

PROMĚNLIVOST ASIMILAČNÍHO A TRANSPIRAČNÍHO KOMPARTMENTU BOROVICE LESNÍ

VARIABILITY OF SCOTCH PINE ASSIMILATION AND TRANSPIRATION COMPARTMENT

JARMILA NÁROVCOVÁ - VÁCLAV NÁROVEC

Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., VS Opočno

ABSTRACT

This study investigated the variability of needles, like Scotch pine terminal macroblast from juvenile to virginal stage. Plantation groups originated from seeds of various populations of presented species were compared.

Klíčová slova: borovice lesní, terminální makroblast

Key words: Scotch pine, terminal macroblast

ÚVOD

I když je území ČR svou rozlohou, ve vztahu k areálu původního rozšíření borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.), velmi malé, je i v tomto prostoru uvedený druh značně proměnlivý. Se zřetelem na rozmanité ekologické podmínky rozlišujeme řadu regionálních populací druhu (ŠINDELÁŘ 1989, 2004), lišících se produkcí, habitem, morfologickými znaky kmene, koruny, aj. K těmto regionálním (s velkou pravděpodobností původním) populacím patří např. borovice šumavská se subpopulací borovice stožeké (LZ Prachatice, VLS Horní Planá) nebo např. borovice východočeská (lesní závod [LZ] Vysoké Chvojno, LZ Opočno, LZ Rychnov nad Kněžnou). Proměnlivost borovice lesní na území ČR naznačuje, že se v určitých ohledech nelze orientovat pouze na borovici lesní jako druh, ale je třeba respektovat její významné regionální populace.

Široká genetická proměnlivost umožňuje dílčí populaci druhu adekvátně reagovat na typické změny prostředí a přispět ke stabilitě daného ekosystému. Pro borovici lesní je v každé dílčí populaci charakteristické zastoupení genotypů klimaxových, přechodových i pionýrských (ŠINDELÁŘ 1981). Borovice hercynská, *Pinus sylvestris hercynica* MÜNCH., je souborem typů rozšířených v pahorkatinách až podhůřích střední Evropy. Typy vyšších poloh se vyznačují štíhlým rovným kmenem, úzkou kuželovitou a pravidelnou korunou a krátkými, většinou v ostrém úhlu nasazenými větvemi. V nižších polohách přecházejí v typy širokokorunné se silnějšími větvemi, méně přímými kmeny a nižší dosažitelnou výškou.

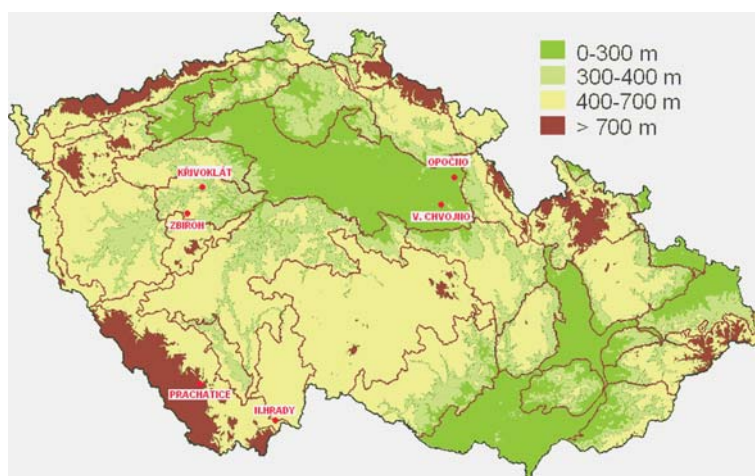
MEZERA (1952) uvádí, že tvar a délka jehlic borovice lesní jsou velice proměnlivé. Podle délky jehlic a jejich zbarvení se rozeznávají rovněž četné formy jmenovaného druhu. Jsou to většinou formy bez většího významu, závislé na podmínkách prostředí, především na stavu a vlastnostech půdy. HILITZER (1932) poukazuje na některé zvláštnosti, které nasvědčují tomu, že borovice na Šumavě vytváří místní, růstem přizpůsobené formy, označované jako *abbreviata* a *elongata*. *F. elongata* má jehlice dlouhé 5 cm, husté, přímo odstávající a vystoupavé větve (zejména v apikální části koruny), korunu rozložitější, hustší a širší.

F. abbreviata má jehlice kratší, o délce 2 – 4 cm, kolmo odstálé, dosti často řídké. Větve bývají většinou horizontálně rozložené (plagiotropní), koruna řídká.

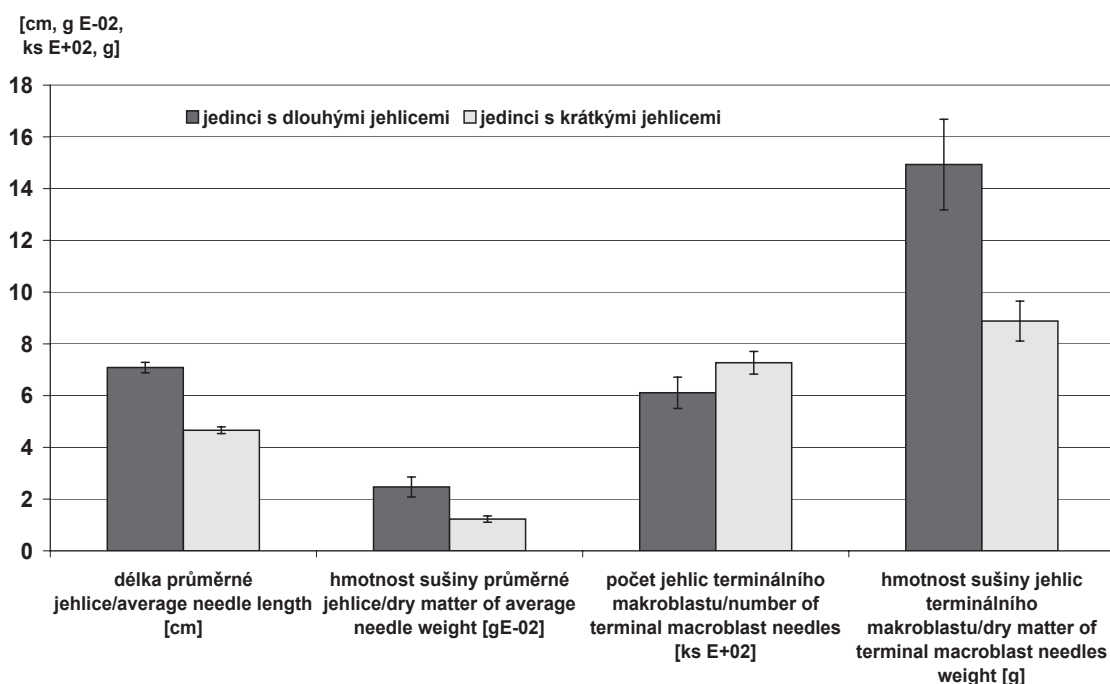
Z předchozího popisu vyplývá, že proměnlivost borovice lesní se zabývala řada prací, avšak většinou byla pozornost autorů zaměřena na dospělé stromy. Předložená studie se týká proměnlivosti jehličí, resp. terminálních makroblastů borovice lesní v juvenilní až virginální životní fázi. Porovnávány byly soubory výsadbe pocházejících ze semen různých populací uvedeného druhu.

METODA

Šetření byla prováděna na trvalé pokusné ploše u Týniště nad Orlicí. Sadební materiál šesti různých proveniencí borovice lesní pocházel z různých oblastí České republiky. Jednalo se o populace z oblastí nížinné (tato je zastoupena populacemi Opočno, Vysoké Chvojno), pahorkatinné (populace Křivoklát, Zbiroh) a horské (populace



Obr. 1.
Mapa České republiky s vyznačením místa původu populací
Map of the Czech Republic with places of population origins marked



Obr. 2.

Parametry asimilačního aparátu terminálního výhonu podle typu olistění

Parameters of terminal shoot assimilation apparatus by foliage variant

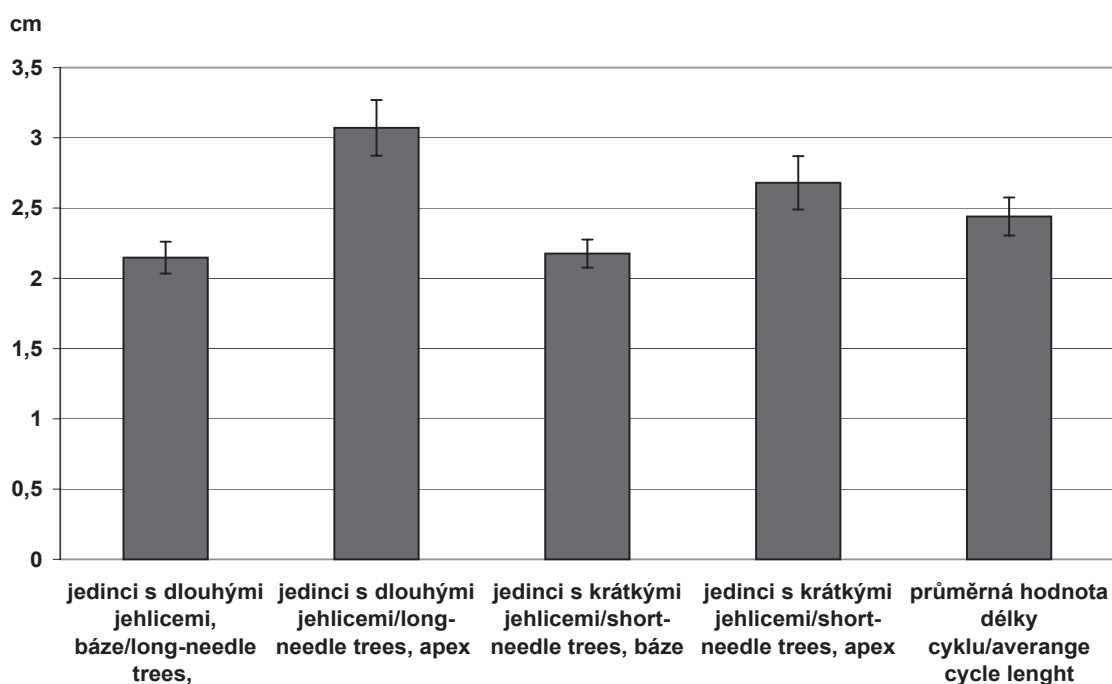
Pozn: Znároměny jsou chybové úsečky (konfidence)./Note: Whiskers are included.

Tab. 1.

Výběr ekologických charakteristik stanovišť populací

Selection of ecological characteristics of population sites

Ekologické charakteristiky/ Ecological characteristics	Populace/Population					
	Opočno	Vysoké Chvojno	Křivoklát	Zbiroh	Prachatice	Nové Hrady
průměrná roční teplota vzduchu/ average annual air temperature [°C]	8	8	8	7	6	7
průměrný roční úhrn srážek/ average annual precipitation total [mm]	650	600	550	550	700	650
hodnota Langova dešťového faktoru/ Lang's rain factor [hodnota LDF/LRF value]	80	60	60	70	100	100
průměrný sezonní počet dní se sněžením/average seasonal number of days with snowfall [počet dní/number of days]	60	50	50	60	70	60
průměrný roční úhrn globálního záření/ average annual total of global radiation [MJ*m ⁻²]	3 600	3 700	3 700	3 700	3 700	3 700
průměrné datum počátku kvetení třešně ptačí/average date of beginning of wild cherry flowering [datum/date]	20. 4.	15. 4.	20. 4.	20. 4.	20. 4.	20. 4.



Obr. 3.

Průměrná délka cyklu na bázi a apexu terminálního makroblastu podle typu olistění
Average cycle length on the terminal macroblast base and apex by foliage variant

Pozn: Znáznorněny jsou chybové úsečky (confidence)./Note: Whiskers are included.

Prachatice, Nové Hradky). V tabulce 1 je uveden výběr ekologických charakteristik stanovišť (Atlas podnebí ČR). Na mapě České republiky (obr. 1.) jsou vyznačena místa původu sledovaných populací.

Podle morfologické charakteristiky jehlic byli jedinci juvenilní borovice lesní rozděleni do dvou typů asimilačního a transpiračního kompartmentu: jedinci s dlouhými jehlicemi a jedinci s krátkými jehlicemi. Typ jedinců borovice lesní s dlouhými jehlicemi označuje rostliny s delšími, mohutnými jehlicemi, které jsou postaveny na prýtu téměř kolmo, jehlice se mohou po délce stáčet. Zbarvení jehlic je tmavě zelené s šedivým nádechem. Naproti tomu typ jedinců s krátkými jehlicemi je charakterizován kratšími, drobnějšími jehlicemi, které jsou postaveny v ostrém úhlu vůči prýtu, jehlice jsou rovné, nestáčejí se. Zbarvení jehlic je tmavě zelené.

Pro postižení variability asimilačního a transpiračního aparátu (tj. jehlic) byly hodnoceny tyto znaky: délkový růst jehlic a terminálních makroblastů v průběhu vegetačního období, morfologické charakteristiky jehlic a terminálního makroblastu, postavení brachyblastů na terminálním výhonu.

Analyzovány byly terminální makroblasty 5 jedinců borovice lesní pět let po zalesnění pro každý typ asimilačního a transpiračního kompartmentu. Na terminálních makroblastech byly stanoveny tyto znaky: délka a plocha povrchu makroblastu, délka jehlic, hmotnost sušiny jehlice, celková hmotnost sušiny jehlic, počet jehlic a počet brachyblastů. Dále bylo určováno postavení a hustota brachyblastů se svazky jehlic u obou typů asimilačního aparátu podle matematického vyjádření (VELENOVSKÝ 1907) zlomku m/n (m je počet otáček genetické šroubovice a n je počet svazků jehlic), počet cyklů (vzdálenost dvou svazků ortostichu, tj. svazků jehlic stojících nad sebou ve svislé rovině - mediáně), délka cyklů na apexu a bázi výhonu a také byly určeny parastichy

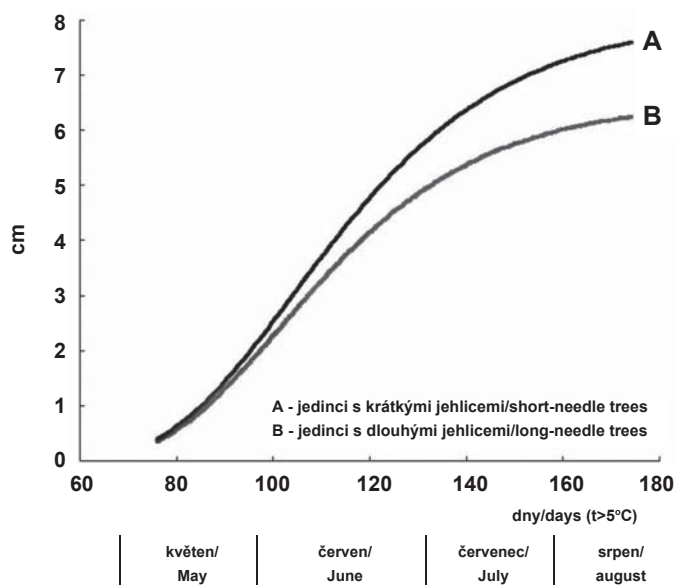
(strmější šroubovice vedoucí od každého svazku jehlic napravo i nalevo k dalším brachyblastům a jejich svazkům jehlic).

V týdenních intervalech během vegetačního období byly na částí pokusné plochy (u 350 vybraných jedinců, zahrnujících studované populace borovice lesní) průběžně měřeny délky jehlic a délky terminálních makroblastů. Pro zjištění délky jehlic byly vybrány vždy 3 ks jehlic vyrůstajících z brachyblastů umístěných přibližně v polovině terminálního makroblastu.

V pokusném porostu borovice lesní sledovaných populací (cca 4 300 ks) bylo jednorázově, opakovaně ve dvou letech, stanoveno procentické zastoupení jedinců s dlouhými a krátkými asimilačními orgány. Výsledky byly zpracovány v programu Microsoft Excel, QC Expert a ADSTAT.

VÝSLEDKY

Průměrná délka jehlic charakterizující typy olistění je statisticky významně odlišná. Průměrná hodnota délky jehlic typu asimilačních orgánů s dlouhými jehlicemi je 7,1 cm, pro typ s krátkými jehlicemi 4,7 cm. Hmotnost sušiny jehlice typu s dlouhými jehlicemi je dvojnásobná oproti hmotnosti jehlice typu s jehlicemi krátkými. Také hmotnost sušiny jehlic terminálního makroblastu pro typ krátkých jehlic dosahuje pouze 59 % hmotnosti sušiny pro typ s jehlicemi dlouhými. Naopak průměrný počet jehlic terminálního makroblastu je u typu s dlouhými jehlicemi nižší, na úrovni 84 % typu s jehlicemi krátkými. Průměrné hodnoty délky jehlic, hmotnosti sušiny jehlice, hmotnosti sušiny jehlic terminálního makroblastu a průměrného počtu jehlic terminálního makroblastu udává obrázek 2. Průměrná hodnota délky terminálního makroblastu pro typ



Obr. 4.

Změna délky jehlic v průběhu vegetace
Needle length change during vegetative period

s dlouhými jehlicemi je 64 cm, průměrná plocha povrchu makroblastu je 210 cm². Pro typ s krátkými jehlicemi nabývají tyto parametry průměrných hodnot 61 cm, 243 cm².

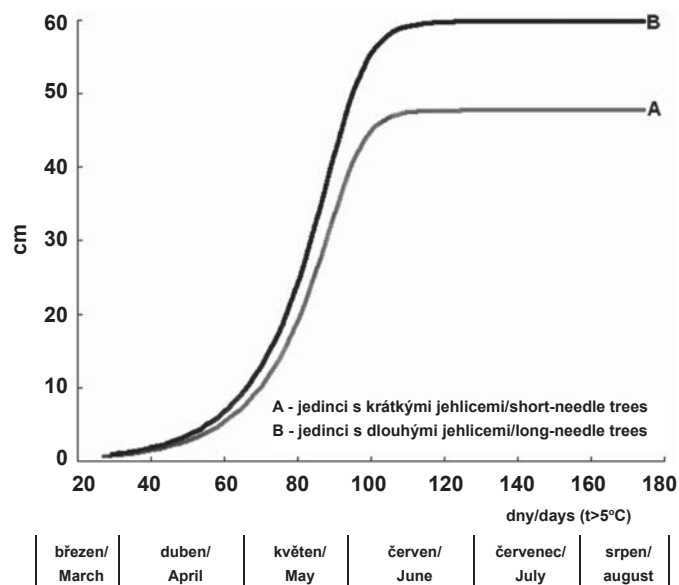
Obrázek 3 udává průměrnou délku cyklu (vzdálenost dvou svazků jehlic ortostichu) na bázi a apexu terminálního makroblastu pro sledované typy olistění borovice lesní. Délka cyklu na bázi prýtu je u obou typů délky jehlic borovice statisticky shodná (porovnání výběrů, test shody rozptylů, test shody průměrů), průměrná hodnota je 2,2 cm. Na apexu prýtu se délka cyklu prodlužuje, u typu s dlouhými jehlicemi až na 3,1 cm, to je prodloužení vůči bázi o 40 % (u typu s krátkými jehlicemi se délka cyklu prodlužuje o 15 %). Průměrná délka a plocha cyklu pro jedince s dlouhými jehlicemi je 2,5 cm, resp. 10,1 cm², pro jedince s krátkými jehlicemi je 2,3 cm, resp. 7,5 cm². Průměrná délka cyklu na terminálních makroblastech borovice lesní je 2,4 cm. Jedinci s dlouhými jehlicemi měli průměrnou délku terminálního makroblastu 60,6 cm (resp. průměrnou plochu povrchu prýtu 243 cm²) s 24 cykly, jedinci s krátkými jehlicemi měli průměrnou délku terminálních makroblastů 64 cm (resp. průměrnou plochu 210 cm²) s 28 cykly.

Délkový růst jehlic a terminálního makroblastu v průběhu vegetace je znázorněn růstovými křivkami v programu Adstat pro typy olistění borovice lesní (obr. 4, 5). Osa x růstové křivky tvoří počet dnů s průměrnou denní teplotou vyšší než 5 °C, tedy počet dnů teplotně vhodných pro růstovou aktivitu rostlin. Pro orientaci je osa x doplněna odpovídajícími měsíci v roce.

Délkový růst jehlic vyjádříme Gompertzovým modelem růstové křivky (MELOUN, MILITKÝ 2002), který vykazuje nejlepší statistické parametry (RSC = 99,8). Matematická formulace křivky je shodná, křivky pro oba typy asimilačních orgánů se liší vypočítanými parametry p(1) – p(3):

Gompertzův model pro jedince s dlouhými jehlicemi (B):

$$y = 8,088 * \exp(-\exp(-0,0396 * (x - 103)))$$



Obr. 5.

Změna terminálního makroblastu v průběhu vegetace
Terminal macroblast change during vegetative period

Gompertzův model pro jedince s krátkými jehlicemi (A):

$$y = 6,54 * \exp(-\exp(-0,042 * (x - 101)))$$

Délkový růst terminálních makroblastů můžeme vyjádřit pro oba typy asimilačních orgánů borovice lesní modelem růstové křivky podle Shutteho, RSC = 99,8 (MELOUN, MILITKÝ 2002). Model růstových křivek růstu délky terminálního makroblastu v průběhu vegetační sezony pro oba typy probíhá také v linii stejné matematické funkce, liší se parametry p(1) – p(4):

Shutteho model pro jedince s dlouhými jehlicemi (B):

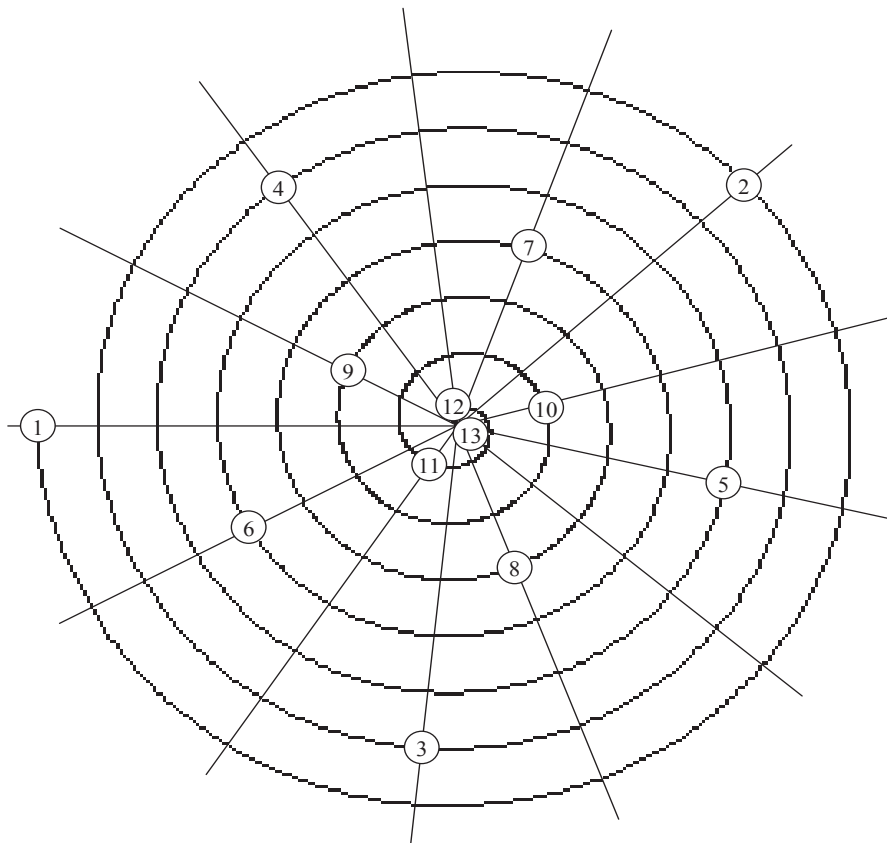
$$y = 59,83 * [1 + 3,13 * \exp(-0,20 * (x - 88))]^{(-1/3,13)}$$

Shutteho model pro jedince s krátkými jehlicemi (A):

$$y = 44,74 * [1 + 3,7 * \exp(-0,23 * (x - 88,64))]^{(-1/3,7)}$$

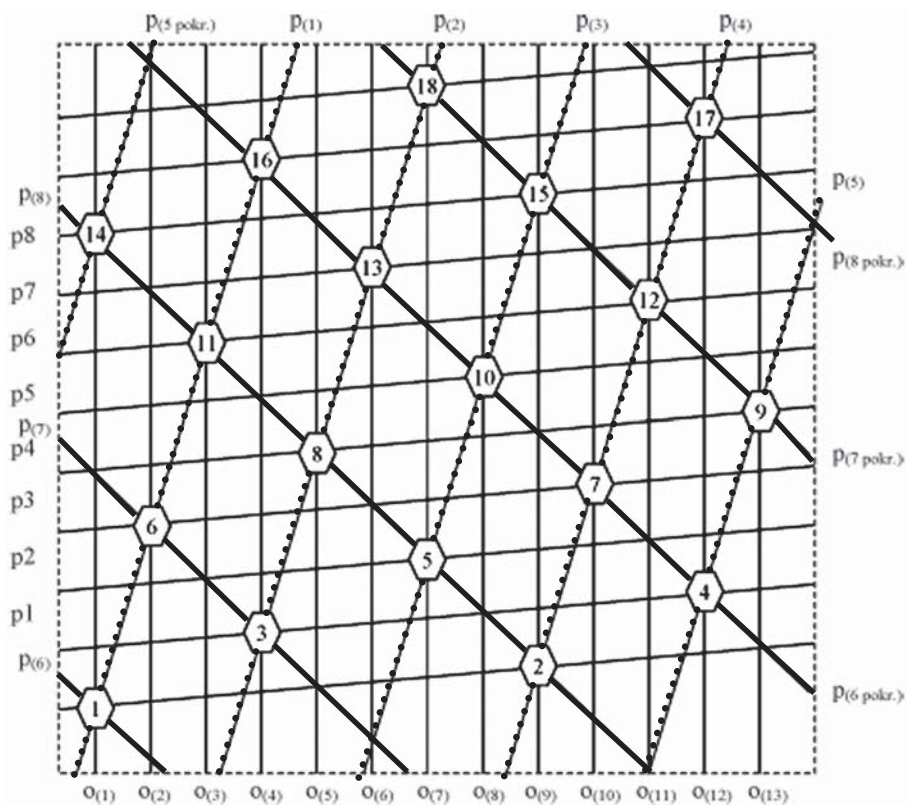
Procentické zastoupení typů olistění v rámci populací borovice lesní vykazuje rozdíly. Průměrná hodnota procentického zastoupení jedinců s dlouhými jehlicemi u horských populací je 34, u pahorkatinných populací 39 a u populací nížinných 58. Statistickým porovnáním výběrů programem QC Expert je statisticky shodné (na hladině významnosti 95 %) procentické zastoupení jedinců s dlouhými jehlicemi pro horské a pahorkatinné populace. Místní nížinné populace se od horských a pahorkatinných populací statisticky významně odlišují ve vyšším procentickém zastoupení typu s dlouhými jehlicemi.

Svazky jehlic vyrůstajících na brachyblastech jsou na prýtu střídavě (ve šroubovici) rozestavěny ve vzestupném (akropetálním) pořádku. Genetická šroubovice spojující svazky listů po sobě jdoucí se točí nalevo (laetotropní spirála). Počet svazků, který zahrnuje cyklus, je konstantní pro obě formy borovic po celé délce ter-



Obr. 6.

Schematické znázornění postavení svazků jehlic na ose podle 8/13 znázorněné v horizontální projekci v diagramu
Schematic illustration of needle fascicles position by 8/13 demonstrated in horizontal projection in the diagram



Obr. 7.

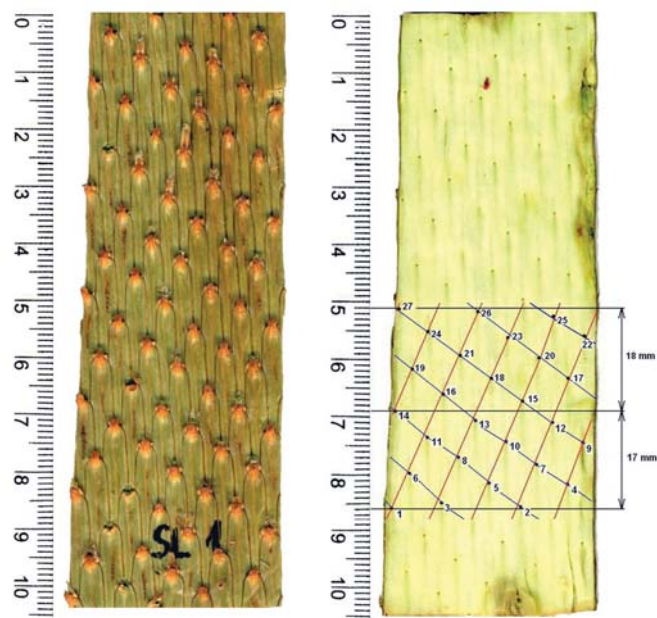
Schematické znázornění postavení svazků jehlic na plášti osním (plošně rozloženém), schematické znázornění ortostichů (o) a parastichů (p)
Schematic illustration of needle fascicles position (planarly spaced), schematic illustration of ortostichs (o) and parastichs (p)



Obr. 8.

Příprava částí terminálního makroblastu pro stanovení postavení svazků jehlic

Preparation of terminal macroblast parts for determination of needle fascicles position



Obr. 9.

Příklady postavení svazků jehlic podle 8/13 na plášti osním (plošně rozloženo)

Examples of needle fascicles position by 8/13 (planarly spaced)

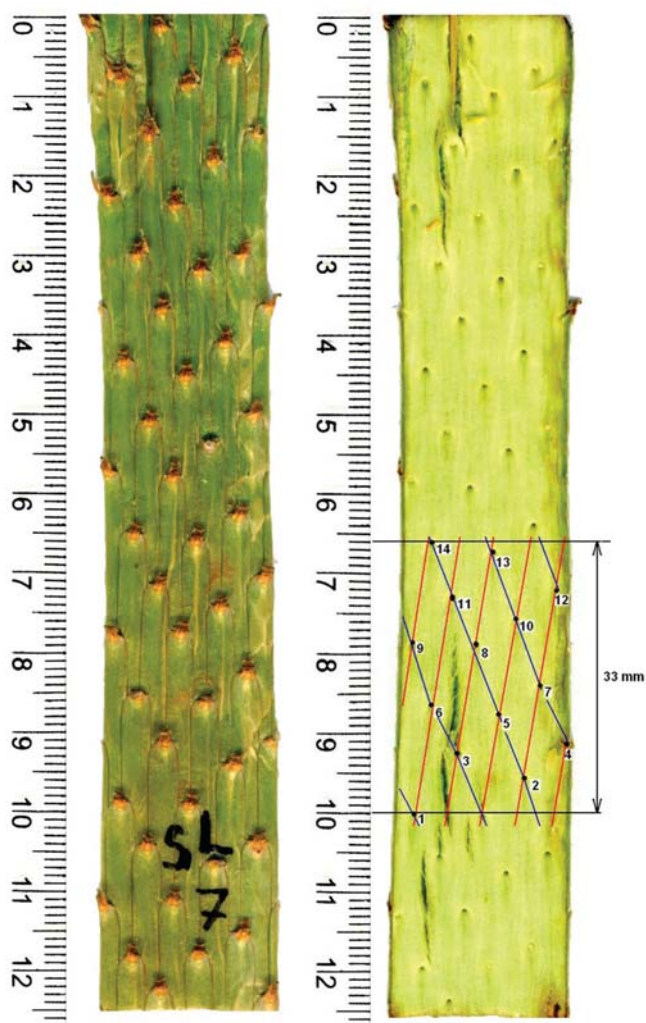
minálního výhonu, počet svazků jehlic (n) je 13, přitom otoček na prýtu bylo 8 (m). Ortostich je tedy tvořen svazky jehlic 1 - 14 ($n + 1, 13 + 1$) - 27 - 40, atd. Postavení brachyblastů tedy vyjadřuje zlomek 8/13, divergence je $221,5^\circ$. Postavení svazků jehlic podle 8/13 je schematicky znázorněno v diagramu (obr. 6) a na osním válci (obr. 7). Ke znázornění uspořádání svazků jehlic na osním válci byly z části terminálních výhonů odstraněny svazky jehlic, prýty byly preparovány na dřevní a nedřevní část (lýková část a kůra), nedřevní část byla skenována z obou stran (obr. 8). Obrázky 9 - 11 znázorňují genetickou šroubovici cyklu forem olistění na bázi i apexu prýtů.

Od svazku jehlic s označením 1 pozorujeme dva parastichy: vpravo vybihající 1 - 6 - 11 - 16 - 21 - 26, s divergencí 5 a vlevo vybihající 1 - 4 - 7 - 10 - 13 - 16 - 19, s divergencí 3. Divergenční čísla udávají i počet souběžných parastichů. Souběžnými pravoběžnému parastichu jsou parastichy 3 - 8 - 13 - 18 - 23, 5 - 10 - 15 - 20 - 25, 2 - 7 - 12 - 17 - 22, 4 - 9 - 14 - 19 - 24, celkem je 5 pravoběžných parastichů, souběžných levoběžnému parastichu jsou parastichy 3 - 6 - 9 - 12 - 15 - 18 - 21 - 24 - 27, 2 - 5 - 8 - 11 - 14 - 17 - 20 - 23 - 26, tedy celkem 3 levoběžné parastichy.

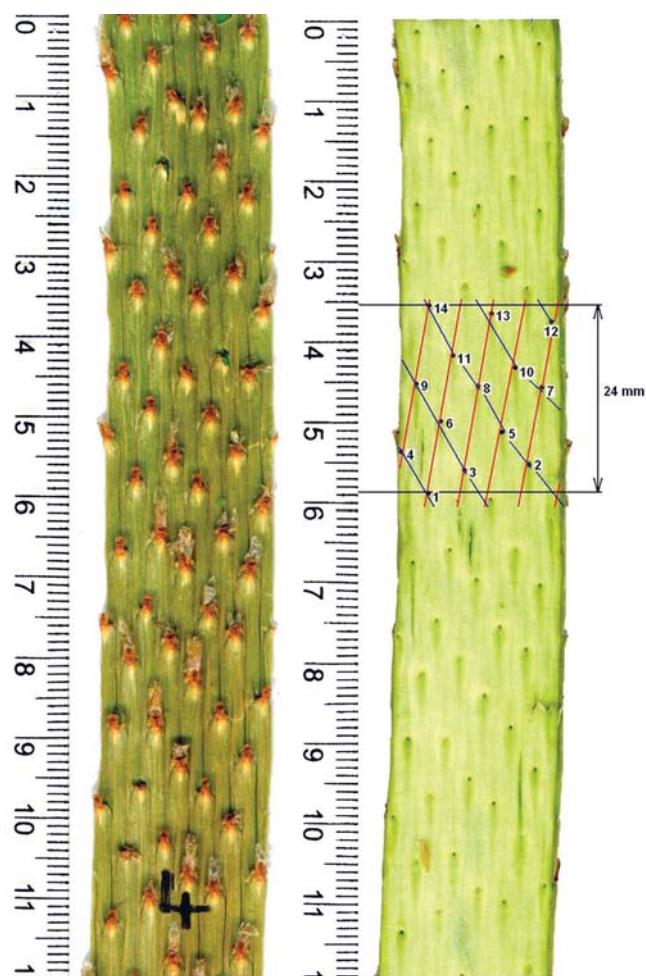
DISKUSE

Zastoupení jedinců borovice lesní podle charakteristik asimilačního a transpiračního aparátu (jehličí) postihujících jedince s dlouhými a krátkými jehlicemi potvrzuje širokou genetickou proměnlivost dílčích populací. Jedinci s dlouhými jehlicemi mají průkazně delší jehlice, hmotnost sušiny jehlic terminálního makroblastu je dvojnásobná oproti jedincům s krátkými jehlicemi. Mohutnější růst jehlic a terminálního makroblastu typu olistění s dlouhými jehlicemi vede k výškové diferenciaci porostů juvenilní borovice lesní. Využití viditelné složky světelného spektra k výkonu asimilace je závislé na množství, struktuře a fyziologických vlastnostech listů. Z výsledků vyplývá, že růstové křivky prodloužení jehlic probíhají pro oba typy listů podle stejných matematických funkcí, pouze hodnoty parametrů rovnic jsou odlišné. Elongační růst jehlic je mohutnější u formy s dlouhými jehlicemi. Totéž platí i pro elongační růst terminálního makroblastu. Dosažená délka terminálních makroblastů je u formy borovice lesní s delšími jehlicemi vyšší. Podle údajů CHROUSTA (1993) mají největší plochu listů stromy předrůstavé, třikrát menší je plocha listů u stromů úroveňných a u stromů podúroveňných je zanedbatelná. V uvedených podmínkách lze předpokládat, že by jedinci borovice lesní s delšími jehlicemi a s vyšším růstem terminálních makroblastů mohli mít lepší předpoklady dosáhnout úrovně až nadúrovně v budoucím porostu oproti borovicím s kratšími jehlicemi a pomalejším růstem. Ty by zřejmě tvořily podúroveň. Na druhé straně by bylo třeba prověřit, zda se nalezene, průkazné rozdíly mezi horskými formami a formami nižších poloh v juvenilní až virginální fázi ontogenie udrží i ve vyšším věku stromů.

Asimilační orgány zaujímají (pomocí resupinací) určité postavení na prýtu tak, aby se pokud možno málo zastíňovaly a přitom dobře vzájemně chránily. Asimilační a transpirační orgány borovice lesní generují brachyblasty. Tyto zkrácené, zakrnělé prýty vykonávají funkci složených listů a také se morfologicky jako listy utvářejí a chovají. Jehlice vyrůstají z brachyblastů ve svazcích po dvou. Postavení svazků jehlic na prýtech je dáno rozestavením brachyblastů. Pro typy s dlouhými i krátkými jehlicemi je postavení listů shodně vyjádřeno zlomkem 8/13. Délka jednotlivých cyklů na bázi terminálního výhonu je shodná pro oba typy olistění. Na apexu terminálu dochází u typu s dlouhými jehlicemi k prodloužení délky cyklů, celkově mají na terminálním makroblastu nižší počet cyklů než jedinci s krátkými jehlicemi.



Obr. 10.
Příklady postavení svazků jehlic podle 8/13 na plášti osním (plošně rozloženo)
Examples of needle fascicles position by 8/13 (planarly spaced)



Obr. 11.
Příklady postavení svazků jehlic podle 8/13 na plášti osním (plošně rozloženo)
Examples of needle fascicles position by 8/13 (planarly spaced)

ZÁVĚR

Mezi vybranými populacemi borovice lesní jsme v určitých parametrech zaznamenali zřetelný posun; u populací nížinného typu se statisticky průkazně ukázalo vyšší procentické zastoupení jedinců s dlouhými jehlicemi, vyšší akumulací sušiny a intenzivnějším elongačním růstem terminálního makroblastu oproti populacím z pahorkatinných a horských oblastí. Populace nížinného typu obsahovaly více než polovinu (58 %) jedinců s dlouhými jehlicemi. Tyto populace jsou nejlépe přizpůsobeny místním zeměpisným podmínkám. Populace horských a pahorkatinných poloh jsou naopak přizpůsobeny prostředí předchozích generací a v nových podmínkách si do věku cca 10 let zachovaly původní růstovou strategii, tj. nižší zastoupení jedinců s dlouhými jehlicemi.

Byla tak prokázána možnost diferenciace borovice lesní v mladších fázích ontogenie podle délky jehlic, délky terminálních makroblastů, procentického zastoupení jedinců forem olistění pro skupiny populací v rámci ČR.

Poděkování:

Příspěvek byl zpracován v rámci řešení výzkumného záměru „Stabilizace funkcí lesa v biotopech narušených antropogenní činností v měnících se podmínkách prostředí“. (MZE 0002070201).

LITERATURA

- Atlas podnebí ČR
HILITZER, A. Rozšíření borovice na Šumavě. Lesnická práce, 1932, č. 11, s. 9-25.
- CHROUST, L. Světelný režim porostů borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a jejich asimilační biomasa. Lesnictví, 1993, roč. 39, č. 12, s. 487-496.
- MELOUN, M., MILITKÝ, J. Kompendium statistického zpracování dat. Praha: Academia, 2002. 764 s. ISBN 80-200-1008-4.
- MEZERA, A. Biologie a pěstování borovice obecné *Pinus silvestris*. In Pěstování borových porostů. Praha: Nakladatelství Brázda, 1952, s. 52-82.
- ŠINDELÁŘ, J. Přirozená obnova borovice lesní. Lesnická práce, 2004, č. 8, s. 5-7.
- ŠINDELÁŘ, J. K otázce geneticky podmíněné proměnlivosti populace borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) na území ČSSR. Lesnictví, 1981, roč. 27, č. 5, s. 385-408.
- ŠINDELÁŘ, J. Opatření k záchraně a reprodukci genových zdrojů borovice lesní (*Pinus sylvestris* L.) v ČSR. Zprávy lesnického výzkumu, 1989, roč. 34, č. 2, s. 1-5.
- VELENOVSKÝ, J. Všeobecná botanika: srovnávací morfologie. Díl II. Praha: Česká akademie císaře Františka Josefa pro vědy, slovesnost a umění, 1907. s. 235-612.

VARIABILITY OF SCOTCH PINE ASSIMILATION AND TRANSPIRATION COMPARTMENT

SUMMARY

The present study was carried out in a permanent research plot at Týniště nad Orlicí. Planting stock of six different Scotch pine provenances originated from various regions of the Czech Republic. Juvenile Scotch pine individuals were divided into two assimilation and transpiration compartment sorts by their morphological characteristic: (1) individual trees with long needles and (2) individual trees with short needles. In order to determine the variability of assimilation and transpiration apparatus (i. e. needles), these characteristics were evaluated: longitudinal growth of needles and terminal macroblast during growing season, morphological characteristic of needles and terminal macroblast, and brachyblast position on terminal shoot. Percentage of short- and long-needle individual trees was determined both once and repeatedly at the age of two years in Scotch pine experimental stand of six populations (approximately 4,300 trees).

Among chosen Scotch pine populations we registered significant progress in certain parameters; higher percentage of long-needle individual trees was statistically proved with local lowland populations. Lowland populations also had higher dry matter accumulation and more intensive longitudinal growth of terminal macroblast in comparison with upland and mountain populations. The possibility of Scotch pine differentiation in earlier ontogeny stages by needle length, terminal macroblast length, and by percentage of individual trees foliage variant was proved for population groups within the Czech Republic.

Recenzováno

ADRESA AUTORA/CORRESPONDING AUTHOR:

Ing. Jarmila Nárovcová, Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., VS Opočno
Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Česká republika
tel.: 494 668 391; e-mail: narovcova@vulhmop.cz