Wpłynęło: 9.09.2015 r., zrecenzowano: 13.10.2015 r., zaakceptowano: 30.10.2015 r.

lacji (potomstwo 15 drzewostanów wyselekcjonowanych) równoległe ze standardem krajowym, standardem regionalnym i standardami lokalnymi (ryc. 2). Układ doświadczenia obejmuje cztery powierzchnie doświadczalne zlokalizowane w warunkach zróżnicowanych pod względem wysokości n.p.m., ekspozycji i żyzności siedliska (ryc. 3). Testowane obiekty oceniane są między innymi pod względem przystosowania do niekorzystnych warunków wzrostu, które w prezentowanym doświadczeniu wyraża zmniejszona podatność na uszkodzenia pąków i igieł w wyniku oddziaływania ujemnej temperatury. Prezentowane wyniki są jednymi z pierwszych dotyczących oceny wrażliwości jodły na przymrozki późne. W programie testowania zagadnienie adaptacji potomstwa wyselekcjonowanych drzewostanów nasiennych i drzew macecznych do odmiennych warunków wzrostu koncentruje się na cechach ilościowych (Sabor et al. 2004). Z tego względu w doświadczeniach terenowych ocenie podlegają jedynie fazy pędzenia wiosennego, natomiast podatność na uszkodzenia od przymrozków oceniana jest jedynie w wypadku ich wystąpienia. Sztuczne testy mrozowe połączone z ich weryfikacją w ramach doświadczenia terenowego nie zostały ujęte w programie testowania nawet w przypadku tak wrażliwego na niską temperaturę gatunku, jakim jest jodła pospolita (Dolnicki 2003). Lokalizacja powierzchni testujących potomstwo jodły pospolitej w południowo-wschodniej Polsce uwzględnia ryzyko występowania przymrozków na terenach górzystych wynikające z ukształtowania i pokrycia terenu (Koźniński 1974). Znalazło to potwierdzenie w okresowym występowaniu przymrozków późnych na wszystkich powierzchniach doświadczalnych.

Dotychczas prowadzone badania nad jodłą pospolitą dotyczyły głównie poznania fizjologicznych mechanizmów nabywania mrozoodporności oraz jej zmian w czasie (Dolnicki 2003; Sarvaš 2004). Zagadnienie populacyjnej zmienności podatności jodły pospolitej na uszkodzenia od przymrozków późnych jest nadal niedostatecznie rozpoznane (Ivanković et al. 2007). Celem pracy jest wybór populacji jodły pospolitej najlepiej adaptującej się do warunków wzrostu w południowo-wschodniej Polsce, charakteryzującej się istotnie większą odpornością na przymrozki późne w pierwszych latach wzrostu.

2. Materiały i metody

Testowane potomstwo jodłowych drzewostanów wyselekcjonowanych reprezentuje populacje pochodzące z 8 nadleśnictw Regionalnej Dyrekcji Lasów Państwowych w Krośnie (tab. 1). Powierzchnie doświadczalne założono w 2009 roku w nadleśnictwach Cisna (CIS) – N49°09'60", E22°27'57"; Komańcza (KOM) – N49°22'82", E22°00'97"; Bircza (BIR) – N49°38'24", E22°29'34" i Lesko (LES) – N49°29'51", E22°17'36" (ryc. 2) na poletkach o powierzchni 225 m², w układzie bloków losowych, w czterech powtórzeniach. Wszystkie powierzchnie doświadczalne zostały założone pod osłoną modrzewia europejskiego posadzonego z dwuletnim wyprzedzeniem. Warunki siedliskowe na powierzchniach badawczych są zróżnicowane (odpowiednio: CIS – LGśw, KOM – LGśw, BIR – Lwyżśw, LES – Lwyżśw), ale odpowiadają wymaganiom troficznym testowanego gatunku. Pod

Tabela 1. Charakterystyka testowanych populacji

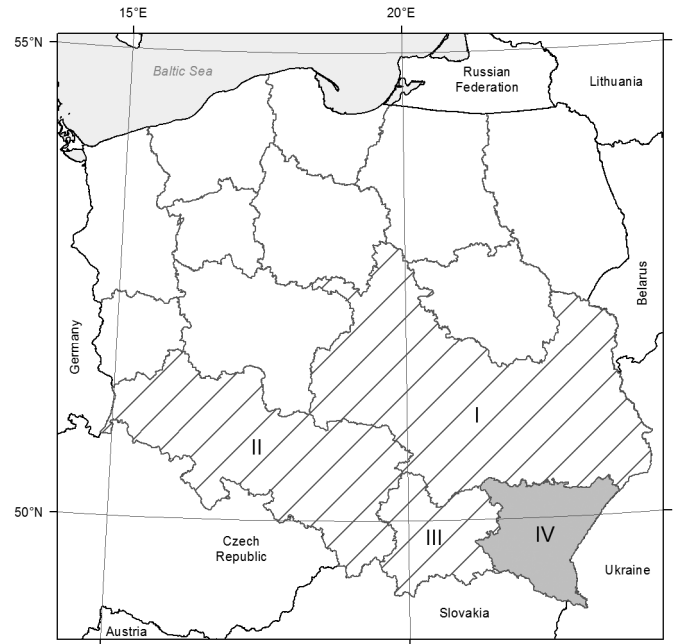
Table 1. Characteristics of tested populations

| Symbol Population ID | Nr RLMP LP Forest Base Material | RDLP Regional Directorate of State Forest | Nadleśnictwo Forest District | Region pochodzenia Provenance region |
|-------------------------|------------------------------------|---|---------------------------------|---|
| BAL2 | 11626 | Krosno | Baligród | 806 |
| BIR1 | 27146 | Krosno | Bircza | 804 |
| KRA1 | 11270 | Krosno | Krasiczyn | 804 |
| KRA2 | 11271 | Krosno | Krasiczyn | 804 |
| LES1 | 30320 | Krosno | Lesko | 806 |
| LES2 | 30326 | Krosno | Lesko | 806 |
| LES3 | 30327 | Krosno | Lesko | 806 |
| LES5 | 30329 | Krosno | Lesko | 806 |
| LUT1 | 30205 | Krosno | Lutowiska | 806 |
| LUT2 | 30212 | Krosno | Lutowiska | 806 |
| LZD | MP/2/45114/06 | Kraków | LZD Krynica | 803 |
| NAR | 10995 | Krosno | Narol | 606 |
| RYM1 | 36145 | Krosno | Rymanów | 806 |
| RYM2 | 36146 | Krosno | Rymanów | 806 |
| STU | 10691 | Krosno | Stuposiany | 806 |

względem regionalizacji przyrodniczo-leśnej powierzchni położone są w Krainie Karpackiej w mezoregionach Pogórza Przemyskiego (BIR), Dukielskim (KOM), Bieszczadów Niskich (LES), Bieszczadów Wysokich (CIS) (Zielony, Kliczkowska 2012). Do założenia upraw wykorzystano sadzonki z zakrytym systemem korzeniowym (1,5/1,5 K), które posadzono w więźbie kwadratowej (1,5×1,5 m). Każda populacja reprezentowana była przez 400 sadzonek (po 100 w każdym powtórzeniu).

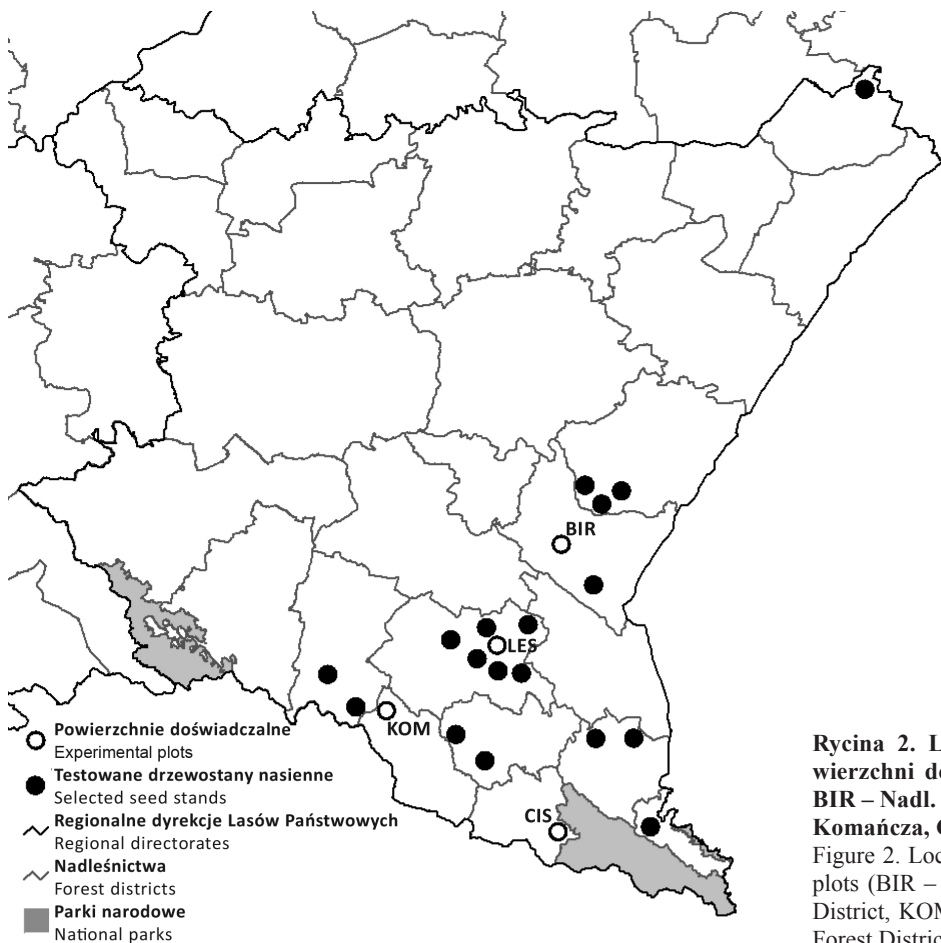
W ciągu siedmiu lat od założenia upraw testujących dwukrotnie zaobserwowano wystąpienie przymrozków późnych, które spowodowały uszkodzenia pędów głównych i bocznych jodły (lata: 2009 i 2014). Zróżnicowanie stopnia i charakteru uszkodzeń dotyczyło zarówno powierzchni testujących, jak również testowanych populacji. Typ uszkodzeń określano niezwłocznie po wystąpieniu przymrozków. Podczas obserwacji terenowych zastosowano trzystopniową skalę szacowania szkód uwzględniając stopień uszkodzenia pędów (drzewa nieuszkodzone, uszkodzone pędy boczne, uszkodzony pęd główny). W prezentowanej pracy wzięto pod uwagę obserwacje obejmujące uszkodzenia pędów bocznych oraz pędu głównego.

W celu stwierdzenia udziału drzew w przedstawionych typach uszkodzeń określono ich frekwencję w poszczególnych pochodzeniach. Dla określenia zróżnicowania charakteru uszkodzeń pomiędzy powierzchniami testującymi oraz



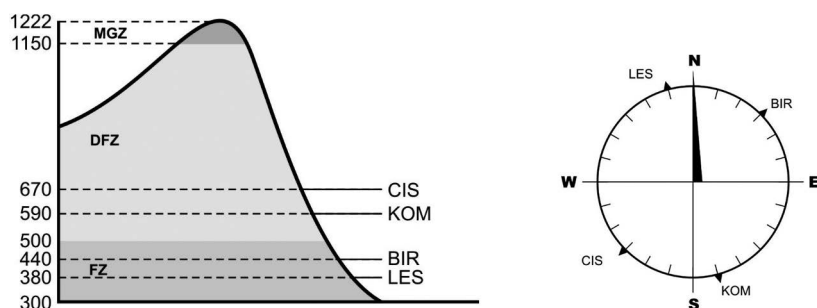
Rycina 1. Regiony testowania potomstwa wyłączonych drzewostanów nasiennych jodły pospolitej: I – region środkowo-wschodni, II – region południowo-zachodni, III – region południowo-wschodni 1, IV – region południowo-wschodni 2.

Figure 1. Testing regions for Selected Seed Stands of silver fir: I – Middle Eastern, II – South Western, III – South Eastern 1, IV – South Eastern 2



Rycina 2. Lokalizacja testowanych populacji i powierzchni doświadczalnych. Powierzchnie testujące: BIR – Nadl. Bircza, LES – Nadl. Lesko, KOM – Nadl. Komańcza, CIS – Nadl. Cisna.

Figure 2. Location of tested population and experimental plots (BIR – Bircza Forest District, LES – Lesko Forest District, KOM – Komańcza Forest District, CIS – Cisna Forest District)



Rycina 3. Gradient wysokości i kierunków geograficznych wystawy powierzchni testujących. MGZ – piętro polonin, DFZ – piętro regla dolnego, FZ – piętro pogórza. Pozostałe oznaczenia jak na rycynie 2.
 Figure 3. Elevation gradient and geographical directions of exposure of experimental plots. MGZ – mountain grassland zone, DFZ – lower mountain deciduous forest zone, FZ – foothills zone. Other designation as in Figure 2.

testowanymi populacjami jodły wykorzystano ogólny model liniowy będący kombinacją klasyfikacji krzyżowej z hierarchiczną (Oktaba 1980): stanowisko \times rok \times typ uszkodzenia \times populacja z efektem bloków zagnieżdżonych w interakcji stanowisko \times rok:

$$F_{ijklm} = \mu + S_i + Y_j + FT_k + P_l + SY_{ij} + SFT_{ik} + YFT_{jk} + SP_{il} + YP_{jl} + FTP_{kl} + SYFT_{ijk} + SYP_{ijl} + SFT_{ikl} + YFT_{jkl} + B_m(SY_{ij}) + E_{ijklm}$$

gdzie:

F_{ijklm} – odsetek uszkodzeń od przymrozków dla i -tego stanowiska, j -tego roku i k -tego typu uszkodzenia,

μ – średnia ogólna,

S_i – efekt i -tego stanowiska,

Y_j – efekt j -tego roku,

FT_k – efekt k -tego typu uszkodzenia,

P_l – efekt l -tej populacji,

SY_{ij} – interakcja i -tego stanowiska i j -tego roku,

SFT_{ik} – interakcja i -tego stanowiska i k -tego typu uszkodzenia,

SP_{il} – interakcja i -tego stanowiska i l -tej populacji,

YP_{jl} – interakcja j -tego roku i l -tej populacji,

FTP_{kl} – interakcja k -tego typu uszkodzenia i l -tej populacji,

YFT_{jk} – interakcja j -tego roku i k -tego typu uszkodzenia,

$SYFT_{ijk}$ – interakcja i -tego stanowiska, j -tego roku i k -tego typu uszkodzenia,

SYP_{ijl} – interakcja i -tego stanowiska, j -tego roku i l -tej populacji,

SFT_{ikl} – interakcja i -tego stanowiska, k -tego typu uszkodzenia i l -tej populacji,

YFT_{jkl} – interakcja j -tego roku, k -tego typu uszkodzenia, l -tej populacji,

$B_m(SY_{ij})$ – efekt m -tego bloku zagnieżdżonego w interakcji, i -tego stanowiska i j -tego roku,

E_{ijklm} – błąd losowy.

Analizę przeprowadzono na podstawie danych uzyskanych w wyniku transformacji Bliss'a. Grupy jednorodne wyznaczono za pomocą testu Rozsądnej Istotnej Różnicy (HSD) Tukeya. Analizy statystyczne wykonano, stosując procedury GLM programu SAS (SAS Institute 2011).

3. Wyniki

Analiza wariancji potwierdziła istotność różnic w częstości występowania uszkodzeń od przymrozków pomiędzy te-

stowanymi populacjami ($p=0,002$), stanowiskami ($p<0,001$), latami 2009 i 2014 ($p<0,001$) oraz drugim i trzecim typem uszkodzeń ($p<0,001$). Jednocześnie potwierdzono istotność interakcji: typ uszkodzenia \times populacja, typ uszkodzenia \times stanowisko, typ uszkodzenia \times rok oraz stanowisko \times rok (we wszystkich przypadkach: $p<0,001$). Przeprowadzone analizy potwierdziły również istotność interakcji typu uszkodzeń od przymrozków z rokiem ich wystąpienia i testowanymi populacjami oraz ze stanowiskiem, odpowiednio: $p=0,001$ i $p<0,001$ (tab. 2).

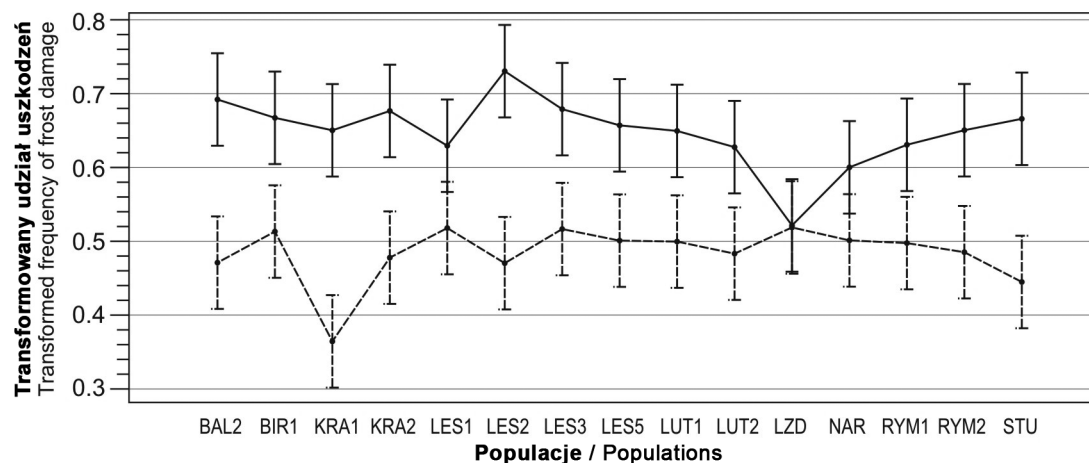
Wykazana dzięki analizie wariancji istotna różnica we frekwencji uszkodzeń typu drugiego i trzeciego znajduje swoje potwierdzenie w większości testowanych populacji. Jedynie populacja LZD (standard krajowy) charakteryzowała się tą samą liczbą drzew z uszkodzeniami pędów bocznych oraz pędu szczytowego (ryc. 4). Dla większości pozostałych testowanych populacji trzeci typ uszkodzeń (uszkodzony pęd wierzchołkowy) był istotnie częściej obserwowany niż drugi typ uszkodzeń (uszkodzone pędy boczne). Dla populacji LES1 i NAR różnica pomiędzy frekwencją typów uszkodzeń nie była istotna statystycznie.

Analiza frekwencji obu typów uszkodzeń przymrozkowych, obserwowanych w latach 2009 i 2014, wykazała odmienną tendencję dla uszkodzeń pędu wierzchołkowego i uszkodzeń pędów bocznych. Częstość występowania drugiego typu uszkodzeń (uszkodzenia pędów bocznych) była zbliżona w obu latach wystąpienia przymrozków późnych dla większości testowanych populacji. Jedynie dla populacji LZD (standard krajowy) udział uszkodzonych drzew w roku 2009 był istotnie większy niż drzew uszkodzonych w 2014 roku. Jednocześnie najrzadziej obserwowano drugi typ uszkodzeń na drzewach z populacji KRA1 (ryc. 5). Odmienną tendencję stwierdzono w przypadku frekwencji trzeciego typu uszkodzeń (uszkodzenia pędu głównego). Wszystkie populacje wykazały istotnie częstsze uszkodzenie pędu głównego w wyniku przymrozku późnego w 2009 roku w porównaniu z 2014 rokiem. W przypadku przymrozku późnego, który wystąpił w 2009 roku, uszkodzenia trzeciego typu najrzadziej zaobserwowano na drzewach z populacji LZD. Przymrozki późne, które wystąpiły w roku 2014, najsilniej uszkodziły populację LES2, jednakże różnica we frekwencji uszkodzeń względem pozostałych populacji (poza LZD) nie została potwierdzona statystycznie. W 2014 roku częstość uszkodzeń pędu głównego testowanych populacji uległa wyrównaniu, nie potwierdzono istotnych różnic pomiędzy populacjami.

Tabela 2. Wyniki analizy wariancji

Table 2. Analysis of variance

| Źródło zmienności Source of variation | Suma kwadratów Sum of squares | Stopnie swobody Deegres of freedom | Średni kwadrat Mean square | F empiryczne F-statistic | Poziom istotności p p-value |
|--|----------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|-----------------------------|--------------------------------|
| Typ uszkodzenia / Type of frost damage | 6,58 | 1 | 6,58 | 367,09 | <0,001 |
| Populacja / Population | 0,62 | 14 | 0,04 | 2,47 | 0,002 |
| Stanowisko / Site | 3,29 | 3 | 1,10 | 61,26 | <0,001 |
| Rok / Year | 36,32 | 1 | 36,32 | 2026,32 | <0,001 |
| Typ uszkodzenia × populacja Type of frost damage × population | 1,07 | 14 | 0,08 | 4,27 | <0,001 |
| Typ uszkodzenia × stanowisko Type of frost damage × site | 0,84 | 3 | 0,28 | 15,6 | <0,001 |
| Typ uszkodzenia × rok / Type of frost damage × year | 34,46 | 1 | 34,46 | 1922,28 | <0,001 |
| Populacja × stanowisko / Population × site | 0,81 | 42 | 0,02 | 1,07 | 0,352 |
| Populacja × rok / Population × year | 0,32 | 14 | 0,02 | 1,27 | 0,218 |
| Stanowisko × rok / Site × year | 3,3104 | 3 | 1,10 | 61,55 | <0,001 |
| Typ uszkodzenia × populacja × stanowisko Type of frost damage × population × site | 0,93 | 42 | 0,02 | 1,24 | 0,145 |
| Typ uszkodzenia × populacja × rok Type of frost damage × population × year | 0,80 | 14 | 0,06 | 3,17 | 0,001 |
| Typ uszkodzenia × stanowisko × rok Type of frost damage × site × year | 3,75 | 3 | 1,25 | 69,69 | <0,001 |
| Populacja × stanowisko × rok Population × site × year | 0,31 | 42 | 0,01 | 0,42 | 0,999 |
| Blok (stanowisko × rok) / Block (site × year) | 1,46 | 24 | 0,06 | 3,39 | <0,001 |
| Błąd / Error | 13,23 | 738 | 0,02 | | |



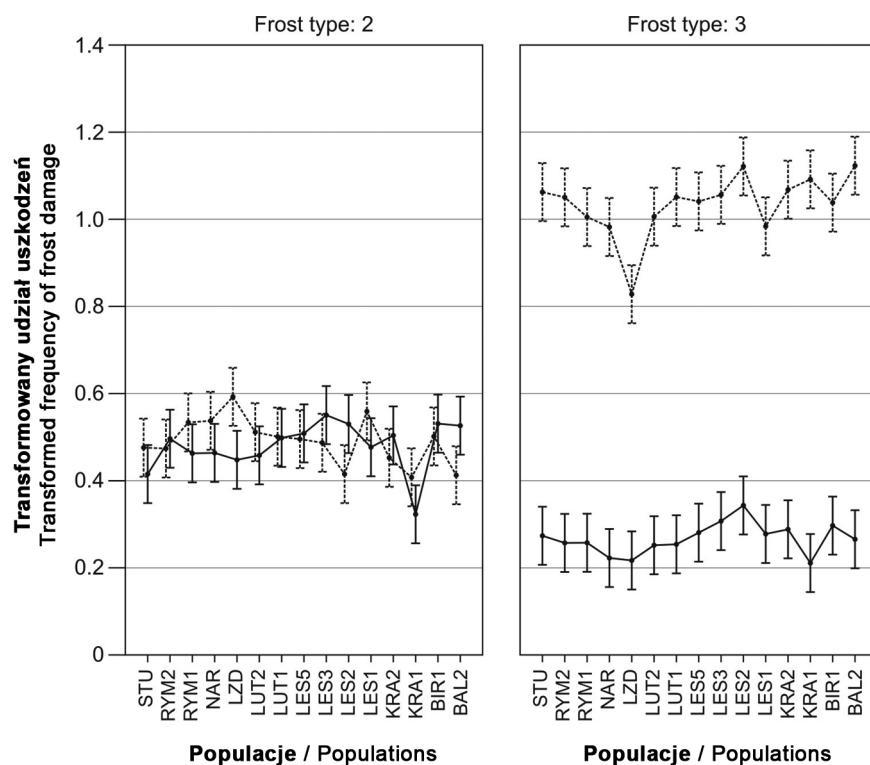
Rycina 4. Średnie transformowane udziały uszkodzeń od przymrozków (oba lata łącznie) w testowanych populacjach jodły pospolitej; słupki błędów oznaczają HSD Tukeya. Linia ciągła – typ uszkodzeń 3, linia przerywana – typ uszkodzeń 2.

Figure 4. Transformed average for frequency of late frost damage of silver fir populations (both years); error bars means HSD Tukey; continuous line – 3rd damage type; dotted line – 2nd damage type.

4. Dyskusja

Ryzyko uszkodzeń od przymrozków zależy zarówno od wzrostu średniej temperatury rocznej, jak i od wpływu zmian

klimatu na występowanie (częstotliwości i skali) krótkoterminowych fluktuacji temperatury (Beuker et al. 1998). Populacje gatunków iglastych, rosnące w warunkach zróżnicowanego środowiska górskiego, wykazują większą zmienność między-



Rycina 5. Średnie transformowane udziały uszkodzeń od przymrozków (typ uszkodzeń 2-pędy boczne i 3-pęd wierzchołkowy) testowanych populacji jodły pospolitej w kolejnych latach; słupki błędów oznaczają HSD Tukeya. Linia ciągła – przymrozki z 2014 roku, linia przerywana – przymrozki z 2009 roku.

Figure 5. Transformed average for frequency of late frost damage (2nd damage type – side shoots, 3rd damage type – apical shoots) of silver fir populations in subsequent years; error bars means HSD Tukey. Continuous line means late frost in 2014; dotted line means late frost in 2009.

populacyjną niż populacje rosnące w bardziej jednorodnym środowisku (Aitken, Hannerz 2001), dlatego selekcja górskich populacji jodły pospolitej pod kątem odporności na uszkodzenia od przymrozków pozwala prawdopodobnie poprawić ich potencjał adaptacyjny (Dolnicki, Kuchciński 2003). Zdaniem Sabora (1999) wartość genetyczna jodły pospolitej z regionu polskich Karpat daje podstawy do podjęcia próby wyselekcjonowania populacji najlepiej przystosowujących się do wzrostu w regionach górskich, charakteryzujących się częstym występowaniem przymrozków późnych. Ocena możliwości adaptacyjnych tego gatunku do warunków środowiskowych odmiennych od miejsca ich pochodzenia opiera się na obserwacjach prowadzonych na powierzchniach proveniencyjnych oraz na doświadczalnych uprawach testujących potomstwo wyłączonych drzewostanów nasiennych oraz drzew matecznych (Barzdajn 2009; Kowalkowski 2013; Skrzyszewska 2013). Do tej pory w Polsce nie prowadzono badań nad genetyczną zmiennością populacji pod względem mrozoodporności w kontrolowanych warunkach wzrostu. Dotychczasowe studia nad potencjałem adaptacyjnym populacji jodły pospolitej z terenu Polski dotyczyły cech pośrednio świadczących o jej podatności na uszkodzenia, takich jak: wysokość, przeżywalność oraz fenologia rozwoju pąków (Kempf, Sabor 2009; Skrzyszewska 2010; Szeligowski et al. 2011). Zmienność genetyczna pod względem mrozoodporności została bezpośrednio potwierdzona u innych gatunków iglastych badaniami opierającymi się zarówno na doświadczeniach terenowych, jak i na sztucznych testach mrozowych (Dormling 1982; Hannerz 1994; Simpson 1994; Aitken, Adams 1997; Beuker et al. 1998; Dolnicki, Kraj 1998; Andersson, Fedorkov 2004; Langvall 2011). Rezultaty tych

badan pozwalają przypuszczać, że również u jodły pospolitej występuje, uwarunkowany genetycznie, potencjał adaptacyjny wyrażający się odpornością na uszkodzenia tkanek, wywołane przez periodyczne ujemne temperatury w okresie wegetacyjnym.

Graniczna temperatura, poniżej której drzewa są uszkodzane przez przymrozki, zależy od wielu czynników: sezonowej zmienności odporności drzew na przymrozki, długości występowania niskich temperatur, ekspozycji na promieniowanie słoneczne oraz tempa obniżania się temperatury (Hannerz 1994). Mając na uwadze lokalizację powierzchni doświadczalnych (ryc. 3), należy przypuszczać, że wymienione czynniki silnie różnicowały wpływ przymrozków późnych na rodzaj i natężenie powstałych uszkodzeń. Brak monitoringu lokalnych warunków klimatycznych nie pozwala bezpośrednio zweryfikować powyższych przypuszczeń, a wykorzystanie wieloletnich danych meteorologicznych w regionach górskich nie daje podstaw do wnioskowania o faktycznej intensywności przymrozków (Aitken, Adams 1997). Zróżnicowanie intensywności przymrozków późnych dotyczyło nie tylko lokalizacji powierzchni doświadczalnych, ale również roku, w którym one wystąpiły. Świadczy o tym zarówno istotnie różna liczba uszkodzonych drzew, jak i proporcja udziału drzew z uszkodzonymi pędami bocznymi i pędem głównym (ryc. 5). Znacząco niższy udział drzew z uszkodzonym pędem głównym w 2014 roku w stosunku do roku 2009 roku może świadczyć zarówno o mniejszej intensywności przymrozków w 2014 roku, jak również o mniejszej podatności drzew na uszkodzenia, związanej z zaaklimatyzowaniem się testowanych populacji. Wpływ na zróżnicowaną reakcję drzew na przymrozki mogły mieć

również warunki oddziaływające przed sezonem wegetacyjnym, odpowiedzialne za termin rozwoju pąków (Dormling 1982). Porównanie udziału uszkodzeń pędu głównego wśród testowanych populacji w obu analizowanych latach pozwala zaobserwować istotne statystycznie różnice pomiędzy populacjami oraz pomiędzy latami wystąpienia przymrozków. W 2009 roku najbardziej odporna na ten typ uszkodzeń była populacja LZD, pełniąca rolę standardu krajowego w programie testowania potomstwa. Podatność na uszkodzenia przymrozkowe w wieku juwenilnym jest jedną z ważnych cech mogących mieć wpływ na udatność upraw. Mniejsza podatność potomstwa drzewostanu z LZD na uszkodzenia od przymrozków późnych wskazywać może na duże możliwości adaptacyjne tej populacji. Międzypopulacyjne zróżnicowanie mrozoodporności, obserwowane w pierwszym roku wzrostu na uprawie, uległo znacznemu osłabieniu po sześciu latach. Co prawda populacja LZD nadal charakteryzowała się niskim stopniem uszkodzeń pędu głównego, jednak podobne wartości osiągnęły również populacje z lokalizacji najbardziej oddalonych od miejsc testowania: KRA1 i NAR (ryc.5). Prawdopodobnie ta znajduje potwierdzenie w ogólnej teorii charakteryzującej lokalne pochodzenia jako populacje suboptymalne (Matyas, Yeatman 1992). Być może obserwowana tendencja związana była z późniejszym otwieraniem się pąków sadzonek populacji LZD w 2009 roku, podczas gdy w 2014 roku pozostałe populacje uzyskały odporność na przymrozki późne, osiągając wysokość, powyżej której zjawisko przymrozków nie wpływa na rozwój pąków szczytowych. Danusevicius z zespołem (1999), prowadząc badania nad mrozoodpornością świerka, zauważyli większy stopień uszkodzeń od przymrozków u starszych drzew. Prawdopodobnie tę tłumaczą większą powierzchnią aparatu asymilacyjnego u starszych (wyższych) roślin, przez którą dochodzi u nich do utraty wody.

Autorzy tych badań uważają, że ze względu na niejednoznaczność wyników Andersona i Fedorkova (2004) omawiających wpływ wysokości sadzonki na podatność na uszkodzenia od przymrozków, badania powinny uwzględniać zarówno cechy ilościowe, jak i potencjał adaptacyjny sadzonek. Z tego względu wyniki testów potomstwa drzewostanów wyselekcjonowanych i drzew matecznych jodły pospolitej powinny dotyczyć zarówno cech ilościowych, jak i ich potencjału adaptacyjnego. Selekcja pod kątem możliwości przystosowawczych stawia sobie za cel zdefiniowanie najlepszych, pod względem odporności na uszkodzenia od przymrozków, populacji i określenie docelowych warunków środowiskowych do ich zastosowania (Aitken, Hannerz 2001). Przedstawione podejście do selekcji jodły pospolitej w warunkach górskich jest uzasadnione ze względu na duże zróżnicowanie warunków środowiskowych.

5. Wnioski

- Najbardziej podatną na uszkodzenia od przymrozków późnych populacją jodły pospolitej w regionie testowania południowo-wschodnim (drugim) w pierwszym roku wzrostu

był drzewostan wyselekcjonowany z Leśnego Zakładu Doświadczalnego w Krynicy.

- Po sześciu latach wzrostu w regionie testowania południowo-wschodnim (drugim) potomstwo drzewostanów wyselekcjonowanych z nadleśnictw Krasiczyn i Narol (Nr RLMP LP odpowiednio: 11270 i 10995) wykazało się najniższą podatnością na uszkodzenia powodowane przez przymrozki późne.

- Ocena przebiegu reagowania na bodźce środowiska populacji jodły pospolitej w warunkach klimatu górskiego, charakteryzującego się częstym występowaniem przymrozków późnych, wymaga prowadzenia stałego monitoringu warunków mikroklimatycznych występujących na powierzchniach doświadczalnych.

Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

Podziękowania i źródła finansowania

Badania zostały sfinansowane przez Państwowe Gospodarstwo Leśne Lasy Państwowe w ramach projektu badawczego BLP-375.

Literatura

- Aitken S., Adams W.T. 1997. Spring cold hardiness under strong genetic control in Oregon populations of *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*. *Canadian Journal of Forest Research* 27(11): 1773–1780. DOI: 10.1139/cjfr-27-11-1773.
- Aitken S.N., Hannerz M. 2001. Genecology and gene resource management strategies for conifer cold hardiness, w: *Conifer cold hardiness* (eds. F.J. Birgas, S.J. Colombo). Springer Science+Business Media Dordrecht, 23–53. ISBN: 9789048155873.
- Aitken S.N., Whitlock M.C. 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44(1): 367–388. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135747.
- Andersson B., Fedorkov A. 2004. Longitudinal differences in Scots pine frost hardiness. *Silvae Genetica* 53(2): 76–80.
- Barzdajn W. 2009. Adaptation of different silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances to the conditions of the Sudetes. *Forest Research Papers* 70(1): 49–58.
- Beuker E., Valtonen E., Repo T. 1998. Seasonal variation in the frost hardiness of Scots pine and Norway spruce in old provenance experiments in Finland. *Forest Ecology and Management* 107(1-3): 87–98. DOI: 10.1016/S0378-1127(97)00344-7.
- Danusevicius D., Jonsson A., Eriksson G. 1999. Variation among open-pollinated families of *Picea abies* (L.) Karst. in response to simulated frost desiccation. *Silvae Genetica* 48(3-4): 158–167.
- Dolnicki A., Kuchciński L. 2003. Wstępne badania nad mrozoodpornością jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w Górach Świętokrzyskich. *Sylwan* 8: 84–92.
- Dolnicki A., Kraj W. 1998. Dynamics of frost resistance in various provenances of *Abies grandis* Lindl. *Acta Societatis Botanicae Poloniae* 67(1): 51–58. DOI: <http://dx.doi.org/10.5586/asbp.1998.006>.

- Dormling I. 1982. Frost resistance during bud flushing and shoot elongation in *Picea abies*. *Silva Fennica* 16: 167–177.
- Hannerz M. 1994. Predicting the risk of frost occurrence after budburst of Norway spruce in Sweden. *Silva Fennica* 28(4): 243–249.
- Hanewinkel M., Cullmann D., Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J., Zimmermann N.E. 2012. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3(3): 203–207. DOI: 10.1038/nclimate1687.
- Ivanković M., Marjanović H., Franjic J. 2007. Variability of Silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances in the number of lateral buds on terminal sprout and damage by the late frost. *Periodicum Biologorum* 109(1): 55–59.
- Kempf M., Sabor J. 2009. Ocena zmienności cech adaptacyjnych pięcioletniej jodły pospolitej pochodzeń objętych ochroną na powierzchniach zachowawczych Karpackiego Banku Genów. *Sylwan* 153(10): 651–661.
- Kowalkowski W. 2013. Adaptacja i wzrost potomstwa drzewostanów jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) na uprawie testowej w Nadleśnictwie Złotoryja. *Forestry Letters* 104: 67–74.
- Koźniński Cz. 1974. Przygruntowe przymrozki w Polsce w latach 1963–1972. Poznań–Warszawa, PWN, 52 s.
- Langlet O. 1936. Proveniensfragan i ny belysning. *Skogen* 21(11): 1–8.
- Langlet O. 1971. Two hundred years geneecology. *Taxon* 20(5): 653–721.
- Langvall O. 2011. Impact of climate change, seedling type and provenance on the risk of damage to Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings in Sweden due to early summer frosts. *Scandinavian Journal of Forest Research* 26: 56–63. DOI: 10.1080/02827581.2011.564399.
- Ledig T.F., Kitzmiller J.H. 1992. Genetic strategies for reforestation in the face of global climate change. *Forest Ecology and Management* 50(1-2): 153–169. DOI: 10.1016/j.jenvman.2014.07.030.
- Matyas C., Yeatman C.W. 1992. Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations. *Silvae Genetica* 41: 370–376.
- Oktaba W. 1980. Metody statystyki matematycznej w doświadczeniach. PWN, Warszawa, 488 s.
- Sabor J. 1999. Wartość genetyczna jodły karpackiej. *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej w Krakowie* 61: 29–41.
- Sabor J., Barzdajn W., Blonkowski S., Chałupka W., Fonder W., Giertych M. 2004. Program testowania potomstwa wyłączonych drzewostanów nasiennych, drzew doborowych, plantacji nasiennych i plantacyjnych upraw nasiennych. Dyrekcja Generalna Lasów Państwowych, Warszawa.
- Sarvaš M. 2004. Changes in cold hardiness of silver fir and larch bare-rooted seedlings during autumn and spring. *Journal Forest Science* 50(5): 237–242.
- SAS Institute Inc. 2011. SAS/STAT® 9.3 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Simpson D.G. 1994. Seasonal and geographic origin effects on cold hardiness of white spruce buds, foliage, and stems. *Canadian Journal of Forest Research* 24(5): 1066–1070.
- Skrzyszewska K. 2010. Variability of spring flushing in silver fir (*Abies alba* Mill.) of Polish provenances tested in the Jd PL 86/90 provenance test. *Annals of Warsaw University of Life Sciences – SGGW, Forestry and Wood Technology* 73: 65–73.
- Skrzyszewska K. 2013. Wartość selekcyjna jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) polskich pochodzeń w okresie juvenilnego wzrostu w zróżnicowanych warunkach siedliskowych. *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej w Krakowie* 377: 7–313.
- Szeligowski H., Bolibok L., Buraczyk W., Drozdowski S. 2011. Characteristics of silver fir (*Abies alba* Mill.) in a provenance trial in Rogów. *Forest Research Papers* 72(3): 225–31. DOI 10.2478/v10111-011-0022-9.
- Wieteska S. 2011. Ryzyko występowania przymrozków w polskiej strefie klimatycznej. *Acta Universitatis Lodziensis* 259: 143–157.
- Zielony R., Kliczkowska A. 2012. Regionalizacja przyrodniczo-leśna Polski 2010. Warszawa, Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, 315–328. ISBN: 978-83-61633-62-4.

Wkład autorów

M.K. – zebranie danych i ich analiza statystyczna, przygotowanie manuskryptu, koordynacja prac; Sz.J. – przygotowanie wstępu, zebranie danych, korekta tekstu; J.U. – analiza statystyczna danych, korekta tekstu; P.P. – zebranie danych, korekta tekstu; J.M. – koncepcja i założenia badań; M.M. – redakcja kartograficzna, korekta tekstu.

Podatność populacji jodły pospolitej na uszkodzenia od przymrozków późnych*

The vulnerability of silver fir populations to damage from late frosts

Marcin Klisz^{1**} , Szymon Jastrzębowski¹ , Joanna Ukalska² , Paweł Przybylski¹, Jan Matras¹ , Marcin Mionskowski³ 

¹Institut Badawczy Leśnictwa, Zakład Hodowli Lasu i Genetyki Drzew Leśnych, ul. Braci Leśnej 3, Sękocin Stary, 05-090 Raszyn;

²Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Katedra Ekonometrii i Statystyki, Zakład Biometrii, ul. Nowoursynowska 159, 02-776

Warszawa; ³Institut Badawczy Leśnictwa, Zakład Zarządzania Zasobami Leśnymi, ul. Braci Leśnej 3, Sękocin Stary, 05-090 Raszyn

**Tel. +48 22 7150352, fax +48 22 7200397, e-mail: m.klisz@ibles.waw.pl

Abstract. The aim of the study was to determine the vulnerability of selected silver fir populations to damage from late frost in the climatic conditions of south-eastern Poland. To determine the vulnerability of apical and lateral shoots to damage caused by late frosts, we observed four test plots in 2009 and 2014, each containing progenies of selected seed stands. Our statistical analyses were based on a model incorporating the following variables: site, year, type of frost damage, population as well as the possible interaction between these variables. Significant differences between the populations were found in terms of their sensitivity to damage from low temperature occurring during the growth period. Furthermore, we indirectly demonstrated differences in the severity of late frost on the experimental plots and the intensity variability of late frost shoot damage. Based on these results, we divided the studied populations into two groups of low (EF, KRA1 and NAR) and high (LES2 and BAL2) sensitivity to late frost damage.

Keywords: adaptation, environmental stress, frost damage, testing program, *Abies alba*

*Tezy zawarte w niniejszym artykule zostały zaprezentowane na II Ogólnopolskiej Konferencji Naukowej pt. „Klimatyczne uwarunkowania życia lasu”, zorganizowanej przez SGGW – Wydział Leśny, w Rogowie w dniach 16–17 czerwca 2015 r.

1. Wstęp

W selekcji drzew leśnych testowanie potomstwa wyselekcjonowanych populacji i genotypów w doświadczeniach terenowych odgrywa kluczową rolę w poznaniu ich potencjału adaptacyjnego w kontekście prognozowanych i obserwowanych zmian klimatycznych (Ledig, Kitzmiller 1992; Hanewinkel et al. 2012). Testowanie populacji drzew leśnych pozwala określić ich możliwości adaptacyjne, kierunki oraz zasięg przemieszczania a także ocenić plastyczność pochodzeń w zmiennym środowisku (Aitken, Whitlock 2013). Najwcześniejsze próby określenia zmienności genetycznej cech adaptacyjnych drzew leśnych na podstawie doświadczenia proweniencyjnego sosny zwyczajnej podjął Pierre Philippe Andre de Vilmorin w pierwszej połowie XIX wieku (za Langlet 1971). Natomiast pierwsze eksperymenty terenowe o układzie doświadczenia proweniencyjnego z powtórzeniami założono w Szwecji w pierwszej połowie lat 30. XX wieku (Langlet 1934). W Polsce powierzchnie proweniencyjne w klasycznym układzie założono 30 lat później. Jednakże

w tych doświadczeniach testowano tylko część bazy nasiennej (Barzdajn 2009). Najstarsze powierzchnie proweniencyjne z jodłą pospolitą założono w Rogowie w 1961 roku (Gunia 1986; Szeligowski et al. 2011). Wyniki pomiarów i obserwacji prowadzonych przez Gunię (2006) i Bąka (2007) wskazują na bardzo duże zróżnicowanie analizowanych populacji pod względem cech wzrostowych i jakościowych.

Układ doświadczeń terenowych, obejmujących zróżnicowane warunki środowiskowe, w których testowane są populacje reprezentujące szeroki zasięg naturalny gatunku pozwala lepiej niż w naturalnych warunkach wzrostu poznać charakter zmienności genetycznej cech adaptacyjnych (Aitken, Hannerz 2001).

W Polsce, zgodnie z założeniami przyjętymi w programie testowania potomstwa drzew leśnych, do 2015 roku założono 37 powierzchni testujących potomstwo 78 populacji i 298 drzew matecznych jodły pospolitej z wszystkich czterech regionów testowania, obejmujących cały zasięg tego gatunku w Polsce (ryc. 1). W IV regionie testowania (południowo-wschodnim 2) testowany jest jeden zestaw popu-

Wpłynęło: 9.09.2015 r., zrecenzowano: 13.10.2015 r., zaakceptowano: 30.10.2015 r.

lacji (potomstwo 15 drzewostanów wyselekcjonowanych) równoległe ze standardem krajowym, standardem regionalnym i standardami lokalnymi (ryc. 2). Układ doświadczenia obejmuje cztery powierzchnie doświadczalne zlokalizowane w warunkach zróżnicowanych pod względem wysokości n.p.m., ekspozycji i żyzności siedliska (ryc. 3). Testowane obiekty oceniane są między innymi pod względem przystosowania do niekorzystnych warunków wzrostu, które w prezentowanym doświadczeniu wyraża zmniejszona podatność na uszkodzenia pąków i igieł w wyniku oddziaływania ujemnej temperatury. Prezentowane wyniki są jednymi z pierwszych dotyczących oceny wrażliwości jodły na przymrozki późne. W programie testowania zagadnienie adaptacji potomstwa wyselekcjonowanych drzewostanów nasiennych i drzew macecznych do odmiennych warunków wzrostu koncentruje się na cechach ilościowych (Sabor et al. 2004). Z tego względu w doświadczeniach terenowych ocenie podlegają jedynie fazy pędzenia wiosennego, natomiast podatność na uszkodzenia od przymrozków oceniana jest jedynie w wypadku ich wystąpienia. Sztuczne testy mrozowe połączone z ich weryfikacją w ramach doświadczenia terenowego nie zostały ujęte w programie testowania nawet w przypadku tak wrażliwego na niską temperaturę gatunku, jakim jest jodła pospolita (Dolnicki 2003). Lokalizacja powierzchni testujących potomstwo jodły pospolitej w południowo-wschodniej Polsce uwzględnia ryzyko występowania przymrozków na terenach górzystych wynikające z ukształtowania i pokrycia terenu (Koźniński 1974). Znalazło to potwierdzenie w okresowym występowaniu przymrozków późnych na wszystkich powierzchniach doświadczalnych.

Dotychczas prowadzone badania nad jodłą pospolitą dotyczyły głównie poznania fizjologicznych mechanizmów nabywania mrozoodporności oraz jej zmian w czasie (Dolnicki 2003; Sarvaš 2004). Zagadnienie populacyjnej zmienności podatności jodły pospolitej na uszkodzenia od przymrozków późnych jest nadal niedostatecznie rozpoznane (Ivanković et al. 2007). Celem pracy jest wybór populacji jodły pospolitej najlepiej adaptującej się do warunków wzrostu w południowo-wschodniej Polsce, charakteryzującej się istotnie większą odpornością na przymrozki późne w pierwszych latach wzrostu.

2. Materiały i metody

Testowane potomstwo jodłowych drzewostanów wyselekcjonowanych reprezentuje populacje pochodzące z 8 nadleśnictw Regionalnej Dyrekcji Lasów Państwowych w Krośnie (tab. 1). Powierzchnie doświadczalne założono w 2009 roku w nadleśnictwach Cisna (CIS) – N49°09'60", E22°27'57"; Komańcza (KOM) – N49°22'82", E22°00'97"; Bircza (BIR) – N49°38'24", E22°29'34" i Lesko (LES) – N49°29'51", E22°17'36" (ryc. 2) na poletkach o powierzchni 225 m², w układzie bloków losowych, w czterech powtórzeniach. Wszystkie powierzchnie doświadczalne zostały założone pod osłoną modrzewia europejskiego posadzonego z dwuletnim wyprzedzeniem. Warunki siedliskowe na powierzchniach badawczych są zróżnicowane (odpowiednio: CIS – LGśw, KOM – LGśw, BIR – Lwyżśw, LES – Lwyżśw), ale odpowiadają wymaganiom troficznym testowanego gatunku. Pod

Tabela 1. Charakterystyka testowanych populacji

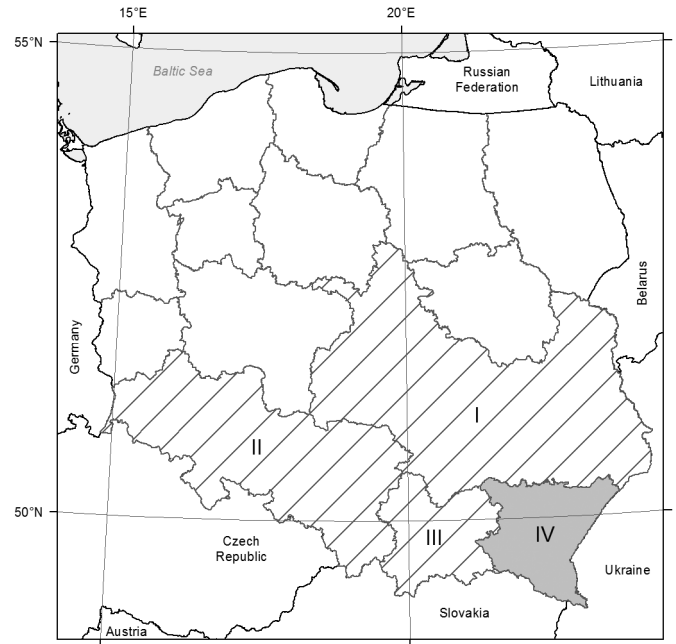
Table 1. Characteristics of tested populations

| Symbol Population ID | Nr RLMP LP Forest Base Material | RDLP Regional Directorate of State Forest | Nadleśnictwo Forest District | Region pochodzenia Provenance region |
|-------------------------|------------------------------------|---|---------------------------------|---|
| BAL2 | 11626 | Krosno | Baligród | 806 |
| BIR1 | 27146 | Krosno | Bircza | 804 |
| KRA1 | 11270 | Krosno | Krasiczyn | 804 |
| KRA2 | 11271 | Krosno | Krasiczyn | 804 |
| LES1 | 30320 | Krosno | Lesko | 806 |
| LES2 | 30326 | Krosno | Lesko | 806 |
| LES3 | 30327 | Krosno | Lesko | 806 |
| LES5 | 30329 | Krosno | Lesko | 806 |
| LUT1 | 30205 | Krosno | Lutowiska | 806 |
| LUT2 | 30212 | Krosno | Lutowiska | 806 |
| LZD | MP/2/45114/06 | Kraków | LZD Krynica | 803 |
| NAR | 10995 | Krosno | Narol | 606 |
| RYM1 | 36145 | Krosno | Rymanów | 806 |
| RYM2 | 36146 | Krosno | Rymanów | 806 |
| STU | 10691 | Krosno | Stuposiany | 806 |

względem regionalizacji przyrodniczo-leśnej powierzchni położone są w Krainie Karpackiej w mezoregionach Pogórza Przemyskiego (BIR), Dukielskim (KOM), Bieszczadów Niższych (LES), Bieszczadów Wysokich (CIS) (Zielony, Kliczkowska 2012). Do założenia upraw wykorzystano sadzonki z zakrytym systemem korzeniowym (1,5/1,5 K), które posadzono w więźbie kwadratowej (1,5×1,5 m). Każda populacja reprezentowana była przez 400 sadzonek (po 100 w każdym powtórzeniu).

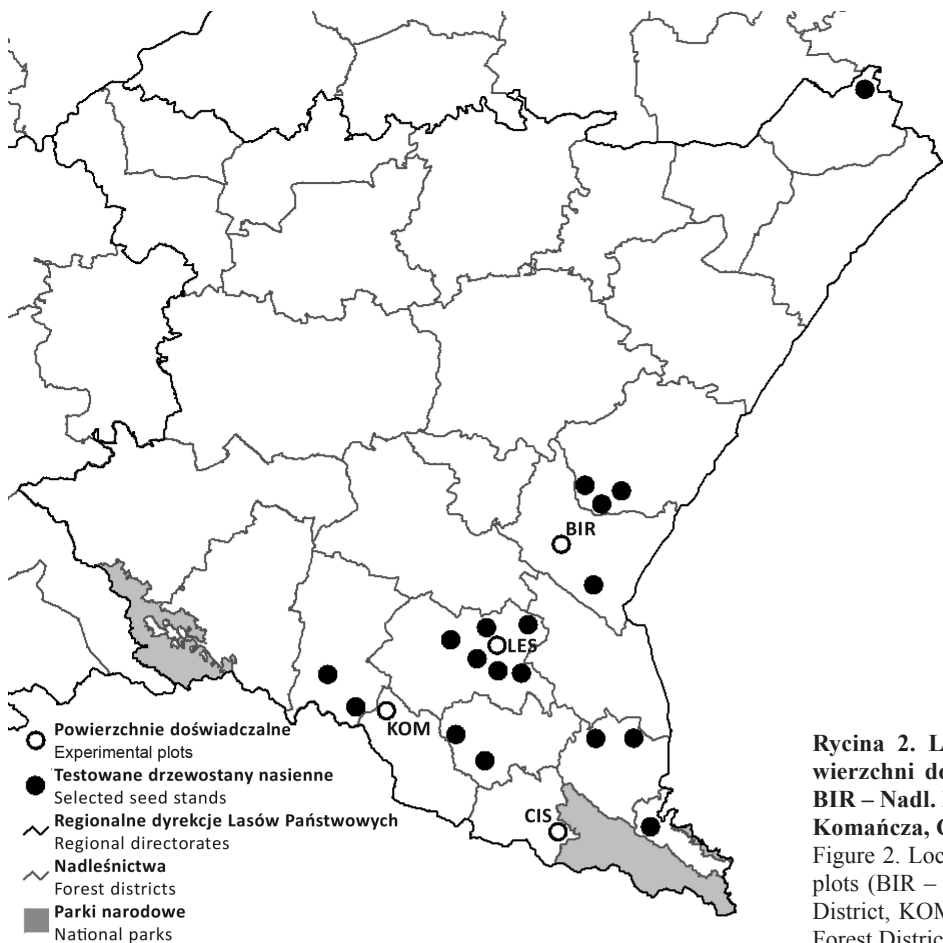
W ciągu siedmiu lat od założenia upraw testujących dwukrotnie zaobserwowano wystąpienie przymrozków późnych, które spowodowały uszkodzenia pędów głównych i bocznych jodły (lata: 2009 i 2014). Zróżnicowanie stopnia i charakteru uszkodzeń dotyczyło zarówno powierzchni testujących, jak również testowanych populacji. Typ uszkodzeń określano niezwłocznie po wystąpieniu przymrozków. Podczas obserwacji terenowych zastosowano trzystopniową skalę szacowania szkód uwzględniającą stopień uszkodzenia pędów (drzewa nieuszkodzone, uszkodzone pędy boczne, uszkodzony pęd główny). W prezentowanej pracy wzięto pod uwagę obserwacje obejmujące uszkodzenia pędów bocznych oraz pędu głównego.

W celu stwierdzenia udziału drzew w przedstawionych typach uszkodzeń określono ich frekwencję w poszczególnych pochodzeniach. Dla określenia zróżnicowania charakteru uszkodzeń pomiędzy powierzchniami testującymi oraz



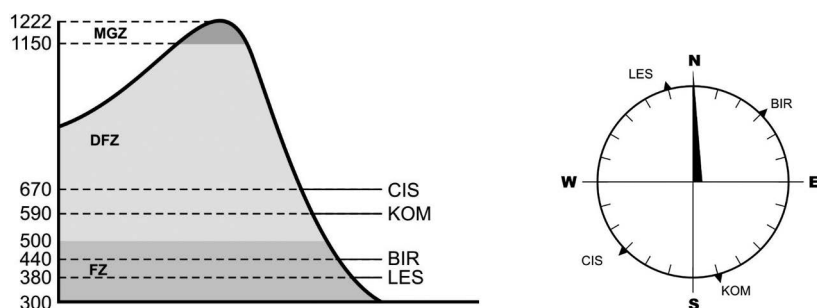
Rycina 1. Regiony testowania potomstwa wyłączonych drzewostanów nasiennych jodły pospolitej: I – region środkowo-wschodni, II – region południowo-zachodni, III – region południowo-wschodni 1, IV – region południowo-wschodni 2.

Figure 1. Testing regions for Selected Seed Stands of silver fir: I – Middle Eastern, II – South Western, III – South Eastern 1, IV – South Eastern 2



Rycina 2. Lokalizacja testowanych populacji i powierzchni doświadczalnych. Powierzchnie testujące: BIR – Nadl. Bircza, LES – Nadl. Lesko, KOM – Nadl. Komańcza, CIS – Nadl. Cisna.

Figure 2. Location of tested population and experimental plots (BIR – Bircza Forest District, LES – Lesko Forest District, KOM – Komańcza Forest District, CIS – Cisna Forest District)



Rycina 3. Gradient wysokości i kierunków geograficznych wystawy powierzchni testujących. MGZ – piętro polonin, DFZ – piętro regla dolnego, FZ – piętro pogórza. Pozostałe oznaczenia jak na rycynie 2.
 Figure 3. Elevation gradient and geographical directions of exposure of experimental plots. MGZ – mountain grassland zone, DFZ – lower mountain deciduous forest zone, FZ – foothills zone. Other designation as in Figure 2.

testowanymi populacjami jodły wykorzystano ogólny model liniowy będący kombinacją klasyfikacji krzyżowej z hierarchiczną (Oktaba 1980): stanowisko \times rok \times typ uszkodzenia \times populacja z efektem bloków zagnieżdżonych w interakcji stanowisko \times rok:

$$F_{ijklm} = \mu + S_i + Y_j + FT_k + P_l + SY_{ij} + SFT_{ik} + YFT_{jk} + SP_{il} + YP_{jl} + FTP_{kl} + SYFT_{ijk} + SYP_{ijl} + SFTP_{ikl} + YFTP_{jkl} + B_m(SY_{ij}) + E_{ijklm}$$

gdzie:

F_{ijklm} – odsetek uszkodzeń od przymrozków dla i -tego stanowiska, j -tego roku i k -tego typu uszkodzenia,

μ – średnia ogólna,

S_i – efekt i -tego stanowiska,

Y_j – efekt j -tego roku,

FT_k – efekt k -tego typu uszkodzenia,

P_l – efekt l -tej populacji,

SY_{ij} – interakcja i -tego stanowiska i j -tego roku,

SFT_{ik} – interakcja i -tego stanowiska i k -tego typu uszkodzenia,

SP_{il} – interakcja i -tego stanowiska i l -tej populacji,

YP_{jl} – interakcja j -tego roku i l -tej populacji,

FTP_{kl} – interakcja k -tego typu uszkodzenia i l -tej populacji,

YFT_{jk} – interakcja j -tego roku i k -tego typu uszkodzenia,

$SYFT_{ijk}$ – interakcja i -tego stanowiska, j -tego roku i k -tego typu uszkodzenia,

SYP_{ijl} – interakcja i -tego stanowiska, j -tego roku i l -tej populacji,

$SFTP_{ikl}$ – interakcja i -tego stanowiska, k -tego typu uszkodzenia i l -tej populacji,

$YFTP_{jkl}$ – interakcja j -tego roku, k -tego typu uszkodzenia, l -tej populacji,

$B_m(SY_{ij})$ – efekt m -tego bloku zagnieżdżonego w interakcji, i -tego stanowiska i j -tego roku,

E_{ijklm} – błąd losowy.

Analizę przeprowadzono na podstawie danych uzyskanych w wyniku transformacji Bliss'a. Grupy jednorodne wyznaczono za pomocą testu Rozsądnej Istotnej Różnicy (HSD) Tukeya. Analizy statystyczne wykonano, stosując procedury GLM programu SAS (SAS Institute 2011).

3. Wyniki

Analiza wariancji potwierdziła istotność różnic w częstości występowania uszkodzeń od przymrozków pomiędzy te-

stowanymi populacjami ($p=0,002$), stanowiskami ($p<0,001$), latami 2009 i 2014 ($p<0,001$) oraz drugim i trzecim typem uszkodzeń ($p<0,001$). Jednocześnie potwierdzono istotność interakcji: typ uszkodzenia \times populacja, typ uszkodzenia \times stanowisko, typ uszkodzenia \times rok oraz stanowisko \times rok (we wszystkich przypadkach: $p<0,001$). Przeprowadzone analizy potwierdziły również istotność interakcji typu uszkodzeń od przymrozków z rokiem ich wystąpienia i testowanymi populacjami oraz ze stanowiskiem, odpowiednio: $p=0,001$ i $p<0,001$ (tab. 2).

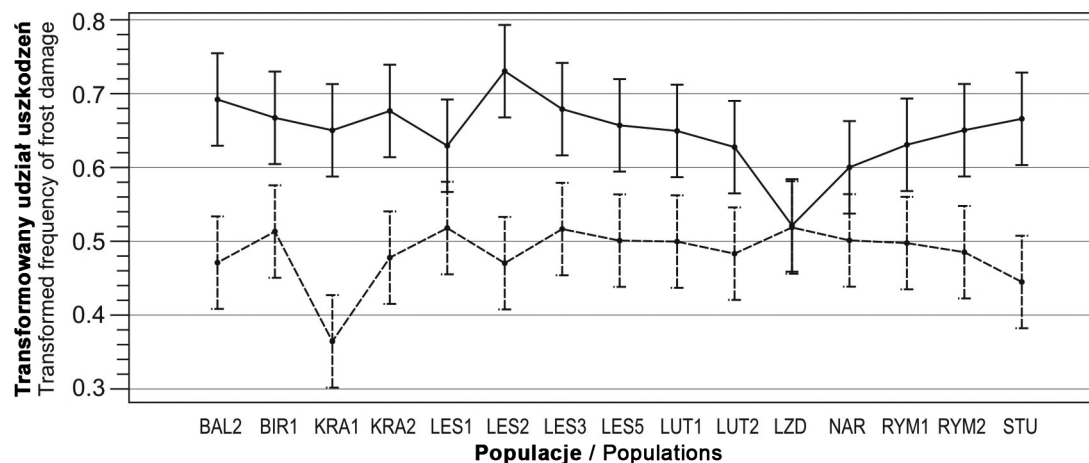
Wykazana dzięki analizie wariancji istotna różnica we frekwencji uszkodzeń typu drugiego i trzeciego znajduje swoje potwierdzenie w większości testowanych populacji. Jedynie populacja LZD (standard krajowy) charakteryzowała się tą samą liczbą drzew z uszkodzeniami pędów bocznych oraz pędu szczytowego (ryc. 4). Dla większości pozostałych testowanych populacji trzeci typ uszkodzeń (uszkodzony pęd wierzchołkowy) był istotnie częściej obserwowany niż drugi typ uszkodzeń (uszkodzone pędy boczne). Dla populacji LES1 i NAR różnica pomiędzy frekwencją typów uszkodzeń nie była istotna statystycznie.

Analiza frekwencji obu typów uszkodzeń przymrozkowych, obserwowanych w latach 2009 i 2014, wykazała odmienną tendencję dla uszkodzeń pędu wierzchołkowego i uszkodzeń pędów bocznych. Częstość występowania drugiego typu uszkodzeń (uszkodzenia pędów bocznych) była zbliżona w obu latach wystąpienia przymrozków późnych dla większości testowanych populacji. Jedynie dla populacji LZD (standard krajowy) udział uszkodzonych drzew w roku 2009 był istotnie większy niż drzew uszkodzonych w 2014 roku. Jednocześnie najrzadziej obserwowano drugi typ uszkodzeń na drzewach z populacji KRA1 (ryc. 5). Odmienną tendencję stwierdzono w przypadku frekwencji trzeciego typu uszkodzeń (uszkodzenia pędu głównego). Wszystkie populacje wykazały istotnie częstsze uszkodzenie pędu głównego w wyniku przymrozku późnego w 2009 roku w porównaniu z 2014 rokiem. W przypadku przymrozku późnego, który wystąpił w 2009 roku, uszkodzenia trzeciego typu najrzadziej zaobserwowano na drzewach z populacji LZD. Przymrozki późne, które wystąpiły w roku 2014, najsilniej uszkodziły populację LES2, jednakże różnica we frekwencji uszkodzeń względem pozostałych populacji (poza LZD) nie została potwierdzona statystycznie. W 2014 roku częstość uszkodzeń pędu głównego testowanych populacji uległa wyrównaniu, nie potwierdzono istotnych różnic pomiędzy populacjami.

Tabela 2. Wyniki analizy wariancji

Table 2. Analysis of variance

| Źródło zmienności Source of variation | Suma kwadratów Sum of squares | Stopnie swobody Deegres of freedom | Średni kwadrat Mean square | F empiryczne F-statistic | Poziom istotności p p-value |
|--|----------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------|-----------------------------|--------------------------------|
| Typ uszkodzenia / Type of frost damage | 6,58 | 1 | 6,58 | 367,09 | <0,001 |
| Populacja / Population | 0,62 | 14 | 0,04 | 2,47 | 0,002 |
| Stanowisko / Site | 3,29 | 3 | 1,10 | 61,26 | <0,001 |
| Rok / Year | 36,32 | 1 | 36,32 | 2026,32 | <0,001 |
| Typ uszkodzenia × populacja Type of frost damage × population | 1,07 | 14 | 0,08 | 4,27 | <0,001 |
| Typ uszkodzenia × stanowisko Type of frost damage × site | 0,84 | 3 | 0,28 | 15,6 | <0,001 |
| Typ uszkodzenia × rok / Type of frost damage × year | 34,46 | 1 | 34,46 | 1922,28 | <0,001 |
| Populacja × stanowisko / Population × site | 0,81 | 42 | 0,02 | 1,07 | 0,352 |
| Populacja × rok / Population × year | 0,32 | 14 | 0,02 | 1,27 | 0,218 |
| Stanowisko × rok / Site × year | 3,3104 | 3 | 1,10 | 61,55 | <0,001 |
| Typ uszkodzenia × populacja × stanowisko Type of frost damage × population × site | 0,93 | 42 | 0,02 | 1,24 | 0,145 |
| Typ uszkodzenia × populacja × rok Type of frost damage × population × year | 0,80 | 14 | 0,06 | 3,17 | 0,001 |
| Typ uszkodzenia × stanowisko × rok Type of frost damage × site × year | 3,75 | 3 | 1,25 | 69,69 | <0,001 |
| Populacja × stanowisko × rok Population × site × year | 0,31 | 42 | 0,01 | 0,42 | 0,999 |
| Blok (stanowisko × rok) / Block (site × year) | 1,46 | 24 | 0,06 | 3,39 | <0,001 |
| Błąd / Error | 13,23 | 738 | 0,02 | | |



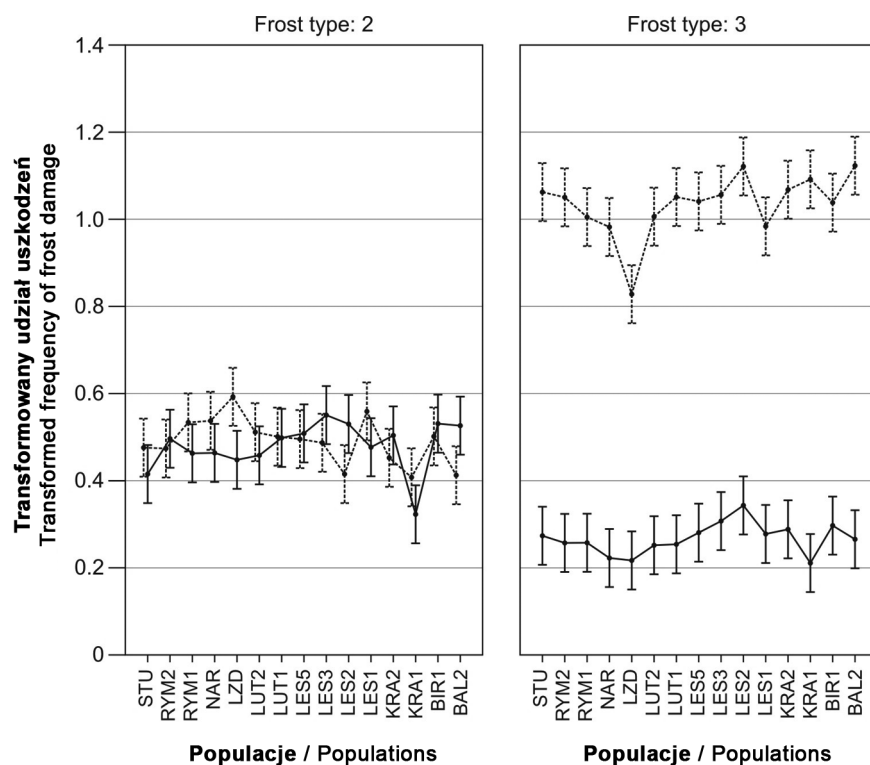
Rycina 4. Średnie transformowane udziały uszkodzeń od przymrozków (oba lata łącznie) w testowanych populacjach jodły pospolitej; słupki błędów oznaczają HSD Tukeya. Linia ciągła – typ uszkodzeń 3, linia przerywana – typ uszkodzeń 2.

Figure 4. Transformed average for frequency of late frost damage of silver fir populations (both years); error bars means HSD Tukey; continuous line – 3rd damage type; dotted line – 2nd damage type.

4. Dyskusja

Ryzyko uszkodzeń od przymrozków zależy zarówno od wzrostu średniej temperatury rocznej, jak i od wpływu zmian

klimatu na występowanie (częstotliwości i skali) krótkoterminowych fluktuacji temperatury (Beuker et al. 1998). Populacje gatunków iglastych, rosnące w warunkach zróżnicowanego środowiska górskiego, wykazują większą zmienność między-



Rycina 5. Średnie transformowane udziały uszkodzeń od przymrozków (typ uszkodzeń 2-pędy boczne i 3-pęd wierzchołkowy) testowanych populacji jodły pospolitej w kolejnych latach; słupki błędów oznaczają HSD Tukeya. Linia ciągła – przymrozki z 2014 roku, linia przerywana – przymrozki z 2009 roku.

Figure 5. Transformed average for frequency of late frost damage (2nd damage type – side shoots, 3rd damage type – apical shoots) of silver fir populations in subsequent years; error bars means HSD Tukey. Continuous line means late frost in 2014; dotted line means late frost in 2009.

populacyjną niż populacje rosnące w bardziej jednorodnym środowisku (Aitken, Hannerz 2001), dlatego selekcja górskich populacji jodły pospolitej pod kątem odporności na uszkodzenia od przymrozków pozwala prawdopodobnie poprawić ich potencjał adaptacyjny (Dolnicki, Kuchciński 2003). Zdaniem Sabora (1999) wartość genetyczna jodły pospolitej z regionu polskich Karpat daje podstawy do podjęcia próby wyselekcjonowania populacji najlepiej przystosowujących się do wzrostu w regionach górskich, charakteryzujących się częstym występowaniem przymrozków późnych. Ocena możliwości adaptacyjnych tego gatunku do warunków środowiskowych odmiennych od miejsca ich pochodzenia opiera się na obserwacjach prowadzonych na powierzchniach proveniencyjnych oraz na doświadczalnych uprawach testujących potomstwo wyłączonych drzewostanów nasiennych oraz drzew matecznych (Barzdajn 2009; Kowalkowski 2013; Skrzyszewska 2013). Do tej pory w Polsce nie prowadzono badań nad genetyczną zmiennością populacji pod względem mrozooporności w kontrolowanych warunkach wzrostu. Dotychczasowe studia nad potencjałem adaptacyjnym populacji jodły pospolitej z terenu Polski dotyczyły cech pośrednio świadczących o jej podatności na uszkodzenia, takich jak: wysokość, przeżywalność oraz fenologia rozwoju pąków (Kempf, Sabor 2009; Skrzyszewska 2010; Szeligowski et al. 2011). Zmienność genetyczna pod względem mrozooporności została bezpośrednio potwierdzona u innych gatunków iglastych badaniami opierającymi się zarówno na doświadczeniach terenowych, jak i na sztucznych testach mrozowych (Dormling 1982; Hannerz 1994; Simpson 1994; Aitken, Adams 1997; Beuker et al. 1998; Dolnicki, Kraj 1998; Andersson, Fedorkov 2004; Langvall 2011). Rezultaty tych

badan pozwalają przypuszczać, że również u jodły pospolitej występuje, uwarunkowany genetycznie, potencjał adaptacyjny wyrażający się odpornością na uszkodzenia tkanek, wywołane przez periodyczne ujemne temperatury w okresie wegetacyjnym.

Graniczna temperatura, poniżej której drzewa są uszkodzane przez przymrozki, zależy od wielu czynników: sezonowej zmienności odporności drzew na przymrozki, długości występowania niskich temperatur, ekspozycji na promieniowanie słoneczne oraz tempa obniżania się temperatury (Hannerz 1994). Mając na uwadze lokalizację powierzchni doświadczalnych (ryc. 3), należy przypuszczać, że wymienione czynniki silnie różnicowały wpływ przymrozków późnych na rodzaj i natężenie powstałych uszkodzeń. Brak monitoringu lokalnych warunków klimatycznych nie pozwala bezpośrednio zweryfikować powyższych przypuszczeń, a wykorzystanie wieloletnich danych meteorologicznych w regionach górskich nie daje podstaw do wnioskowania o faktycznej intensywności przymrozków (Aitken, Adams 1997). Zróżnicowanie intensywności przymrozków późnych dotyczyło nie tylko lokalizacji powierzchni doświadczalnych, ale również roku, w którym one wystąpiły. Świadczy o tym zarówno istotnie różna liczba uszkodzonych drzew, jak i proporcja udziału drzew z uszkodzonymi pędami bocznymi i pędem głównym (ryc. 5). Znacząco niższy udział drzew z uszkodzonym pędem głównym w 2014 roku w stosunku do roku 2009 roku może świadczyć zarówno o mniejszej intensywności przymrozków w 2014 roku, jak również o mniejszej podatności drzew na uszkodzenia, związanej z zaaklimatyzowaniem się testowanych populacji. Wpływ na zróżnicowaną reakcję drzew na przymrozki mogły mieć

również warunki oddziaływające przed sezonem wegetacyjnym, odpowiedzialne za termin rozwoju pąków (Dormling 1982). Porównanie udziału uszkodzeń pędu głównego wśród testowanych populacji w obu analizowanych latach pozwala zaobserwować istotne statystycznie różnice pomiędzy populacjami oraz pomiędzy latami wystąpienia przymrozków. W 2009 roku najbardziej odporna na ten typ uszkodzeń była populacja LZD, pełniąca rolę standardu krajowego w programie testowania potomstwa. Podatność na uszkodzenia przymrozkowe w wieku juwenilnym jest jedną z ważnych cech mogących mieć wpływ na udatność upraw. Mniejsza podatność potomstwa drzewostanu z LZD na uszkodzenia od przymrozków późnych wskazywać może na duże możliwości adaptacyjne tej populacji. Międzypopulacyjne zróżnicowanie mrozoodporności, obserwowane w pierwszym roku wzrostu na uprawie, uległo znacznemu osłabieniu po sześciu latach. Co prawda populacja LZD nadal charakteryzowała się niskim stopniem uszkodzeń pędu głównego, jednak podobne wartości osiągnęły również populacje z lokalizacji najbardziej oddalonych od miejsc testowania: KRA1 i NAR (ryc.5). Prawdopodobnie ta znajduje potwierdzenie w ogólnej teorii charakteryzującej lokalne pochodzenia jako populacje suboptymalne (Matyas, Yeatman 1992). Być może obserwowana tendencja związana była z późniejszym otwieraniem się pąków sadzonek populacji LZD w 2009 roku, podczas gdy w 2014 roku pozostałe populacje uzyskały odporność na przymrozki późne, osiągając wysokość, powyżej której zjawisko przymrozków nie wpływa na rozwój pąków szczytowych. Danusevicius z zespołem (1999), prowadząc badania nad mrozoodpornością świerka, zauważyli większy stopień uszkodzeń od przymrozków u starszych drzew. Prawdopodobnie tę tłumaczą większą powierzchnią aparatu asymilacyjnego u starszych (wyższych) roślin, przez którą dochodzi u nich do utraty wody.

Autorzy tych badań uważają, że ze względu na niejednoznaczność wyników Andersona i Fedorkova (2004) omawiających wpływ wysokości sadzonki na podatność na uszkodzenia od przymrozków, badania powinny uwzględniać zarówno cechy ilościowe, jak i potencjał adaptacyjny sadzonek. Z tego względu wyniki testów potomstwa drzewostanów wyselekcjonowanych i drzew matecznych jodły pospolitej powinny dotyczyć zarówno cech ilościowych, jak i ich potencjału adaptacyjnego. Selekcja pod kątem możliwości przystosowawczych stawia sobie za cel zdefiniowanie najlepszych, pod względem odporności na uszkodzenia od przymrozków, populacji i określenie docelowych warunków środowiskowych do ich zastosowania (Aitken, Hannerz 2001). Przedstawione podejście do selekcji jodły pospolitej w warunkach górskich jest uzasadnione ze względu na duże zróżnicowanie warunków środowiskowych.

5. Wnioski

- Najbardziej podatną na uszkodzenia od przymrozków późnych populacją jodły pospolitej w regionie testowania południowo-wschodnim (drugim) w pierwszym roku wzrostu

był drzewostan wyselekcjonowany z Leśnego Zakładu Doświadczalnego w Krynicy.

- Po sześciu latach wzrostu w regionie testowania południowo-wschodnim (drugim) potomstwo drzewostanów wyselekcjonowanych z nadleśnictw Krasieczyn i Narol (Nr RLMP LP odpowiednio: 11270 i 10995) wykazało się najniższą podatnością na uszkodzenia powodowane przez przymrozki późne.

- Ocena przebiegu reagowania na bodźce środowiska populacji jodły pospolitej w warunkach klimatu górskiego, charakteryzującego się częstym występowaniem przymrozków późnych, wymaga prowadzenia stałego monitoringu warunków mikroklimatycznych występujących na powierzchniach doświadczalnych.

Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

Podziękowania i źródła finansowania

Badania zostały sfinansowane przez Państwowe Gospodarstwo Leśne Lasy Państwowe w ramach projektu badawczego BLP-375.

Literatura

- Aitken S., Adams W.T. 1997. Spring cold hardiness under strong genetic control in Oregon populations of *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*. *Canadian Journal of Forest Research* 27(11): 1773–1780. DOI: 10.1139/cjfr-27-11-1773.
- Aitken S.N., Hannerz M. 2001. Genecology and gene resource management strategies for conifer cold hardiness, w: *Conifer cold hardiness* (eds. F.J. Birgas, S.J. Colombo). Springer Science+Business Media Dordrecht, 23–53. ISBN: 9789048155873.
- Aitken S.N., Whitlock M.C. 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44(1): 367–388. DOI: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135747.
- Andersson B., Fedorkov A. 2004. Longitudinal differences in Scots pine frost hardiness. *Silvae Genetica* 53(2): 76–80.
- Barzdajn W. 2009. Adaptation of different silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances to the conditions of the Sudetes. *Forest Research Papers* 70(1): 49–58.
- Beuker E., Valtonen E., Repo T. 1998. Seasonal variation in the frost hardiness of Scots pine and Norway spruce in old provenance experiments in Finland. *Forest Ecology and Management* 107(1-3): 87–98. DOI: 10.1016/S0378-1127(97)00344-7.
- Danusevicius D., Jonsson A., Eriksson G. 1999. Variation among open-pollinated families of *Picea abies* (L.) Karst. in response to simulated frost desiccation. *Silvae Genetica* 48(3-4): 158–167.
- Dolnicki A., Kuchciński L. 2003. Wstępne badania nad mrozoodpornością jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w Górach Świętokrzyskich. *Sylwan* 8: 84–92.
- Dolnicki A., Kraj W. 1998. Dynamics of frost resistance in various provenances of *Abies grandis* Lindl. *Acta Societatis Botanicae Poloniae* 67(1): 51–58. DOI: <http://dx.doi.org/10.5586/asbp.1998.006>.

- Dormling I. 1982. Frost resistance during bud flushing and shoot elongation in *Picea abies*. *Silva Fennica* 16: 167–177.
- Hannerz M. 1994. Predicting the risk of frost occurrence after budburst of Norway spruce in Sweden. *Silva Fennica* 28(4): 243–249.
- Hanewinkel M., Cullmann D., Schelhaas M.-J., Nabuurs G.-J., Zimmermann N.E. 2012. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3(3): 203–207. DOI: 10.1038/nclimate1687.
- Ivanković M., Marjanović H., Franjic J. 2007. Variability of Silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances in the number of lateral buds on terminal sprout and damage by the late frost. *Periodicum Biologorum* 109(1): 55–59.
- Kempf M., Sabor J. 2009. Ocena zmienności cech adaptacyjnych pięcioletniej jodły pospolitej pochodzeń objętych ochroną na powierzchniach zachowawczych Karpackiego Banku Genów. *Sylwan* 153(10): 651–661.
- Kowalkowski W. 2013. Adaptacja i wzrost potomstwa drzewostanów jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) na uprawie testowej w Nadleśnictwie Złotoryja. *Forestry Letters* 104: 67–74.
- Koźniński Cz. 1974. Przygruntowe przymrozki w Polsce w latach 1963–1972. Poznań–Warszawa, PWN, 52 s.
- Langlet O. 1936. Proveniensfragan i ny belysning. *Skogen* 21(11): 1–8.
- Langlet O. 1971. Two hundred years geneecology. *Taxon* 20(5): 653–721.
- Langvall O. 2011. Impact of climate change, seedling type and provenance on the risk of damage to Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings in Sweden due to early summer frosts. *Scandinavian Journal of Forest Research* 26: 56–63. DOI: 10.1080/02827581.2011.564399.
- Ledig T.F., Kitzmiller J.H. 1992. Genetic strategies for reforestation in the face of global climate change. *Forest Ecology and Management* 50(1-2): 153–169. DOI: 10.1016/j.jenvman.2014.07.030.
- Matyas C., Yeatman C.W. 1992. Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations. *Silvae Genetica* 41: 370–376.
- Oktaba W. 1980. Metody statystyki matematycznej w doświadczeniach. PWN, Warszawa, 488 s.
- Sabor J. 1999. Wartość genetyczna jodły karpackiej. *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej w Krakowie* 61: 29–41.
- Sabor J., Barzdajn W., Blonkowski S., Chałupka W., Fonder W., Giertych M. 2004. Program testowania potomstwa wyłączonych drzewostanów nasiennych, drzew doborowych, plantacji nasiennych i plantacyjnych upraw nasiennych. Dyrekcja Generalna Lasów Państwowych, Warszawa.
- Sarvaš M. 2004. Changes in cold hardiness of silver fir and larch bare-rooted seedlings during autumn and spring. *Journal Forest Science* 50(5): 237–242.
- SAS Institute Inc. 2011. SAS/STAT® 9.3 User's Guide. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Simpson D.G. 1994. Seasonal and geographic origin effects on cold hardiness of white spruce buds, foliage, and stems. *Canadian Journal of Forest Research* 24(5): 1066–1070.
- Skrzyszewska K. 2010. Variability of spring flushing in silver fir (*Abies alba* Mill.) of Polish provenances tested in the Jd PL 86/90 provenance test. *Annals of Warsaw University of Life Sciences – SGGW, Forestry and Wood Technology* 73: 65–73.
- Skrzyszewska K. 2013. Wartość selekcyjna jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) polskich pochodzeń w okresie juvenilnego wzrostu w zróżnicowanych warunkach siedliskowych. *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej w Krakowie* 377: 7–313.
- Szeligowski H., Bolibok L., Buraczyk W., Drozdowski S. 2011. Characteristics of silver fir (*Abies alba* Mill.) in a provenance trial in Rogów. *Forest Research Papers* 72(3): 225–31. DOI 10.2478/v10111-011-0022-9.
- Wieteska S. 2011. Ryzyko występowania przymrozków w polskiej strefie klimatycznej. *Acta Universitatis Lodziensis* 259: 143–157.
- Zielony R., Kliczkowska A. 2012. Regionalizacja przyrodniczo-leśna Polski 2010. Warszawa, Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, 315–328. ISBN: 978-83-61633-62-4.

Wkład autorów

M.K. – zebranie danych i ich analiza statystyczna, przygotowanie manuskryptu, koordynacja prac; Sz.J. – przygotowanie wstępu, zebranie danych, korekta tekstu; J.U. – analiza statystyczna danych, korekta tekstu; P.P. – zebranie danych, korekta tekstu; J.M. – koncepcja i założenia badań; M.M. – redakcja kartograficzna, korekta tekstu.