

MECHANIZMY PÔSOBENIA SUCHA NA FYZIOLOGIU DREVÍN: POŠKODENIE A ODOLNOSŤ

Daniel Kurjak • Jaroslav Kmeť

Kurjak, D., Kmeť, J.: Impact of drought on physiology of trees: mechanisms of damage and resistance. APOL, 2022, vol. 3, no. 2, p. 125–129.

Abstract: Recently, the pressure on forest ecosystems is gradually increasing and according to models for Europe, the climate will be even more severe in future. The increase in temperature is expected to lead to intense and more frequent summer droughts. Moreover, combinations of heat and drought stress may cause a further decrease in the vitality and competitive ability of forest ecosystems. There are two main possible reasons for drought-related mortality: carbon starvation and hydraulic failure. The photosynthetic performance is crucial as it influences basically all physiological processes. Stomatal activity is connected to both: assimilation of CO₂ and ability to survive during a drought period. The maintenance of supply capacity of the hydraulic system depends on the ability of species to resist embolism at the highly negative pressure caused by soil water deficit. We discuss above mentioned physiological mechanisms in more detail in this review paper.

Key words: drought stress; tree mortality; water potential; cavitation; carbon starvation; stomatal adjustment

Úvod

Termín klimatická zmena sa stal za posledných niekoľko dekád akýmsi klišé, ktoré je opakované tak často, že ľudia nezriedka prestali vnímať skutočný obsah a rozsah problémov, ktoré nás v budúcnosti pravdepodobne čakajú. Sucho a vlny horúčav sú medzi najdôležitejšími dopadmi a v súvislosti s týmito zmenami dochádza k výraznému nárastu mortality v lesných porastoch. Satelitné snímky ukazujú, že v temperátnych lesoch Európy je odumieranie korún lesných porastov za ostatných 30 rokov takmer dvojnásobné, pričom mortalita narástla v priemere o 2,4 % ročne. Ďalšou zlou správou je, že Slovensko malo jedny z najhorších čísel mortality (4,1 %) v rámci siedmich hodnotených európskych krajín (Senf et al. 2018). Hodnotené bolo pritom obdobie 1984 až 2016 a aj keď do tohto obdobia spadá leto 2003, ktoré bolo v tom čase považované za najsuchšie leto v Európe za posledných takmer 500 rokov (Orth et al. 2016), dnes už vieme, že nasledovalo extrémne sucho v roku 2018. A žiaľ, už teraz je jasné, že rok 2022 prekoná všetky extrémy za posledné storočia.

Otázka budúcnosti lesov a potenciálu jednotlivých druhov na prekonanie sucha je preto mimoriadne aktuálna. Zovšeobecnenie poznatkov je pritom mimoriadne náročné vzhľadom na veľkú medzidruhovú aj vnútrodruhovú variabilitu. Navyše, dreviny sú organizmami špecifickými svojou dlhovekosťou. Zjednodušene sa dá povedať, že rýchlejší rast a vyšší vzrast poskytuje rastlinám kompetičnú výhodu v boji o svetlo, ktoré je zdrojom energie. Taktiež sú vysoko rastúce stromy robustné organizmy s pomerne silnými mechanizmami rezistencie voči okolitým vplyvom. Na strane druhej sú však vyššie stromy viac náchylné na poškodenie suchom (Brodribb et al. 2020), keďže nároky na množstvo vody a živín, ako aj dĺžka transportných dráh je rádovo vyššie napr. v porovnaní s krami. Ďalšou významnou otázkou je schopnosť regenerácie jedincov, resp. udržanie stability celého ekosystému v podmienkach rozsiahlejšieho poškodenia.

Prežívanie drevín budú v budúcnosti určovať viaceré chronicky známe environmentálne faktory (zrážky, teplota, vlhkosť vzduchu, koncentrácia CO₂, žiarenie, typ pôdy) aj biologické faktory (plocha

listov, ochlpenie listov, hĺbka koreňov, zásoba vody v kmeni, hustota porastov...). Menej sa však hovorí o detailných mikroskopických štruktúrach, ktoré často unikajú našej pozornosti. Pritom je dôkladné porozumenie fyziológii kľúčové v podmienkach, ktoré prinášajú neustálu zmenu a nové problémy. Práve rozdiely na úrovni fyziologických procesov do značnej miery určujú, či rastlina odumrie, alebo prežije.

Kľúčové fyziologické procesy v podmienkach sucha

Sucho a stres všeobecne ovplyvňujú celú plejádu fyziologických procesov, vo všeobecnosti sú však tri najvýznamnejšie, ktoré nie je možné hodnotiť voľným okom a budeme im venovať väčšiu pozornosť: vodný potenciál, prieduchová vodivosť, transport vody cez vodivé pletivá.

Od hodnoty **vodného potenciálu** (Ψ) závisí schopnosť rastliny prijímať vodu z pôdy, preto je veľmi dôležitým parametrom pri hodnotení fyziologického stavu rastliny v podmienkach stresu zo sucha. Gradient Ψ tiež podmieňuje pohyb vody v rastline, pričom tá tečie s miest s menej zápornými hodnotami do miest s viac zápornými hodnotami Ψ .

Vodný potenciál charakterizuje voľnú energiu vody v systéme. Je definovaný ako rozdiel chemického potenciálu vody v rastlinnom pletive a chemického potenciálu destilovanej vody. Keďže najväčšiu voľnú energiu má čistá destilovaná voda (ktorej Ψ je nula), výsledný vodný potenciál v rastlinnom pletive má zápornú hodnotu a uvádza sa v jednotkách tlaku (MPa). Molekuly vody sa pohybujú z prostredia s vyšším chemickým potenciálom do prostredia s nižším chemickým potenciálom a to v celom systéme pôda – rastlina – atmosféra. K zníženiu chemického potenciálu vody môže dochádzať samotnou stratou vody, ako aj zvyšovaním koncentrácie osmoticky aktívnych látok v bunkách (Ditmarová et al. 2010; Jamnická et al. 2019).

S klesajúcim množstvom dostupnej vody dochádza k postupnému **uzatváraniu prieduchov** (mikroskopických otvorov na listoch), vďaka čomu rastlina reguluje ďalšie straty vody. Denná spotreba vody stromom sa v optimálnych podmienkach môže pohybovať v stovkách litrov. Pri epizódach sucha sa však množstvo vody odparenej rastlinou môže znížiť na zlomok týchto hodnôt (Kurjak et al. 2012). Na druhej strane, prieduchmi prúdi do listu CO_2 , takže po ich uzavretí neprebíha asimilácia uhlíka. Navyše, listy sa nemôžu efektívne ochladzovať ich teplota môže dosahovať teploty nad 40° (Schuldt et al. 2020). Uzatvorenie prieduchov tak môže priamo či nepriamo viesť ku kaskáde ďalších reakcií: zvýšeniu fotorespirácie, k oxidatívne stresu, poškodeniu membrán chloroplastov (Kurjak et al. 2019) a pod. Samozrejme, aj pri úplne zatvorených prieduchoch sa voda stráca cez drobné netesnosti prieduchových štrbín, cez impregnujúcu vrstvu kutikuly listov, resp. cez ostatné pletivá, čo môže pri dlhodobom suchu viesť k ďalšiemu poškodeniu. Výsledky súčasného výskumu navyše ukazujú, že keď je sucho kombinované s veľmi vysokými teplotami, rapídne narastá vodivosť kutikuly pre vodné pary. To by znamenalo, že najúčinnnejšie nástroje, ktoré rastliny majú pre zachovanie zásob vody, by mali v zmenených podmienkach výrazne nižšiu účinnosť. Čo ďalšie teda hrozí pri postupujúcej dehydratácii?

Voda je v rastline transportovaná od koreňov do koruny cez drevnú časť cievnych zväzkov – xylém. V situácii, keď strata vody pokračuje pozvoľna aj po uzavretí prieduchov a vodný potenciál vo vodivých pletivách dosahuje silno negatívne hodnoty, môže dôjsť k nasatiu vzduchovej bubliny cez bunkovú stenu do buniek xylému (v procese nazývanom kavitácia). Vzduchová bublina blokuje priechodnosť cez cievu a vzniká **embolizácia vodivých pletív**. Tento jav nie je pre rastlinu život ohrozujúci, ak je embolizované malé množstvo ciev resp. cievic. Najčastejšie sa za akúsi pomyselnú kritickú hranicu pre prežitie označuje 50%-ná strata vodivosti pri ihličnanoch a 88%-ná strata vodivosti pri listnatých drevinách (Schuldt et al. 2020). Táto hodnota je samozrejme orientačná a výnimočne môžu stromy prežiť aj takéto poškodenie (v závislosti od veku a podmienok prostredia). Rovnako tak menšie poškodenie prežiť nemusia, ak sú následne vystavené iným stresujúcim faktorom.

Kritické hodnoty tlaku, pri ktorom dochádza k významnej miere embolizácie, sa výrazne líšia medzi druhmi drevín. V minulosti sa stres so suchom spájal najmä so smrekovými porastami, ktoré však podľa dostupných dát majú vyššiu odolnosť cievneho systému ako napríklad buk alebo borovica.

Na druhej strane, prieduchy buka citlivejšie reagujú na suchu a hlboký koreňový systém umožňuje prístup vody aj v podmienkach, kedy by už pri smreku došlo k fatálnemu zlyhaniu transportu. Ako vidieť z tohto príkladu, prežitie určuje mix viacerých premenných. Z tohto hľadiska sa ako najodolnejší javí dub, ktorý má vysokú odolnosť ciev voči embolizácii aj hlboký koreňový systém. Napriek tomu sme v minulosti zaznamenali aj poškodenie dubových porastov a čoraz výraznejší tlak biotických škodlivých činiteľov (Kubov et al. 2020). Na opačnej strane spektra sa extrémne vysokou citlivosťou cievneho systému vyznačujú napr. orech a jelše. Samozrejme, najohrozenejšie sú vždy časti koruny, ktoré sú najviac vzdialené od koreňov a výtlak proti gravitácii je rizikovejší s narastajúcou výškou transportu.

Odumieranie stromov alebo regenerácia a prispôbenie?

Ako už bolo naznačené, 2 najčastejšie diskutované mechanizmy vedúce k mortalite sú „vyhladovanie“ kvôli dlhodobo uzavretým prieduchom a vyčerpaniu rezerv neštruktúrnych karbohydrátov, alebo úplné zlyhanie transportu vody (Sevanto et al. 2014). Ak je sucho extrémne silné, väčším rizikom je zlyhanie transportu, ak sucho trvá dlhodobo, hrozí aj pri odolných druhoch vyhladovanie a pozvoľnejšie chradnutie. Navyše, tieto mechanizmy sa môžu prekrývať. Silné poškodenie vodivých dráh je možné vykompenzovať tvorbou nového dreva, tento proces je však energeticky veľmi náročný a môže viesť k drastickému zníženiu množstva zásobných látok. Taktiež, menšia zásoba zásobných látok znemožňuje efektívnu osmo-reguláciu. Za takýchto okolností sa v ekosystémoch vždy zvyšuje riziko premnoženia biotických činiteľov, keďže obranné mechanizmy vyčerpaného stromu sú do značnej miery narušené.

Snáď najviditeľnejším spôsobom obrany stromov je predčasné zhadzovanie listov. V tomto ohľade majú opadávané dreviny výhodu. Nesporne však aj „riadené“ opadnutie vedie k skráteniu obdobia, počas ktorého strom môže využiť asimilačný aparát, pričom do jeho vytvorenia investoval na jar nemálo energie. K redukcii listovej plochy môže dôjsť zlyhaním vedenia vody cez stopku listu (Hochberg et al. 2017), alebo poškodením v dôsledku prehriatia a oxidatívneho stresu (Juvany et al. 2013). Otázkou teda ostáva, či zhodenie listov je spôsobom, ako zabrániť rozširovaniu kavitácií v cievach, alebo už dôsledok zlyhania transportu vody. Ako uvádzajú Schuldt et al. (2020), bukové listy, ktoré boli depigmentované a predčasne zhodené začiatkom augusta 2018, obsahovali podobné množstvo dusíka ako opad z predchádzajúcej jesene. To naznačuje skôr riadený fyziologický proces, než náhle zlyhanie vitálnych funkcií. Napriek tomu však autori zaznamenali aj výrazné poškodenie vodivých pletív. Stromy v takýchto podmienkach žijú „na hrane“ prežitia a v prípade silného sucha z roku 2018 došlo k zhadzovaniu listov príliš neskoro, alebo nezabezpečilo dostatočnú ochranu pletív pri postupujúcej dehydratácii cez ostatné časti rastliny. Pozitívnu správou je, že napriek evidovanému poškodeniu nejavila väčšina predčasne opadávajúcich stromov v roku 2019 vizuálne známky poškodenia koruny a mortalita poškodených stromov bola len 1,3 %.

Ďalšou dôležitou otázkou je preto schopnosť regenerácie a prispôbenie sa extrémnym podmienkam v budúcnosti. Meranie prietoku pod veľkým tlakom bez narušenia spojitého systému organizmu je však problematické a existujú intenzívne diskusie o tom, či embolizované cievy/cievce môžu zregenerovať. Niektoré práce (Klein et al. 2018) uvádzajú, že ku kavitáciám môže dochádzať na dennej báze a v noci dochádza k regenerácii (vytesneniu vzduchových bublín). Iné práce uvádzajú, že obnovenie funkčnosti vodivých elementov nie je možné a k náprave dochádza vytvorením nových buniek xylému. Aj v nedávnej minulosti poprední špecialisti v problematike poškodenia vodivých pletív používali veľmi opatrné formulácie, ako napr.: „Fatálne dôsledky embolizácie vodivých pletív sa dostavia, len ak cievy/cievce ostanú zablokované aj po nasýtení pôdy vodou“ (Schuldt et al. 2020). Niektoré vyjadrenia sú už jednoznačnejšie: „Zrážky po období sucha umožňujú stromom, ktoré neutrpeli katastrofické zlyhanie xylémového transportu, nahradiť suchom poškodený xylém vytvorením nových pletív“ (Brodribb et al. 2020). Najnovšie výsledky však žiaľ potvrdzujú, že embolizované pletivá v roku 2019 (po lete 2018) neobnovili svoju funkčnosť a redukcia transportu vody bola kompenzovaná vytvorením menšej listovej plochy (Arend et al. 2022). Z toho možno usudzovať, že úplná regenerácia môže trvať mesiace aj roky a každá ďalšia epizóda sucha zvyšuje riziko odumretia.

Napriek všetkému, čo bolo uvedené, existujú však aj viaceré pozitívne signály. Pre populácie buka bola zistená pomerne vysoká genetická variabilita v odolnosti voči kavitáciám (Wortemann et al. 2011; Hajek et al. 2016). Prenos sadbového materiálu z oblastí, ktoré boli v minulosti častejšie vystavené stresu zo sucha, by mohol byť jedným z riešení pre zmiernenie dopadov klimatickej zmeny. Navyše, ďalšie štúdie potvrdili relatívne výrazné prispôsobenie sa stresujúcemu prostrediu už v pomerne krátkom čase. Napr. zhruba 20-ročné buky rovnakého pôvodu vykazovali vyššiu odolnosť primárnej fázy fotosyntézy voči vysokým teplotám (Kurjak et al. 2019), keď rástli na suchšej ploche. Taktiež hustota a veľkosť prieduchov bola rozdielna pre rôzne populácie buka aj plochy výsadby (Petřík et al. 2020) a dokonca bola preukázaná reakcia na počasie v predchádzajúcej vegetačnej sezóne (Petřík et al. 2022). Stromy teda v niektorých významných znakoch vykazujú vysokú fenotypovú plasticitu, čo dáva určité predpoklady pre čiastočné prispôsobenie v zhoršujúcich sa podmienkach pre rast.

Záver

V súčasnosti je potrebné priznať, že otázkou už nie je, či sa lesy Európy, ako ich poznali a obdivovali predchádzajúce generácie, zmenia. Otázkou je skôr v ktorých oblastiach a aká veľká bude zmena. Je dôležité, aby sme čo najlepšie porozumeli komplexnosti problému a neočakávali rýchle a jednoduché riešenia. Každopádne, odumieraním stromov nezaniká les a zmeny so sebou vždy prinášajú zánik starého, ale aj vznik niečoho nového.

V oblasti fyziológie bude mimoriadne dôležité čo najskôr odhadnúť schopnosť regenerácie jednotlivých druhov po extrémnych udalostiach, ale tiež zaujať stanovisko k využitiu nepôvodných populácií drevín, či dokonca k využitiu introdukovaných druhov vo vybraných oblastiach. Na dátach založenému rozhodovaniu, by mali napomôcť aj výsledky a ďalší podrobnejší výskum vo viacerých oblastiach: zmeranie minimálnych strát vody pri zatvorených prieduchoch v rôznych teplotách, spresnenie miery krátkodobej aklimácie či dlhodobej adaptácie pri jednotlivých druhoch cez podrobnejší provenienčný výskum a tiež spresnenie reakcií drevín rôzneho veku a vzhľadu.

Podakovanie: Uvedená práca vznikla s podporou projektu VEGA č. 1/0535/20.

Použitá literatúra

- Arend, M., Link, R. M., Zahnd, C., Hoch, G., Schuldt, B., Kahmen, A., 2022: Lack of hydraulic recovery as a cause of post-drought foliage reduction and canopy decline in European beech. *New Phytologist*, 234:1195–1205.
- Brodribb, T., Powers, J., Cochard, H., Choat, B., 2020: Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, 368:261–266.
- Ditmarová, L., Kurjak, D., Palmroth, S., Kmeř, J., Střelcová, K., 2010: Physiological responses of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings to drought stress. *Tree Physiology*, 30:205–213.
- Hajek, P., Kurjak, D., von Wühlisch, G., Delzon, S., Schuldt, B., 2016: Intraspecific Variation in Wood Anatomical, Hydraulic, and Foliar Traits in Ten European Beech Provenances Differing in Growth Yield. *Frontiers in Plant Science* 7 [online]
- Hochberg, U., Windt, C. W., Ponomarenko, A., Zhang, Y.-J., Gersony, J., Rockwell, F. E., Holbrook, N. M., 2017: Stomatal Closure, Basal Leaf Embolism, and Shedding Protect the Hydraulic Integrity of Grape Stems. *Plant Physiology*, 174:764–775.
- Jamnická, G., Fleischer, P., Konôpková, A., Pšidová, E., Kučerová, J., Kurjak, D., Živčák, M., Ditmarová, L., 2019: Norway Spruce (*Picea abies* L.) Provenances Use Different Physiological Strategies to Cope with Water Deficit. *Forests*, 10:651.
- Juvany, M., Müller, M., Munné-Bosch, S., 2013: Photo-oxidative stress in emerging and senescing leaves: a mirror image? *Journal of Experimental Botany*, 64:3087–3098.

- Klein, T., Zeppel, M. J. B., Anderegg, W. R. L., Bloemen, J., De Kauwe, M. G., Hudson, P., Ruehr, N. K., Powell, T. L., von Arx, G., Nardini, A., 2018: Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecological Research*, 33:839–855.
- Kubov, M., Fleischer, P., Rozkošný, J., Kurjak, D., Konôpková, A., Galko, J., Húdoková, H., Lalík, M., Rell, S., Pittner, J., Fleischer, P., 2020: Drought or Severe Drought? Hemiparasitic Yellow Mistletoe (*Loranthus europaeus*) Amplifies Drought Stress in Sessile Oak Trees (*Quercus petraea*) by Altering Water Status and Physiological Responses. *Water*, 12:2985.
- Kurjak, D., Konôpková, A., Kmeť, J., Macková, M., Frýdl, J., Živčák, M., Palmroth, S., Ditmarová, L., Gömöry, D., 2019: Variation in the performance and thermostability of photosystem II in European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances is influenced more by acclimation than by adaptation. *European Journal of Forest Research*, 138:79–92.
- Kurjak, D., Štrélcová, K., Ditmarová, L., Priwitzer, T., Kmeť, J., Homolák, M., Pichler, V., 2012: Physiological response of irrigated and non-irrigated Norway spruce trees as a consequence of drought in field conditions. *European Journal of Forest Research*, 131:1737–1746.
- Orth, R., Vogel, M. M., Luterbacher, J., Pfister, C., Seneviratne, S. I., 2016: Did European temperatures in 1540 exceed present-day records? *Environmental Research Letters*, 11:114021.
- Petrík, P., Petek, A., Konôpková, A., Bosela, M., Fleischer, P., Frýdl, J., Kurjak, D., 2020: Stomatal and Leaf Morphology Response of European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Provenances Transferred to Contrasting Climatic Conditions. *Forests*, 11:1359.
- Petrík, P., Petek-Petrik, A., Kurjak, D., Mukarram, M., Klein, T., Gömöry, D., Štrélcová, K., Frýdl, J., Konôpková, A., 2022: Interannual adjustments in stomatal and leaf morphological traits of European beech (*Fagus sylvatica* L.) demonstrate its climate change acclimation potential. *Plant Biology*
- Schuldt, B., Buras, A., Arend, M., Vitasse, Y., Beierkuhnlein, C., Damm, A., Gharun, M., Grams, T. E. E., Hauck, M., Hajek, P., Hartmann, H., Hiltbrunner, E., Hoch, G., Holloway-Phillips, M., Körner, C., Larysch, E., Lübke, T., Nelson, D. B., Rammig, A., Rigling, A., Rose, L., Ruehr, N. K., Schumann, K., Weiser, F., Werner, C., Wohlgemuth, T., Zang, C. S., Kahmen, A., 2020: A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic and Applied Ecology*, 45:86–103.
- Senf, C., Pflugmacher, D., Zhiqiang, Y., Sebald, J., Knorn, J., Neumann, M., Hostert, P., Seidl, R., 2018: Canopy mortality has doubled in Europe's temperate forests over the last three decades. *Nature Communications*, 9:4978.
- Sevanto, S., McDowell, N. G., Dickman, L. T., Pangle, R., Pockman, W. T., 2014: How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 37:153–161.
- Wortemann, R., Herbette, S., Barigah, T. S., Fumanal, B., Alia, R., Ducouso, A., Gomory, D., Roedel-Drevet, P., Cochard, H., 2011: Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe. *Tree Physiology*, 31:1175–1182.

Adresa:

doc. Ing. Daniel Kurjak, PhD., prof. Ing. Jaroslav Kmeť, PhD.
Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, T. G. Masaryka 24, SK – 960 01 Zvolen
e-mail: kurjak@tuzvo.sk, kmet@tuzvo.sk