

GLOBALNE ZMIANY KLIMATU A ROZMNAŻANIE SIĘ DRZEW

Global climate change and tree reproduction

Tomasz A. Pawłowski (Kórnik)

Streszczenie

Globalne zmiany klimatu stanowią zagrożenie dla przetrwania prowadzących osiadły tryb życia roślin, szczególnie wieloletnich, jakimi są drzewa. Zagrożenie występuje zarówno na poziomie gatunków oraz populacji, jak i pojedynczych osobników i dotyczy ono m.in. tak ważnego etapu w życiu rośliny jakim jest rozmnażanie generatywne. W toku ewolucji rośliny wykształciły różne mechanizmy umożliwiające przetrwanie niekorzystnych warunków środowiska, odpowiedzialne za prawidłowy rozwój i kiełkowanie nasion oraz wzrost siewki. Czynnikiem decydującym o prawidłowym przebiegu procesu rozmnażania jest plastyczność wynikająca z relacji genetyki i środowiska. Przystosowania mają podłoże genetyczne, jednak to środowisko jest czynnikiem decydującym, czy mechanizm adaptacyjny spełni swe zadanie i roślina wykształci zdrowe nasiona i siewki, czy przekroczone zostaną ramy tolerancji skutkując zaburzeniami w procesie rozmnażania. Pojawienie się prac badających zależności pomiędzy rozmnażaniem się drzew a ociepleniem klimatu przyczynia się do zrozumienia mechanizmów adaptacyjnych drzew.

Abstract

Global climate change is a threat to the survival of a settled organisms as are the plants, especially perennial trees. The threat occurs at the level of species, population and individuals and it concerns such an important stage in the life of the plant as generative reproduction. In the course of evolution, plants have developed various mechanisms enabling the survival in unfavourable environmental conditions, responsible for the proper seed development, germination and seedling establishment. The decisive factor in the correct course of the reproductive process is plasticity resulting from the relationship between genetics and the environment. Adaptations have a genetic basis but the environment determines whether the adaptation mechanism will fulfil its task and the plant will produce healthy seeds and seedlings or whether the tolerance limits will be exceeded, resulting in disturbances in the reproductive process. The emergence of studies investigating the relationship between tree reproduction and global warming contributes to understanding tree adaptation mechanisms.

Rozmnażanie się drzew z nasion zależne jest od wielu czynników związanych z właściwościami genetycznymi rośliny oraz środowiskiem. Nasiona pochodzące z roślin rosnących w miejscach różnych pod względem położenia, np. szerokości geograficznej czy wysokości nad poziomem morza, różnią się właściwościami fizjologicznymi, takimi jak głębokość spoczynku, żywotność, zdolność kiełkowania itd. Dłuższy czas bytowania w określonej strefie klimatycznej czy niszy ekologicznej powoduje adaptację

do jej warunków, co może rodzić trudności w sytuacji zmian środowiska, szczególnie o tak gwałtownym przebiegu, jakie są obserwowane obecnie. Mimo pewnej plastyczności populacji, ocieplenie klimatu i towarzysząca mu susza mogą spowodować zaburzenia w generatywnym rozmnażaniu się drzew. Opracowane do tej pory modele wpływu zmian klimatu na zasięgi występowania drzew w Polsce wskazują na zagrożenia, jakie mogą się pojawić dla ważnych gatunków lasotwórczych, takich jak świerk pospolity

czy sosna zwyczajna [4]. Negatywny wpływ dotyczy między innymi fazy generatywnej rozwoju drzew i objawia się zaburzeniami w powstawaniu prawidłowych gamet, zapyleń, rozwoju, spoczynku oraz kiełkowaniu nasion.

Rozwój nasion

Na formowanie się nasion, obfitość owocowania i kiełkowanie nasion mają wpływ warunki środowiskowe panujące podczas rozwoju nasion na roślinie rodzicielskiej. Zarówno temperatura, jak i opady atmosferyczne panujące podczas tych faz reprodukcyjnych kształtują jakość nasion. Plastyczność fenotypowa nasion jest czynnikiem decydującym o występowaniu danego gatunku, co z kolei może determinować jego trwałość w przyszłych warunkach klimatycznych w danej niszy ekologicznej. Zmiany temperatury podczas rozwoju nasion mogą znacząco wpłynąć na stan spoczynku nasion, kiełkowanie i jakość siewek. Zastosowanie w badaniach Dewan i wsp. [3] wyższej (o 10°C) temperatury oddziałującej na roślinę rodzicielską zmniejszyło sukces kiełkowania nasion topoli czarnej (*Populus nigra* L.), co pokazało, że warunki środowiska doświadczane przez roślinę rodzicielską wpływają na kiełkowanie nasion, a reakcje fenologiczne (wzrost i rozwój pąków) obserwowane u rocznych siewek sugerują istnienie pamięci o temperaturze panującej podczas dojrzwania nasion. Roczne siewki pochodzące z nasion pobranych z drzew rosnących w chłodnym środowisku były wyższe oraz wykazywały wcześniejsze pękanie i późniejsze zawiązywanie pąków niż siewki pochodzące z ciepłego środowiska.

Wpływ klimatu na roślinę rodzicielską ma znaczenie dla występowania lat obfitego owocowania drzew. Stwierdzono, że ocieplenie klimatu na przestrzeni ostatnich czterech dziesięcioleci spowodowało zwiększenie produkcji nasion buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.), przy jednoczesnym zmniejszeniu zmienności produkcji nasion między latami [2]. W badaniach prowadzonych w Instytucie Dendrologii PAN [10] stwierdzono zależność pomiędzy wielkością owocowania buka zwyczajnego, temperaturą powietrza i suszą panującą w roku poprzednim. W 2019 roku zaobserwowano bardzo obfite owocowanie buka zwyczajnego na północy Polski, natomiast bardzo małe na południu Polski. Jedną z możliwych przyczyn tego zjawiska mógł być wpływ warunków klimatycznych, tzn. niższej temperatury i wyższej sumy opadów notowanych na północy Polski w 2018 i 2019 roku w porównaniu z jej częścią południową. Z pewnością nie pozostało to bez

znaczenia dla wykształcenia części generatywnych drzew i tworzenia się nasion. Dane te są zbieżne z obserwacją mówiącą o tym, że ekstremalne letnie upały i susza prowadzą do zamierania zawiązków owoców u buka [8]. Obserwowano także, że wpływ na owocowanie drzew mają różnice temperatur między dwoma poprzedzającymi latami [6]. Wydaje się przy tym, że niewielki wzrost temperatur może być korzystny dla owocowania drzew. Chociaż buk wykazuje duże możliwości adaptacyjne oraz zdolność zmiany zasięgu, to prognozowane zmiany klimatu mogą zaburzyć prawidłowy rozwój i kiełkowanie nasion, a wówczas jego występowanie może być zagrożone. Wydaje się, że lepiej przystosowany do zachodzących zmian klimatycznych jest dąb szypułkowy (*Quercus robur* L.), który, jeśli chodzi o kiełkowanie nasion, wykazuje się dużą plastycznością w różnych warunkach środowiska [10].

Wpływ zmieniającego się klimatu, a dokładniej wpływ wzrostu częstotliwości występowania ekstremalnych susz, zaobserwowano w przypadku rozmnażania się sosny pinii (*Pinus pinea* L.) [7]. Stwierdzono znaczącą zależność między opadami deszczu i temperaturą w kluczowych okresach 4-letniego cyklu rozwojowego szyszek. Ograniczony dostęp wody wpłynął negatywnie na przetrwanie szyszek w pierwszych dwóch latach ich rozwoju oraz średni ciężar szyszki w ostatnim, trzecim roku dojrzwania, co spowodowało zmniejszenie liczby i jakości wyprodukowanych nasion. Zaobserwowany w ciągu ostatnich 40 lat trend spadku liczby prawidłowo wykształconych szyszek i nasion jest konsekwencją ocieplania się oraz coraz bardziej suchego klimatu.

Ilość prac opisujących reakcje drzew na zachodzące zmiany klimatu z roku na rok powiększa się, ale potrzebne są dalsze i szersze badania w celu lepszego zrozumienia mechanizmów tłumaczących wpływ środowiska na roślinę rodzicielską i w konsekwencji na nasiona i siewki.

Kiełkowanie nasion

Badanie zróżnicowania populacji w odniesieniu do kiełkowania nasion w odpowiedzi na gradienty środowiskowe i geograficzne jest ważnym narzędziem pozwalającym zrozumieć, w jaki sposób rośliny dostosowują się do warunków środowiskowych oraz przewidzieć sposób kształtowania się dynamiki populacji w różnych scenariuszach zmian klimatu. Z badań wynika, że pochodzenie nasion i wpływ temperatury są głównymi czynnikami warunkującymi zmienność kiełkowania. Doświadczenia przeprowadzone na nasionach różnych gatunków drzew pokazały,

że bardziej wrażliwe na temperaturę panującą w trakcie kiełkowania są nasiona drzew pochodzących z wyższych szerokości geograficznych i prawdopodobnie skorzystałyby na wzroście temperatury, co skutkowałoby poprawą zdolności oraz krótszym czasem kiełkowania. Badania różnych gatunków sosen przeprowadzone w Hiszpanii przez Escudero i wsp. [5] pokazały, że nasiona różnią się parametrami kiełkowania pomiędzy populacjami rosnącymi w różnych warunkach klimatycznych. Górskie sosny (*Pinus nigra* i *P. sylvestris* L.) kiełkowały szybko w szerokim zakresie temperatur i światła, co sugeruje, że są najbardziej odporne i plastyczne. Różnice międzypopulacyjne były w tym przypadku nieistotne. Natomiast nasiona gatunków nizinnych (*P. halepensis* Mill., *P. pinaster* Aiton, *P. pinea* i *P. canariensis* C. Smith) dobrze kiełkowały jedynie w niskich temperaturach. Istniały przy tym międzypopulacyjne różnice w kiełkowaniu nasion. Badania te pokazały, że zmienność międzypopulacyjna była głównym źródłem zmienności w kiełkowaniu nasion. Różnice pomiędzy populacjami były wynikiem oddziaływania środowiska na roślinę rodzicielską oraz genotypu rodzicielskiego. Wynikająca z tego plastyczność jest ważną cechą umożliwiającą przetrwanie gatunku rosnącego w nieprzewidywalnych warunkach środowiska.

Badania przeprowadzone przez Ulbrichovą i wsp. [11] na nasionach świerka pospolitego (*Picea abies* H. Karst) pochodzących z lat 1973–2015 wykazały obniżenie się masy, żywotności oraz zdolności kiełkowania nasion związane z ocieplającym się klimatem. Wykazano także ujemną korelację pomiędzy energią kiełkowania a średnimi temperaturami panującymi w okresie od marca do sierpnia w roku dojrzewania nasion. Zmiany klimatyczne są przyczyną pogarszania się jakości nasion, co w konsekwencji może obniżyć jakość wyrastających z nich drzew i razem z innymi czynnikami, np. gradacją kornika drukarza, stać się powodem obumierania lasów.

Zmiany zasięgów

Hipoteza ograniczania rozmnażania się roślin do granicy zasięgu postuluje, że procesy reprodukcyjne, takie jak produkcja nasion i ich rozsiewanie, zachodzą wyłącznie w obrębie środowiska wyznaczonego przez dotychczasowe granice [9]. Pojawienie się nowych osobników poza istniejącymi granicami jest w tym kontekście ograniczone. Zgodnie z tą hipotezą uważa się też, że nasiona z populacji centralnych będą miały wyższą zdolność kiełkowania, ponieważ warunki środowiskowe w centrum są bardziej ko-

rzystne i stabilne niż na granicy zasięgu geograficznego gatunku [1]. Jednak to zjawisko nie zawsze ma miejsce. Czasami zdolność kiełkowania nasion jest niższa w populacjach centralnych niż w populacjach krańcowych [12]. Wyższa zdolność kiełkowania nasion drzew populacji krańcowych może być skuteczną strategią przetrwania gatunków i ekspansji populacji na granicy rozmieszczenia geograficznego gatunku. Jednocześnie taka strategia zabezpiecza przed niekorzystnymi warunkami środowiska panującymi na granicy zasięgu, w tym zmianami związanymi z ociepleniem klimatu. Opierając się na prognozowanych zmianach zasięgu niektórych gatunków drzew w Polsce wskutek zmian klimatycznych wydaje się, że taka strategia może być jednak niewystarczająca, aby gatunki utrzymały się w dotychczasowych granicach zasięgu. Z drugiej strony granicę zasięgów mogą też poszerzyć się w związku z pojawieniem się korzystnych warunków dla rozmnażania się drzew w obszarach przygranicznych, co jest np. obserwowane w przypadku buka zwyczajnego, zasiedlającego coraz wyższe partie gór.

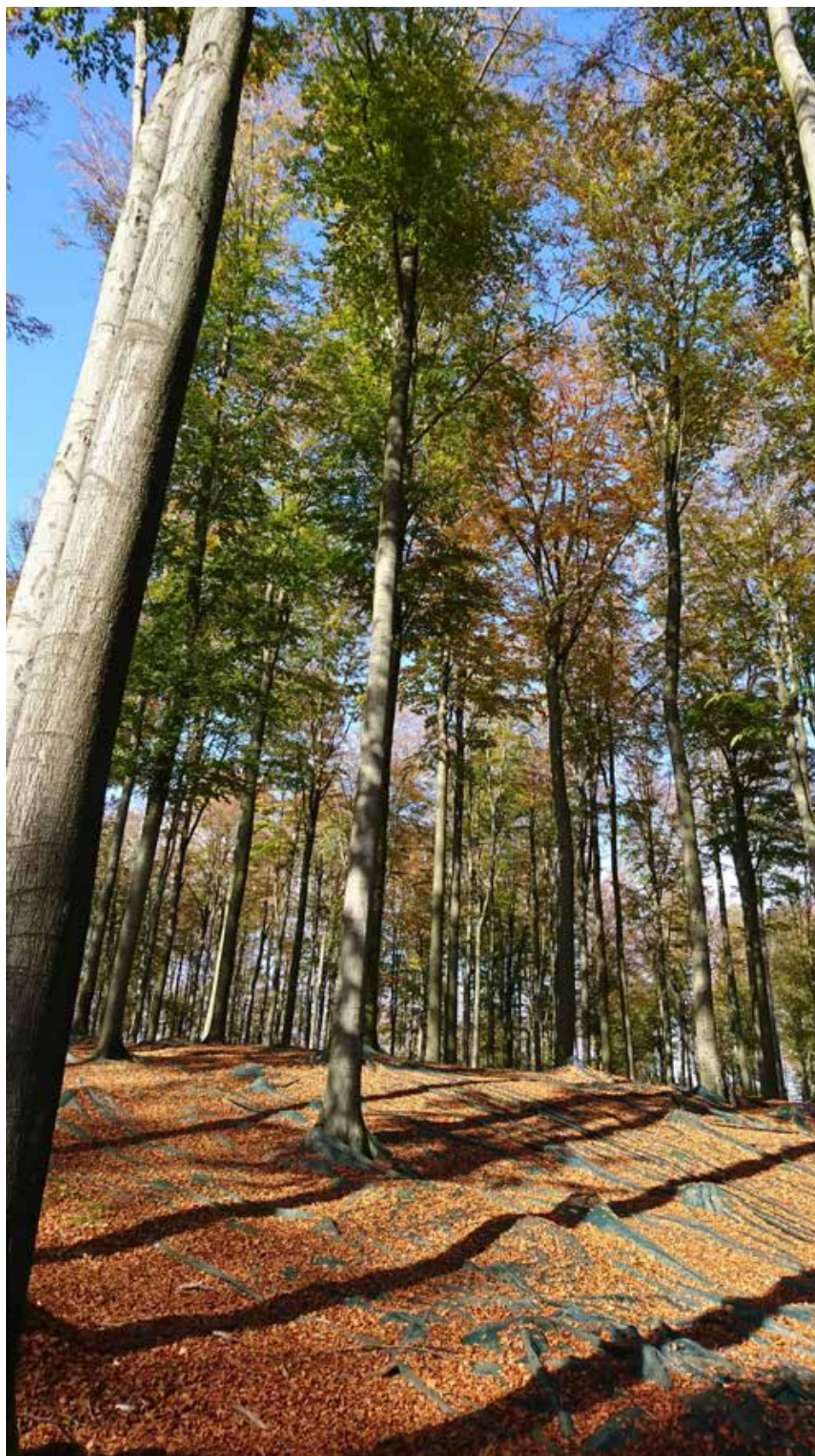
Co dalej?

Zmiany klimatu mogą okazać się korzystne dla niektórych gatunków drzew, umożliwiając opanowanie nowych nisz ekologicznych, mogą też być sprzyjające dla tych, które do tej pory miały niedogodne warunki do wytwarzania i kiełkowania nasion w naszym klimacie. Ocieplenie klimatu może zwiększyć zdolność kiełkowania i przeżywalność nasion gatunków drzew charakteryzujących się plastycznością. Wydaje się jednak, że wraz z pogłębianiem się niekorzystnych zmian klimatycznych, w wyniku przekroczeniu barier tolerancji dla danego gatunku, wykształcone mechanizmy adaptacyjne związane z rozmnażaniem się roślin drzewiastych mogą przestać działać, prowadząc w konsekwencji do zanikania gatunków.

Z punktu widzenia gospodarki leśnej należy podkreślić znaczenie wyboru takich źródeł nasion, które zapewnią przyszłym pokoleniom dobre dostosowanie do dynamicznie zmieniającego się klimatu. Ważny jest wybór nasion (np. do produkcji szkółkarskiej) z bardziej plastycznych populacji. Jest to szczególnie ważne w tych regionach, gdzie zmienione warunki środowiskowe powodują problemy z przetrwaniem drzew, związane między innymi z przekraczaniem warunków dogodnych dla ich rozmnażania. Konieczne wydaje się w tym celu kontynuowanie oraz przeprowadzenie nowych eksperymentów w warunkach naturalnych nad wpływem klimatu na rozwój i kieł-

kowanie nasion, co umożliwi określenie zależności pomiędzy rozmnażaniem się drzew z nasion a ocie-

plenieniem klimatu i ułatwi wybór odpowiednich, bardziej plastycznych populacji oraz gatunków.



Ryc. 1. Zbiór nasion buka zwyczajnego (*Fagus sylvatica* L.) na rozłożonych pod drzewami siatkach. Fot. T. A. Pawłowski, 2019, Łagów.

Bibliografia

1. Abeli T., Gentili R., Mondoni A., Orsenigo S., Rossi G. (2014). Effects of marginality on plant population performance. *Journal of Biogeography* 41:239–249.
2. Bogdziewicz M., Kelly D., Thomas P.A., Lagueard J.G.A., Hacket-Pain A. (2020). Climate warming disrupts mast seeding and its fitness benefits in European beech. *Nature Plants*, 6: 88–94.
3. Dewan S., Vander Mijnsbrugge K., De Frenne P., Steenackers M., Michiels B., Verheyen K. (2018). Maternal temperature during seed maturation affects seed germination and timing of bud set in seedlings of European black poplar. *Forest Ecology and Management*, 410: 126–135.
4. Dyderski M. K., Paż S., Frelich L. E., Jagodziński A. M. (2018). How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Global Change Biology*, 24: 1150–1163.
5. Escudero A., Perez-Garcia F., Luzuriaga A. L. (2002). Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. *Seed Science Research*, 12: 261–271.
6. Kelly D., Geldenhuis A., James A., Holland E.P., Plank M.J., Brockie R.E., Cowan P.E., Harper G.A., Lee W.G., Maitland M.J., et al. (2013). Of mast and mean: differential-temperature cue makes mast seeding insensitive to climate change. *Ecology Letters*, 16: 90–98.
7. Mutke S., Gordo J., Gil L. (2005). Variability of mediterranean stone pine cone production: yield loss as response to climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 132: 263–272.
8. Nussbaumer A., Meusburger K., Schmitt M., Waldner P., Gehrig R., Haeni M., Rigling A., Brunner I., Thimonier A. (2020). Extreme summer heat and drought lead to early fruit abortion in European beech. *Scientific Reports*, 10: 5334.
9. Sagarin R.D., Gaines S.D. (2002) The ‘abundant centre’ distribution: to what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5:137–147.
10. Suszka B., Muller C., Bonnet-Masimbert M. (1996). *Seeds of forest broadleaves. From harvest to sowing.* Paris, INRA.
11. Ulbrichová I., Podrázský V., Beran F., Zahradník D., Fulín M., Procházka J., Kubeček J. (2015). *Picea abies* provenance test in the Czech Republic after 36 years - Central European provenances. *Journal of Forest Science*, 61: 465–477.
12. Wu H., Wang S., Wei X., Jiang M. (2019). Sensitivity of seed germination to temperature of a relict tree species from different origins along latitudinal and altitudinal gradients: implications for response to climate change. *Trees*, 33: 1435–1445.