

FYZIOLOGICKÉ PRÍČINY ŽLTNUTIA SMREKA

Jaroslav KMEŤ

Úvod

Zhoršený zdravotný stav a plošné odumieranie smrekových lesov v horských sústavách strednej Európy je známym fenoménom posledných desaťročí. Na Slovensku bol tento jav v plošne väčšom rozsahu najskôr zaznamenaný na hornej Orave a na Kysuciach, neskôr prakticky vo všetkých horských masívoch severného Slovenska, kde postihol aj pôvodné horské smrekové ekosystémy. Dnes je chradnutie a rozpad smrekových porastov pozorovaný predovšetkým v oblasti Vysokých Tatier, Nízkych Tatier a na Hornom Spiši.

Príčinou chradnutia lesných drevín je nesporne ich fyziologická nedostatočnosť, fyziologická porucha. Toto konštatovanie bezprostredne navodzuje otázku, čo je príčinou týchto fyziologických porúch. Ucelené poznanie fyziológie chradnúcich stromov doteraz chýba. Je to zrejme dôsledok vedeckej zložitosti tejto oblasti a tiež atomizácie špecializácií, ku ktorému vývoj vedy dospel (KRÍSTEK, 1996; KMEŤ, 1998).

Žltnutie smrekov je závažné komplexné ochorenie smrekov všetkých vekových tried od semenáčikov až po najstaršie stromy v lesných porastoch, kedy na mnohých miestach dochádza k nápadným zmenám v sfarbení ihlíc, najmä k žltnutiu v rôznych odtieňoch. Vysvetlenie fyziologických aspektov žltnutia smreka vyžaduje aj detailné poznanie jeho eko-logických nárokov.

Niektoré aspekty ekofyziológie smreka

Ekologické nároky smreka sumarizujú viacerí autori (MRÁČEK, PAŘEZ, 1986; SCHMIDT–VOGT, 1987; PAGAN, RANDUŠKA, 1987 a iní). SCHMIDT–VOGT (1987) uvádza nasledovné nároky smreka:

- 1) Nároky na teplotu: Nízke, pribúdajúca teplota podporuje rast, ale len potiaľ, kým je zabezpečené dostatočné zásobovanie vodou. Ako kontinentálnej drevine zodpovedá smreku koncentrovaný prísun tepla v letnom období. Ako spodný teplotný limit, pri ktorom dochádza k ireverzibilnému fyziologickému poškodeniu ihlíc, sa spomínajú hranice okolo $-38\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$. Je známe, že ihličie smreka má pri znečistení ovzdušia zníženú schopnosť odolávať zimným mrazom, čo pravdepodobne súvisí s poškodením a zmenenou permeabilitou membrán. Viackrát boli pozorované silné škody mrazom v imisných oblastiach po mimoriadnych zimách (MATERNA, WENTZEL a i. ex SCHMIDT–VOGT, 1989).
- 2) Nároky na vodu: Stredné, pri ekonomickom využívaní vody. V teplých oblastiach je prísun vody limitujúcim faktorom rozšírenia. Citlivý je na periódy sucha. V európskych podmienkach je pre smrek všeobecne akceptovaný kumulatívny zrážkový limit 300 mm za obdobie máj až august (HANISCH, KILZ, 1990). Smrek je najcitlivejší na suchu v období rastu výhonkov. Zimné vysychanie (winter desiccation) u nás známe aj ako zimné suchu alebo fyziologické suchu, je všeobecne pokladané za jeden z najvýznamnejších faktorov, určujúcich hranice areálov ihličnanov na severnej pologuli (KOZŁOWSKI a kol., 1991). Smrek má v porovnaní s inými boreálnymi ihličnanmi (*Pinus sylvestris*, *Larix decidua*) najväčšiu dispozíciu voči zmienenému typu poškodenia (CHRISTENSON a kol., 1990).
- 3) Nároky na svetlo: Stredne tolerujúci zatienenie. Na chudobných stanovištiach sú nároky smreka na svetlo vyššie. Nadmerný príkon fotosynteticky aktívnej radiácie (FAR) je

v prirodzených podmienkach reálnym a významným stresorom fotosyntetickej aktivity smreka. Saturačná hodnota FAR, po prekročení ktorej sa ďalej rýchlosť fotosyntézy nezvyšuje je $800 \mu\text{mol kvánt.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, čo je približne 400 W.m^{-2} . Táto hodnota FAR sa často vyskytuje v priebehu vegetačnej sezóny (ŠPRTOVÁ, MAREK, 1996). Zvlášť citlivo na svetlo reaguje asimilačný aparát smreka v teplotnom rozmedzí od $-4 \text{ }^\circ\text{C}$ do $+4 \text{ }^\circ\text{C}$, kedy postačujú na jeho poškodenie cestou fotooxidácie chlorofylu a sprievodných pigmentov polhodinové hodnoty žiarenia $2,5 \text{ J.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Tento jav, označovaný ako photo-chilling, popísali u smreka v stredoeurópskych podmienkach BOLHAR–NORDENKAMPF *a kol.* (1994). Rizikovými mesiacmi sú február, marec a apríl.

- 4) Citlivosť na vietor: Z hľadiska účinku na fotosyntézu a transpiráciu je voči vetru necitlivý. Zvýšený účinok vetra na vyvýšených reliéfnych tvaroch (horské hrebene) môže limitovať jeho rozšírenie.
- 5) Nároky na pôdu: Ohľadne ponuky živín sú nároky nízke, v klimatickom optime je k pôde indiferentný. V hlavnej zóne koreňov sa za optimálne považujú hodnoty pH medzi 4,0 – 5,0. Má vysoké nároky na obsah pôdnej vody a prevzdušnenie pôdy. Napriek nízkej náročnosti na živiny má aj pre smrek výživa dôležité postavenie predispozičného faktora. Minerálne deficity v lesoch sú obyčajne skôr chronické, ako katastrofické, a preto je ich účinok často menej zjavný (KOZLOWSKI, PALLARDY, 1997). Na prehlbovanie nedostatočnosti výživy smreka má, popri zvýšenom vymývaní iónov z ihlíc následkom priameho poškodenia a pôdne limitovanej zásobe živín, bezpochyby vplyv aj zvýšená toxicita pôdneho prostredia pre jemné korene a mykorízu (HANISCH, KILZ, 1990).
- 6) Imisný stres: Problematika vplyvu imisí na lesné dreviny je veľmi zložitá. Vplyv imisí na smrek prehľadne sumarizuje napríklad KELLER (*ex* SCHMIDT–VOGT, 1989). Limity tolerancie smreka voči SO_2 sú podľa SLOVICA (1996b) pri optimálnych pôdnych podmienkach $27,3 - 62,6 \mu\text{g.m}^{-3}$, na plytkých a kyslých pôdach $22,0 - 37,4 \mu\text{g.m}^{-3}$. Za referenčnú hranicu nástupu reálneho poškodenia pritom považuje defoliáciu 25 %. Ďalším dôležitým polutantom je troposferický ozón (O_3). Dlhodobé priemerné koncentrácie ozónu stúpajú s nadmorskou výškou, kde sa plyny, stúpajúce z údolí stretávajú s intenzívnym UV žiarením. Vďaka závislosti na slnečnom žiarení vykazujú fotooxidanty denné a sezónne fluktuácie v širokej škále koncentrácií. Ozón znižuje fotosyntetickú kapacitu oveľa rýchlejšie pri smrekových ihliciach vyrastených v roku pôsobenia ako pri 1-ročných (FÜHRER *a kol. ex* PRIWITZER *a kol.*, 1997).

Tabuľka 1. Sezónnosť pôsobenia hlavných potenciálnych stresových faktorov smreka v horských polohách (KULLA, 2000)

Stresový komplex	Stresová odozva	Jeseň	Zima	Jar	Leto
mrazy	poškodenie mrazom	+	+++++++	+	
chlad. pôda/teplý vzuch	zimné vysychanie		++	++	
nadmerná radiácia	photo-chilling		++	++	
	fotoinhibícia	+		+	+++++++
xertermizmus	nedostatok vody	++			+++
ozón	oxidačný stres	++			+++++
kyslé hmly	oslabenie kutikuly	++++			+++++
kyslá depozícia chudobný substrát	poruchy vo výžive poškodenie koreňov	+	+	+	+

Z predchádzajúceho prehľadu ako aj z tabuľky 1 vyplýva, že zvlášť vo vyšších polohách je multifaktoriálne pôsobenie negatívnych stanovištných faktorov na smrekové ekosystémy veľmi významné. Interakcia ozón – mráz – sucho – intenzívna radiácia je nepochybne dôležitým komplexom, prispievajúcim k poškodeniu smreka v horských polohách (KMEŤ, 1998).

Fyziologické aspekty žltnutia smreka

Charakteristickým viditeľným znakom poškodených smrekov je okrem predčasného opadu ihlíc (defoliácie) ich zožltnutie. Podľa JANČAŘÍKA (1995) z praktického a symptomatologického hľadiska je možné rozlíšiť žltnutie smreka ako disperzné (roztrúsené), na jednotlivých vetvách v korune alebo na ich častiach rôzne v malých ohniskách alebo aj na jednotlivých ihliciach, ďalej parciálne (čiasťočné), kedy dochádza k žltnutiu v pruhu, napr. v strednej časti koruny, kedy báza a vrchol sú zelené, alebo k žltnutiu časti koruny, jednej alebo niekoľkých vetví apod. Je známe aj totálne (celkové), kedy žltne v menšej alebo väčšej intenzite celá koruna relatívne rovnomerne. Podľa doterajších poznatkov sa javí ako veľmi závažné najmä parciálne žltnutie, kedy stredná časť koruny smrekov vo veku okolo 60–80 rokov zožltne, takže pri oslnení je táto farebná zmena veľmi nápadná už z diaľky. Žlté ihlice postupne opadáva a napadnuté stromy často odumierajú v priebehu niekoľko málo rokov. Čo vlastne predchádza žltnutiu asimilačného aparátu smreka na fyziologickej úrovni?

Známe sú pozorovania pri žltnutí ihlíc na k slnku exponovanej ich vrchnej strane (BOLHAR–NORDENKAMPF, LECHNER, 1989). Tento chlorofylový defekt je následkom zníženej syntézy chlorofylu, často spojený so zosilneným odbúraním chlorofylu. Syntéza chlorofylu môže byť priamo narušená nedostatkom železa, horčíka a draslíka, pričom tiež celkový metabolizmus ovplyvňujúci extrémny nedostatok dusíka ($< 700 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sušiny) môže viesť k zožltnutiu. Takzvané „akútne horské“ žltnutie vykazuje kolísanie v priebehu roka, pričom v júli paralelne s ukončením pučania výhonkov sa dosahuje vrchol, lebo dochádza k premiestňovaniu horčíka zo starších ihlíc do rastúceho najmladšieho ročníka ihlíc.

Nástup zníženia koncentrácie chlorofylu je daný nedosiahnutím obsahu horčíka $300 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, rovnako ako u hodnôt draslíka ($< 200 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). Mnohé výsledky poukazujú na to, že žltnutie koreluje často viac s obsahom draslíka (SENER, HÖPKER, 1989). Obsah Mg a K v ihliciach je určený hlavne ich prítomnosťou v pôde a príjmovou kapacitou koreňov. Stanovištne špecificky môže hrať istú úlohu tiež fenomén „vymývania“ (leaching) živín z ihlíc pri poškodenom epikutikulárnom vosku, pri ktorom sa však môže vylúčiť nanajvýš 10 % obsahu horčíka. Disponičnosť oboch živín je rozhodujúco určená pH hodnotou pôdy a tým aj prísunom protónov. Žltnutie obzvlášť starších ročníkov ihlíc je určené prevahou odbúravanja chlorofylu nad jeho syntézou. Fotooxidanty by mali mať pritom porovnateľný vplyv ako zvýšené koncentrácie ozónu.

Lesy blízke prírodným ekosystémom, rastúce na kyslých podzoloch, nevykazujú nevyhnutne prejavy žltnutia. Takže stanovištia s nedostatkom K a Mg sú iba predpokladom k vývinu zožltnutia, ktoré však až pri poruche príjmu koreňami skutočne nastane. Takáto porucha sa zvlášť vyskytuje vtedy, keď sú korene poškodené hubovým ochorením. Zníženie príjmu živín koreňovým systémom je ale tiež dané redukciovou počtu novovytvorených koreňových špičiek a zníženou až absenciou mykorízy. Hoci je rast koreňov určený hlavne asimilátmi, pochádzajúcimi z fotosyntézy, je prekvapivo silný negatívny vplyv bohatého zásobenia dusíkom predovšetkým na mykorízu. Režim dusíka v pôde má veľký význam na akútne zožltnutie (GLATZEL, 1988), pričom okrem vplyvu na vývin mykorízy, aj teplom urýchl'ovaná nitrifikácia vedie k posunom v okyslení, ktoré mobilizuje ióny hliníka, čím môže byť kompetitívne brzdený príjem horčíka.

Ak strom redukuje opadom ihlici vyživovanú masu asimilačných orgánov, môže prísť napriek nedostatočnému zásobovaniu a narušenému koreňovému príjmu k ozeleneniu zostávajúcich ročníkov ihlíc. Pri urýchl'enom raste bohatým prísunom dusíka však môže nastať zosil-

nené žltnutie. Strom môže ľahko vyrovnať „harmonický“ nedostatok živín redukovaním svojho rastu, avšak pri jednostrannom nedostatku je regulácia ťažká. Nezávisle od príčiny zožltnutia ihlíc, vedie strata chlorofylu k proporcionálnemu poklesu rýchlosti fotosyntézy, takže sa priebežne znižuje prítomnosť organických látok, ktoré sú k dispozícii pre rozdeľovanie a preto tiež rast koreňov je obmedzený a príjem živín v budúcej vegetačnej perióde je sťažený. Spomenuté pigmentové komplexy však fungujú spravidla celkom normálne, len ihlice sú pre dočasný stres (napr. zimný stres) zreteľne citlivejšie.

Zaujímavé sú výsledky autorov PFEIFHOFER, GRILL (1988), ktorí osobitne analyzovali zelené a žlté časti ihlíc. V žltých častiach ihlíc je obsah pigmentov veľmi znížený. Redukcia však nepostihuje všetky frakcie v rovnakej miere, takže sa prejavujú zmeny v pomeroch. Podľa LICHTENTHALERA (1985) v zdravých stromoch sú hodnoty pomeru chlorofylov ku karotenoidom ($a+b/x+c$) v rozmedzí 5–8. Ak sú stromy pod vplyvom stresových faktorov, potom sú, ako v mnohých ešte zelených ihliciach zaťažených smrekov, hodnoty okolo 3–5. V žlto-zeleno sfarbených ihliciach sa nachádzajú pod hodnotou 3 a často medzi 1 a 2. To znamená, že v týchto stromoch sa nachádza nielen v žlto-zelených ale aj v zelených ihliciach zvýšená fotolabilita chlorofylov.

Elektrónovo-mikroskopické pozorovanie zožltnutých ihlíc ukazuje, že vyblednutie začína pod hypodermou vo vonkajších bunkách mezofylu. Javy žltnutia však nezostávajú ohraničené na vonkajšie pletivo, skôr rozoznávame v celom pásme mezofylu apikálne sa zosilňujúci gradient vybielovania. Chloroplasty vykazujú zreteľne zvýšenú stratu štruktúry, ktorá je spojená s redukovaným obsahom chlorofylu. So vzrastajúcim žltnutím sa zvyšuje počet kolabujúcich buniek asimilačných orgánov. Pod elektrónovým mikroskopom sa dá tiež zistiť, že u navonok ešte zelených ihlíc smrekov rozličného poškodenia sa v bunkách vyskytujú charakteristické zmeny jemných štruktúr. Môžeme pozorovať dobrú koreláciu medzi týmito zmenami a celkovým poškodením stromu. Mimoriadne citlivo a diferencovane reagujú na škodlivé faktory chloroplasty mezofylu.

Záver

Je zrejmé, že zmeny farby ihličia majú najrôznejší charakter a na tieto farebné zmeny pôsobia viaceré príčiny vo svojej nadväznosti a komplexnom pôsobení. Nedá sa vylúčiť ani predispozícia suchom, ani vplyv imisií a následných pôdnych zmien, predovšetkým okysľovania, vyplavovania živín, najmä vápnika, horčíka a draslíka, i extrémne nízke obsahy týchto živín v asimilačných orgánoch. Sprievodným javom je odumieranie koncových tenkých korieňov i celých koreňových systémov, rozpad mykoríz a podstatné zmeny vo výžive. Nezanedbateľná je účasť živočíšnych škodcov, či už priamych alebo prenášačov niektorých hubových patogénov. Aj keď príčiny žltnutia nie sú ešte zďaleka preskúmané ani v celoeurópskom merítku, takže nedá sa hovoriť o konkrétnych metódach ochrany a obrany, ukazuje sa, že hnojenie smrekových porastov v rôznom stupni žltnutia môže priniesť určité pozitívne výsledky. Otázkou však zostáva, ako dlho sa bude vplyv hnojenia prejavovať, pretože ide väčšinou o poloprevádzkové pokusné hnojenie uskutočňované v niekoľkých posledných rokoch (JANČAŘÍK, 1995). Kuratívne opatrenia musia byť viac zamerané na vyhnutie sa luxusnému zásobovaniu a tým zriedľovaciemu efektu spôsobenému prílišným rastom. Prihnojovanie dusíkom bude preto sotva prínosom k ozdraveniu zožltnutých porastov. Zásobovanie lesných pôd draslíkom, horčíkom a vápnikom môže stanovištne špecificky priniesť isté zlepšenie, pričom je potrebné dbať na to, že tieto opatrenia môžu mať na pôdu aj negatívny účinok urýchlením nitrifikácie v humusovej vrstve ako i uvoľnením iónov medi, olova a zinku.

Na tomto mieste je však potrebné zdôrazniť, že výskum odumierania lesov bol hneď na samom začiatku zaťažený chybami. Vážnou chybou tohoto výskumu bolo monitorovanie zdravotného stavu založené prevažne len na úbytku oihličenia a olistenia stromov a ich žltnutia. Chybný bol tiež spontánny a obecné prijatý záver, že príčinou odumierania lesov sú an-

tropogénne imisie. Úloha ostatných možných škodlivých činiteľov na zhoršovaní zdravotného stavu lesných porastov bola podcenená (KŘÍSTEK, 1996). Je nutné si uvedomiť, že viditeľným príznakom poškodenia (žltnutie, defoliácia asimilačných orgánov) predchádza celý rad fyziologických porúch, ktoré dnes v mnohých prípadoch už vieme diagnostifikovať (KMEŤ, 1998).

Literatúra

- BOLHAR–NORDENKAMPF, H.R., LECHNER, E.G., 1989: *Synopse stressbedingter Modifikationen der Anatomie und Physiologie von Nadeln als Frühdiagnose einer Disposition zur Schadensentwicklung bei Fichte*. Phytion, roč. 29, č. 3, s. 255–301.
- BOLHAR–NORDENKAMPF, H.R., CRITCHLEY, C., HAUMANN, J., LUDLOW, M.M., POSTL, V., SYME, A.J., 1994: *Can chlorophyll fluorescence and P700 absorption changes detect environmental stress?* In: STRUIK, P.C., VREDENBERG, W., RENKEMA, J.A. (Eds.): *Plant threshold and the new century*. Netherlands, s. 295–302.
- GLATZEL, G., 1988: *Waldbodenzustand und Waldbodensanierung*. In: FÜHRER, E., NEUHUBER, F. (Eds.): *Forschungsinitiative gegen das Waldsterben*. Symposium, Wien, s. 102–116.
- HANISCH, B., KILZ, E., 1990: *Waldschäden erkennen, Fichte und Kiefer*. Eugen Ulmer & Co., Stuttgart, 334 s.
- CHRISTENSON, L., FRICK, H. VON, KUBIN, E., 1990: *Frost and winter desiccation as stress factors*. Aquilo. Ser. Botanica, roč. 29, s. 13–19.
- JANČAŘÍK, V., 1995: *Žloutnutí smrku*. In: Kolektív autorov (Eds.): *Lesnický naučný slovník II.*, Praha, 672 s.
- KMEŤ, J., 1998: *Fyziologicko–biochemické aspekty stresu v lesných drevinách*. Habilitačná práca, LF TU Zvolen, 156 s.
- KOZLOWSKI, T.T., KRAMER, P.J., PALLARDY, S.G., 1991: *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic press, INC., U.S.A., 657 s.
- KOZLOWSKI, T.T., PALLARDY, S.G., 1997: *Physiology of Woody Plants – Second edition*. Academic press, INC., U.S.A., 411 s.
- KŘÍSTEK, J., 1996: *Chřadnutí lesů*. Lesnická práce, roč. 75, č. 5, s. 166–167.
- KULLA, L., 2000: *Fyziologická odozva smreka obyčajného (Picea abies L. KARST.) na multifaktoriálne pôsobenie stresových faktorov v horských polohách*. Projekt dizertačnej práce. LF TU Zvolen, 66 s.
- LICHTENTHALER, H.K., 1985: *Stand der Ursachenforschung des Waldsterbens aus der Sicht des Pflanzenphysiologen*. Baden–Württembergischer Forstverein. Berichte der Hauptversammlung, 22, s. 51–65.
- MRÁČEK, Z., PAŘEZ, J., 1986: *Pěstování smrku*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 203 s.
- PAGAN, J., RANDUŠKA, D., 1987: *Atlas dřevín 1 (Pôvodné dreviny)*. Obzor, Bratislava, 360 s.
- PFEIFHOFER, H., GRILL, D., 1988: *Zur Rolle von Pigmentuntersuchungen in der biochemischen Diagnose von Schadwirkungen*. In: FÜHRER, E., NEUHUBER, F. (Eds.): *Forschungsinitiative gegen das Waldsterben*. Wien: s. 290–291.
- PRIWITZER, T., KMEŤ, J., STŘELCOVÁ, K., 1997: *Očakávané dôsledky klimatických zmien na fyziologické procesy v lesných drevinách. 1. Fotosyntetická aktivita, rast, produkcia*. Lesnícky časopis – Forestry Journal, roč. 43, č. 4, s. 239–249.
- SENSER, M., HÖPKER, K.A., 1989: *Einfluss der Mineralstoffernährung auf die neuartige Erkrankung (akute Vergilbung) der Fichte im Rahmen biotischer Faktorenuntersuchungen*. Ges. f. Strahlenforschung, Bericht 6, s. 61–74.
- SCHMIDT–VOGT, H., 1987: *Die Fichte. I. Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften*. Paul Parey, Hamburg und Berlin, 647 s.
- SCHMIDT–VOGT, H., 1989: *Die Fichte. II/2, Krankheiten, Schäden, Fichtensterben*. Paul Parey, Hamburg und Berlin, 607 s.
- SLOVIK, S., 1996b: *Early needle senescence and thinning of the crown structure of Picea abies as induced by chronic SO₂ pollution*. Global Change Biology, roč. 2, č. 5, s. 459–477.

ŠPRTOVÁ, M., MAREK, M.V., 1996: *Vysoké dávky sluneční radiace – významný přirozený stresor fotosyntetické aktivity horských smrčín*. Lesnictví – Forestry, roč. 42, č. 6, s. 271–276.

Doc. Ing. Jaroslav KMEŤ, PhD.

Technická univerzita

Lesnícka fakulta

T. G. Masaryka 24

960 53 Zvolen

e-mail: <kmet@vsld.tuzvo.sk>