

MENDELOVA UNIVERZITA V BRNĚ

Lesnická a dřevařská fakulta

Ústav nauky o dřevě

**Monitoring tvorby dřeva a lýka smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na
mikroskopické úrovni**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

2016/2017

Bc. Jaroslav Gongol

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem práci: Monitoring tvorby dřeva a lýka smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na mikroskopické úrovni vypracoval samostatně a veškeré použité prameny a informace uvádím v seznamu použité literatury. Souhlasím, aby moje práce byla zveřejněna v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů (zákon o vysokých školách), ve znění pozdějších předpisů, a v souladu s platnou Směrnicí o zveřejňování vysokoškolských závěrečných prací.

Jsem si vědom, že se na moji práci vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., autorský zákon, a že Mendelova univerzita v Brně má právo na uzavření licenční smlouvy a užití této práce jako školního díla podle § 60 odst. 1 autorského zákona.

Dále se zavazuji, že před sepsáním licenční smlouvy o využití díla jinou osobou (subjektem) si vyžádám písemné stanovisko univerzity, že předmětná licenční smlouva není v rozporu s oprávněnými zájmy univerzity, a zavazuji se uhradit případný příspěvek na úhradu nákladů spojených se vznikem díla, a to až do jejich skutečné výše.

V Brně, dne 12. dubna 2017

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat především mému vedoucímu diplomové práce doc. Ing. Vladimíru Grycovi, Ph.D. za jeho ochotu a odborné rady, které mi poskytl při zpracovávání, a také zaměstnancům Ústavu nauky o dřevě. Dále bych chtěl poděkovat paní doc. RNDr. Ireně Markové, CSc. za poskytnutí klimatických dat.

Abstrakt

Jaroslav Gongol, Monitoring tvorby dřeva a lýka smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na mikroskopické úrovni

Diplomová práce se zabývá monitoringem tvorby dřeva a lýka smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na výzkumné ploše Rájec-Němčice v průběhu vegetačního období roku 2012 a 2013. V týdenních intervalech od 5. 4. do 7. 11. probíhaly odběry mikrovývrtů z 6 odlišných vybraných stromů pomocí trephoru. Z odebraných mikrovývrtů byly zhotoveny trvalé mikroskopické preparáty, které byly dále vyhodnocovány pod mikroskopem. Tato práce je zaměřena na zhodnocení kambiální aktivity a procesu tvorby dřeva a lýka ve vztahu ke klimatickým podmínkám. Součástí této práce bylo také posoudit výsledný charakter letokruhu a vliv tvorby dřeva na jeho vlastnosti a použití. Zjištěná fakta byla srovnána s literaturou, která se již zabývala touto problematikou. Průměrná délka činnosti kambia v roce 2012 činila 119 dní a 112 dní v roce 2013. Průměrný přírůst dřeva činil v prvním sledovaném roce 55 buněk a v druhém 33 buněk, kdy průměrný přírůst lýka byl 5,5 buněk a 5,2 buněk.

Klíčová slova: dřevo, lýko, kambiální aktivita, trephor, smrk ztepilý

Abstract

Jaroslav Gongol, Monitoring of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) Wood and Phloem formation at the microscopic level

The thesis deals with monitoring of the norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) wood and phloem formation on a research plot Rájec-Němčice during the growing season of 2012 and 2013. At weekly intervals from 5.4. to 7.11. were taken 11 -microbore samples from 6 different selected trees by using trephor. From taken microbore samples were created permanent microscopic preparations, which were further evaluated under a microscope. This thesis is focused on the evaluation of cambial activity and the process of formation of wood and phloem in relation to climatic conditions. Part of this thesis was also to evaluate the resulting annual growth ring character and the influence of the formation of wood on its properties and use. The findings were compared with the literature, which has already dealt with this issue. The average length of cambium activity in 2012 was 119 days and 112 days in 2013. The average growth of wood was 55 cells in the first year and 33 cells in the second year, when the average growth of phloem was 5.3 cells and 5.2 cells.

Keywords: wood, phloem, cambial activity, trephor, norway spruce

Obsah

1	ÚVOD	9
2	CÍL PRÁCE	10
3	LITERÁRNÍ PŘEHLED	11
3.1	DENDROLOGICKÁ CHARAKTERISTIKA SMRKU ZTEPILÉHO	11
3.1.1	<i>Využití dřeva smrku</i>	12
3.2	DŘEVO	12
3.2.1	<i>Struktura dřeva</i>	13
3.3	LÝKO.....	16
3.4	ANATOMICKÁ STAVBA JEHLIČNATÝCH DŘEVIN.....	17
3.4.1	<i>Tracheidy</i>	17
3.4.2	<i>Parenchymatické buňky</i>	18
3.5	RŮST DŘEVIN	20
3.5.1	<i>Kambium</i>	20
3.5.2	<i>Diferenciace buněk</i>	21
3.5.3	<i>Vliv parametrů prostředí na růst dřevin</i>	23
4	MATERIÁL A METODIKA	25
4.1	CHARAKTERISTIKA VÝZKUMNÉ PLOCHY	25
4.2	ODBĚR VZORKŮ.....	26
4.3	ZPRACOVÁNÍ VZORKŮ	27
4.4	VÝROBA MIKROSKOPICKÝCH PREPARÁTŮ	28
4.5	VYHODNOCOVÁNÍ TRVALÝCH PREPARÁTŮ	30
5	VÝSLEDKY	32
5.1	MONITORING TVORBY DŘEVA BĚHEM VEGETAČNÍHO OBDOBÍ 2012	32
5.2	MONITORING TVORBY DŘEVA BĚHEM VEGETAČNÍHO OBDOBÍ 2013	33
5.3	VYHODNOCENÍ MONITOROVANÝCH STROMŮ OBOU VEGETAČNÍCH OBDOBÍ	35
5.3.1	<i>Činnost kambia</i>	35
5.3.2	<i>Monitoring tvorby dřeva</i>	38
5.3.3	<i>Vliv klimatických podmínek na kambiální aktivitu a proces tvorby dřeva</i>	42

5.3.4	<i>Monitoring tvorby lýka</i>	46
5.3.5	<i>Vyhodnocení charakteristiky letokruhu</i>	48
6	DISKUSE	54
6.1	ANALÝZA ČINNOSTI KAMBIA.....	54
6.2	ANALÝZA TVORBY DŘEVA	56
6.3	ANALÝZA TVORBY LÝKA	58
6.4	VZTAH MEZI CHARAKTERISTIKOU A VLASTNOSTMI DŘEVA	59
7	ZÁVĚR	61
8	SUMMARY	62
9	LITERATURA	63

1 ÚVOD

V přírodě má dřevo velmi specifické postavení. Význam dřeva je nezastupitelný od dávných dob, kdy začalo sloužit jako materiál k výrobě obydlí, člunů, nástrojů, nábytku a k dalším potřebám pro každodenní život člověka. V letokruzích jsou uloženy stopy lidské činnosti. Z přírodních materiálů je dřevo nejbližší lidským potřebám, a proto ho nemůžeme brát pouze jako spotřební surovinu. Vzhledem k širokému využití tohoto materiálu, a to již od počátku historie lidstva, je o něj stále jeven velký zájem.

Dřevo je materiálem, který je chápán jako organická hmota, vytvářející se přírodními procesy. Základní stavební jednotkou dřeva je buňka. Souhrn buněk vytváří strukturu, ze které se skládá samotná dřevní hmota. Dřevo je považováno za heterogenní materiál, jenž má anizotropní charakter. Typy buněk se od sebe mohou navzájem lišit a mohou plnit odlišné funkce nezbytné k životu stromu.

Z důvodu globální změny klimatu se dnes věnuje velká pozornost stavu lesa po celé Zemi. Řeší se nejen otázka jejich obnovy a způsobu obhospodařování, ale například také dopady klimatických změn na jejich vývoj a ochrana před jejich destrukcí. V lesích se nachází mnoho různých druhů stromů, přičemž každý disponuje svými typickými vlastnostmi, které jsou z pravidla odrazem podmínek prostředí, ve kterém se strom vyskytuje. Naši nejvýznamnější dřevinou je smrk ztepilý (*Picea abies* (L.) Karst.), který je nejvíce zastoupeným jehličnatým druhem a má velmi široké využití v dřevozpracujícím průmyslu či stavebnictví. Právě z tohoto důvodu je tato práce zaměřena na tuto dřevinu. Strom ke svému přírodnímu růstu potřebuje především dostatek vody v půdě a vhodné klimatické podmínky. Tyto faktory značně ovlivňují výslednou strukturu a vlastnosti dřeva. Vliv těchto klimatických podmínek na růst dřevin je možné hodnotit pomocí analýzy procesu tvorby dřeva.

Tato diplomová práce je zaměřena na analýzu přírůstu dřeva a lýka smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.). Tvorba dřeva se odvíjí dle prostředí, ve kterém se dané porosty nachází, což se odráží v samotné stavbě dřeva a jeho vlastnostech. Zjištěné výsledky předmětné studie by bylo možné využít pro odhad materiálových vlastností dřeva, a také pro určení lokality s nejlepším potenciálem růstu dané dřeviny.

2 CÍL PRÁCE

Cílem této práce je zhodnocení monitoringu tvorby dřeva a lýka v rámci vegetačního období roku 2012 a 2013, a to u vybraných stromů smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na výzkumné ploše Rájec-Němčice. Úkolem je zpracování mikroskopických preparátů z odebraných vzorků dřeva a provedení jejich měření na buněčné úrovni pomocí digitalizace. Následně posouzení výsledného charakteru letokruhů a vlivu klimatických podmínek na strukturu dřeva. Na závěr statistické vyhodnocení a srovnání s odbornou literaturou zabývající se touto problematikou.

3 LITERÁRNÍ PŘEHLED

3.1 Dendrologická charakteristika smrku ztepilého

Hlavní hospodářskou dřevinou na území České republiky je smrk, a to především z pohledu jeho zastoupení v našich lesích (Vyskot et al. 1978). V roce 2012 byl na našem území zastoupen celkem 51,4 % (Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky 2012). V minulosti zde byl smrk rozšiřován umělou obnovou na úkor jiných dřevin. V nižších nadmořských výškách jsou nesmíšené smrkové porosty málo odolné a snadno podléhají kalamitám. Smrk potřebuje pro svůj dobrý vývoj velkou vzdušnost a půdní vlhkost. Smrky v nižších polohách vytváří plochý kořenový systém, a proto se snadno vyvrací, lépe se zakořeňují ve vyšších polohách. Smrk je velmi přizpůsobivá a polostinná dřevina, která snáší jak oslunění tak i částečný zástín (Vyskot et al. 1978). Kantor et al. (1975) uvádějí, že smrk nejlépe přirůstá za úplného přístupu denního světla. Důležité jsou pro něj celkové klimatické a mikroklimatické podmínky, z nichž má nejdůležitější význam relativní vlhkost. Tato dřevina snáší volné plochy, zabuřené prostředí, nevyžaduje přípravný porost, ale naopak je také možné s ní počítat pro kamenité plochy, které dovede svým kořenovým systémem vázat.

Podle Úradníčka et al. (2009) je smrk choulostivý vůči vysokým teplotám a jeho vývoji nevyhovuje nízká relativní vlhkost vzduchu. Také je poměrně málo odolný vůči námrazám a sněhu.

Smrk je považován za nejvyšší domácí strom Evropy. Dosahuje výšky až 70 m (nejčastěji však jen 30–50 m). Koruna smrku, obzvláště u solitérních jedinců, je velmi pravidelně kuželovitá. Jehlice dosahují délky 1 až 2 cm a mají čtyřhranný průřez. Borka stromu je měděné barvy, jemně šupinatá, přičemž je málo odlupčivá. V dolní části kmene nící má z pravidla přeslenité větve a uprostřed má většinou rovně odstávající nebo mírně vystoupavé větve. Samčí květy mají karmínově červenou barvu, a po rozkvětu dosahují délky asi 1 cm. Samicí šišťice jsou podlouhlé, nejčastěji se shlukují po několika a nachází se v horní části koruny. Mladé šišťice jsou charakteristické svou zelenou barvou, zralé světle hnědou a jsou asi 12–16 cm dlouhé (Kremer, 1995).

Za nejvhodnější místa pro výskyt smrku jsou považována místa jak vyšší, tak i nižší horské polohy s ročními srážkami nad 700 mm. Nejvhodnější příměsí smrku je jedle v zastoupení (10–30 %), buk (10–30 %) a modřín (5 %), k nimž se přičleňuje také

klen a jeřáb. Mezi hlavní zásady pěstění smrčin u nás patří zlepšení jejich zdravotního stavu, zpevnění porostu a zlepšení prostředí, zejména půdy, pomocí melioračních dřevin (Vyskot et al. 1978).

3.1.1 Využití dřeva smrku

Dřevo smrku patří mezi naše nejdůležitější užitkové dřevo (Šlezingerová, Gandelová 2004). Smrk je nejpoužívanější dřevem ve stavebnictví (Hájek, 1993). Používá se jako stavební a konstrukční dřevo pro nadzemní i podzemní stavby, zejména na stožáry, sloupy, střešní a mostní konstrukce, lešení, podlahovinu, důlní dříví a jiné (Šlezingerová, Gandelová 2004). Hájek (1993) uvádí, že v zemědělském stavitelství se smrková tyčovina používá na lehké konstrukce objektů pro hospodářské zvířectvo. Mimo stavebnictví se smrkové dřevo využívá při výrobě nábytku a beden. Také Šlezingerová a Gandelová (2004) uvádějí, že dřevo smrku se používá v nábytkářství pro výrobu nábytku, dých, překližek a lišt. Dále se používá na chemické a polochemické zpracování, zejména pro buničinu, dřevovinu, dřevovláknité a dřevotřískové desky. Rovněž dle Hájka (1993) je smrkové dřevo velmi důležitou surovinou při výrobě celulózy, umělých textilních vláken a v papírenském průmyslu.

Širší pohled poskytuje Mikula (1976), který uvádí, že smrkové dřevo se používá v nejrůznějších spotřebních oborech, zejména ve stavebnictví, tesařství, stavebním a nábytkářském truhlářství, bednářství, kolářství, řezbářství a k výrobě hudebních nástrojů.

Dle Šlezingerové a Gandelové (2004) dobře rostlé smrky poskytují rezonanční dřevo se souměrnými úzkými letokruhy, které mají šířku 1 až 4 mm s podílem letního dřeva v letokruhu v rozmezí 5 až 20 % a jsou bez vad. Uvedené parametry slouží při výběru dřeva pro výrobu hudebních nástrojů.

3.2 Dřevo

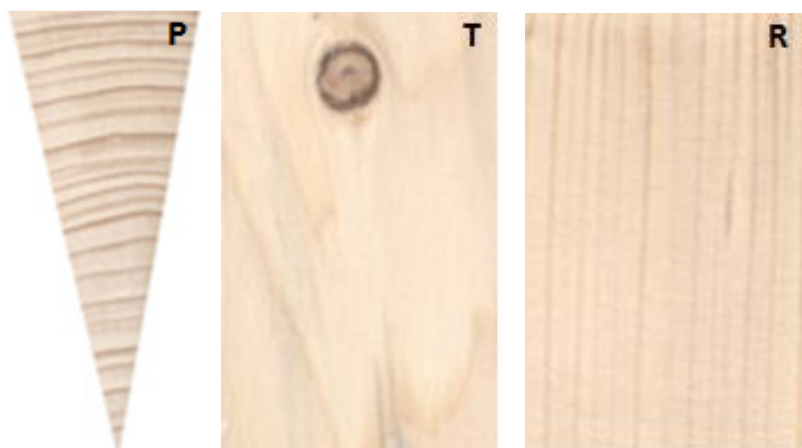
Šlezingerová a Gandelová (2004) uvádějí, že dřevo je centrální část kmenů dřevin, která se nachází mezi kambiem a dření. Dřevo je produktem dělivého pletiva kambia. Rovněž je nejvíce zastoupenou částí kmenů, může zaujímat 70–93 % objemu stromu. Dřevo představuje systém rostlinných pletiv, který je tvořen převážně

zdřevnatělými buněčnými stěnami. Za nejdůležitější složku dřeva je považována celulóza, která představuje přibližně 50 % objemu dřeva (Bowyer et al. 2002).

3.2.1 Struktura dřeva

Vnější vzhled dřeva definuje makroskopická struktura, kterou se rozumí soubor morfologických znaků tvořící kresbu neboli texturu na povrchu dřeva. Tyto znaky lze pozorovat pouhým okem. Mezi základní strukturální (makroskopické) znaky patří letokruhy, pryskyřičné kanálky, dřeňové paprsky, cévy, dřeňové skvrny a suky. Další znaky, které doplňují povrchové a vzhledové vlastnosti jsou barva, lesk, vůně. Dále pak kategorie znaků související s barvou jako jsou běl, jádro a vyžralé dřevo (Šlezingerová, Gandelová 2004). Znaky jsou typické pro určité dřeviny, které umožňují určení příslušného druhu. Většina znaků dřeva se rozdílně projevuje na řezech, které mají různou polohu na podélnou osu kmene. Mezi základní řezy osou kmene patří příčný, tangenciální a radiální řez obr. 1 (Požgaj et al. 1993).

Šlezingerová a Gandelová (2004) uvádějí, že dřevo smrku je jednotně zbarveno po poloměru kmene a nemá rozlišeno jádro a běl. Makroskopicky lze rozlišit vyžralé dřevo pouze u čerstvě skáceného stromu. Dřevo smrku je žlutobílé až světle žlutohnědé. Letokruhy jsou zřetelné s pozvolným přechodem mezi jarním (světlejším) a letním (tmavším) dřevem v rámci letokruhu. Pryskyřičné kanálky jsou drobné a patrné pouze na podélných řezech, kde se jeví jako svislé tmavší pásy.



Obr. 1: Makroskopická stavba základních řezů smrku ztepilého. P – příčný řez, T- tangenciální řez, R- radiální řez (Lexikon dřev – Ústav nauky o dřevě 2002)

Charakteristika letokruhů a jejich stavba

Letokruh je tloušťkový přírůst vytvořený během vegetačního období periodickou činností dělivých buněk kambia. U všech dřevin mírného pásma jsou letokruhy makroskopicky zřetelné, protože se skládají ze dvou barev i strukturou rozdílných vrstev jarního a letního dřeva. Opačně je tomu u některých dřevin tropického pásma, kde letokruhy nejsou zřetelné (Požgaj et al. 1993). Šlezingerová a Gandelová (2004) uvádějí, že stále zelené dřeviny tropického a subtropického pásma tvoří přírůstové vrstvy kontinuálně v průběhu celého roku bez rozlišení letokruhů nebo tvoří přírůstové vrstvy, které neodpovídají přesně jednotlivým rokům, ale střídání sušších a vlhkých období.

Nejvýraznější letokruhy jsou pozorovatelné u jehličnatých dřevin a to z důvodu výrazné vrstvy letního dřeva a nejvýraznějšího rozdílu mezi jarním a letním dřevem. Jarní dřevo je světlejší a výrazně měkčí. Naopak letní dřevo je tmavší a výrazně tvrdší s 2 až 3 krát vyšší hustotou (Požgaj et al. 1993). Dřevo našich jehličnanů lze dle ostrosti hranice (od ostré k pozvolné) mezi jarním a letním dřevem seřadit takto: modřín, douglaska, borovice, tis, jedle, smrk, jalovec (Gandelová, Šlezingerová 2014; Gandelová et al. 2014).

Speer (2010) uvádí, že jarní dřevo je charakteristické buňkami s velkými lumeny ve vztahu k buněčné stěně. Opačně je tomu u buněk letního dřeva, které jsou vždy zploštělé a mají kompaktnější lumen ve vztahu k buněčné stěně. Fritts (1976) a Schweingruber (1990) uvádějí, že velikost a počet buněk letokruhu je závislá na okolních faktorech, které mohou měnit strukturu letokruhů. Na anatomických vlastnostech (např. struktura letokruhů) se odráží vliv sezónního charakteru klimatu.

Na příčném řezu kmene tvoří letokruh převážně koncentrické vrstvy (roční přírůst dřeva) navazující na sebe a obklopující dřev. Na radiálním řezu kmene se letokruhy jeví jako svislé rovnoběžné pásy a na tangenciálním řezu se vytváří rozmanité zvlněné elipsy obr. 1. (Šlezingerová, Gandelová 2004). Letokruhy lze dle Gandelové et al. (2014) přirovnat k soustavě kuželovitých plášťů postupně nasedajících na sebe. Nově vytvořený letokruh navazuje na předcházející letokruhy, a tímto způsobem strom každoročně zvětšuje svůj průměr tloušťkovým a výškovým přírůstem. Cook a Kairiukstis (1990) uvádějí, že zpravidla se tloušťkový přírůst sleduje ve výšce 1,3 m, kde není ovlivňován kořenovými náběhy.

Šířka a tvar letokruhů

Struktura letokruhu a jeho šířka závisí nejen na druhu a věku dřeviny, ale i na poloze ve kmeni, stanovištních podmínkách, sociálním postavení dřeviny v porostu a pěstebních opatřeních. Většina dřevin vytváří ze začátku širší letokruhy a s rostoucím věkem dochází ke zmenšení jejich šířky (Zobel, Sprague 1986). Průměrná šířka letokruhů je proto u mladších dřevin větší než u stromů v mýtním věku. Tento proces je zachován jen v hlavních rysech a neplatí pro každou dřevinu, protože vyjma věku dřeviny je šířka letokruhů ovlivněna trváním jednotlivých vegetačních období a jinými faktory (Štěpánková 2001).

Šířka letokruhu u většiny našich hospodářsky významných dřevin se pohybuje mezi 1–5 mm. U stromů s malými korunami za nepříznivých podmínek růstu se šířka letokruhu pohybuje i pod 1 mm. Naopak je tomu u stromů s velkými korunami, které mohou mít šířku letokruhu 5–10 mm (Požgaj et al. 1993). Také v závislosti na zeměpisné šířce a výšce se mění šířka letokruhů. S rostoucí zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou se průměrná šířka letokruhů zmenšuje (Gandelová et al. 2014).

Věk stromů a šířka letokruhů jsou zajímavé údaje nejen pro lesnický, ale také pro dřevařský výzkum a praxi. Podíl jarního a letního dřeva v letokruhu je zjistitelný pouze u jehličnatých a kruhovitě pórovitých dřevin (Požgaj et al. 1993). Šířka letokruhů a podíl letního dřeva mohou sloužit jako orientační ukazatel fyzikálních a mechanických vlastností dřeva. Obecně je známo, že se stoupajícím podílem letního dřeva v letokruhu se hodnoty fyzikálních a mechanických vlastností zvyšují. U jehličnatých dřevin se zvyšující se šířkou letokruhů se hodnoty fyzikálních a mechanických vlastností snižují. Někdy se jako podmínka pro dřevo s vyhovujícími fyzikálními a mechanickými vlastnostmi pro kvalitní výrobky používá počet letokruhů na 1 cm. Pro výrobu hudebních nástrojů (především houslí), se používá vysoce kvalitní rezonanční dřevo smrku, které mimo jiné požadavky, nemá mít méně než 10 letokruhů na 1 cm. Pro jemnou strukturu s úzkými a hustými letokruhy je ceněno dřevo severských jehličnatých dřevin s krátkým vegetačním obdobím (Gandelová et al. 2014). Požgaj et al. (1993) uvádějí, že parametry letokruhů jsou rozhodujícím ukazatelem při výrobě dých.

3.3 Lýko

Lýko (floém) se skládá ze sítkovic, doprovodných buněk sítkovic, parenchymatických buněk tvořící lýkové paprsky, výplňového parenchymu a u některých dřevin ze sklerenchymatických lýkových vláken. Tyto anatomické elementy nemusí být zastoupeny u všech dřevin (Gandelová et al. 2014). Lýko jehličnatých dřevin se skládá z parenchymatických buněk a sítkových buněk (Panish, de Zeeuw 1980; Gandelová et al. 2014). Alferi a Evert (1973) upřesňují, že floém se u čeledi *Pinaceae* skládá z živých mateřských sítkových buněk a různých typů parenchymatických buněk. V průběhu každého přírůstu se pásy floémového parenchymu více méně uspořádají do viditelných a přerušovaných tangenciálních skupin, většinou jedna nebo dvě buňky v radiálním směru. Uvedený parenchymatický pás odděluje časný (jarní) a pozdní (letní) floém. Gričar a Čufar (2008) uvádějí, že buňky časného floému mají zpravidla větší rozměry a tenčí buněčné stěny než buňky pozdního floému. Počet buněk časného floému je relativně stálý, méně závislý na vitalitě stromu a jeho šířka se mění až se změnou šířky celého floému, zatímco počet buněk pozdního floému je hodně variabilní (Gričar et al. 2009).

Růst floému je zřejmě více ovlivňován endogenními faktory než růst xylému (Gričar, Čufar 2008). Důvodem může být to, že pouze buňky, které se vytvořily v aktuálním vegetačním období ve floému, jsou funkční. Starší buňky jsou stlačeny z důvodu sekundárního růstu kmene, a proto se stanou nefunkčními (Panshin, de Zeeuw 1980). Evert (2006) uvádí, že z fyziologického hlediska je vývoj floémových buněk stejně důležitý jako vývoj buněk xylémových, možná i důležitější. Rychlost tvorby floému je poměrně stabilní během vegetačního období a je málo ovlivňována změnami růstových podmínek, zatímco tvorba xylému je hodně ovlivnitelná environmentálními a klimatickými faktory (Alfieri, Evert 1968; Panshin, de Zeeuw 1980; Gričar 2007; Gričar, Čufar 2008).

Počet vytvořených buněk floému v průběhu vegetačního období je výrazně menší než počet buněk xylému vytvořených za stejné období (Zimmermann, Brown 1971). Také Gričar et al. (2009) uvádějí, že kambium u normálně vitálních stromů vytváří více buněk xylému než floému. Dále zjistili, že poměr mezi xylémem a floémem klesá se snižující se vitalitou stromů, a pouze v extrémních podmínkách může být floém širší než xylém.

3.4 Anatomická stavba dřeva jehličnatých dřevin

Jehličnaté dřeviny jsou oproti listnatým dřevinám vývojově starší. Jejich dřevo je charakteristické výraznou vrstvou letního dřeva, čímž je dobře rozpoznatelný přechod mezi jarním a letním dřevem (Požgaj et al. 1993). Dřevo jehličnanů se vyznačuje jednoduchou a téměř pravidelnou stavbou, na které se podílejí dva typy anatomických elementů, a to tracheidy a parenchymatické buňky, viz tab. 1 (Gandelová et al. 2014). Což potvrzují i Schweingruber et al. (2006), jenž uvádějí, že dřevo jehličnatých dřevin je tvořeno dvěma základními anatomickými elementy – tracheidami a parenchymem.

Tab. 1: Zastoupení tracheid a struktur tvořených parenchymatickými buňkami ve dřevě vybraných jehličnanů (% z celkového objemu dřeva) (podle Perelygina 1965)

dřevina	tracheidy	dřeňové paprsky	pryskyřičné kanálky	dřevní parenchym
	[%]			
smrk	92,5–95	5,0–7,2	0,2–0,3	nepatrně
borovice	91	5,3–8,4	0,5–1,1	–
modřín	89	10	0,1	0,9

3.4.1 Tracheidy

Dle Gandelové et al. (2014) jsou tracheidy nebo-li cévice převládajícím anatomickým elementem dřeva jehličnanů. Na celkovém objemu dřeva se podílejí až z 95%. Disponují jak vodivou, tak také mechanickou funkcí. Jsou charakteristické svým protáhlým uzavřeným tvarem buněk (100-300× delší než širší) s 4–6 úhelníkovým příčným průřezem s různým zakončením (ostře špičaté, zašpičatělé, oblé, zubaté, rovné). Tvar, tloušťka, šířka, délka a buněčné stěny tracheid se liší dle jejich funkce (Gandelová a Šlezingerová 2014). Kromě diferencujících se tracheid v rostoucím stromě posledního letokruhu, jsou zde také mrtvé buňky se zdřevnatělými buněčnými stěnami.

Charakteristickému uspořádání tracheid odpovídá seskupení v radiálních souborech s méně či více podobnými tangenciálními rozměry. Na začátku vegetačního období se tvoří tracheidy jarního dřeva, jenž mají velký lumen a tenkou buněčnou stěnu. Naopak na konci vegetačního období se tvoří tracheidy letního dřeva, které mají lumen malý. Rozměr tracheid se od jarního dřeva radiálně zmenšuje k letnímu, přičemž tloušťka buněčné stěny se zvětšuje (Gričar 2007).

Jarní tracheidy plní převážně vodivou funkci vedou vodu s rozpuštěnými minerálními látkami vzestupným proudem od kořenů do koruny stromu. Jsou to tenkostěnné prozenchymatické buňky rourkovitého tvaru s převážně zaobleným zakončením. Jejich délka je v rozmezí 2–6 mm, šířka kolem 0,04 mm a tloušťka buněčných stěn 2–3 μm . (Požgaj et al. 1993). Průměrně dosahují tracheidy smrku délky 2,9 mm (Wagenführ 1966). Radiální stěny tracheid jsou pokryty 70 až 90 dvojtečkami, přičemž platí, že na tangenciálních stěnách je nižší počet dvojteček, které jsou také velikostně menší (Požgaj et al. 1993).

Letní tracheidy plní především mechanickou funkci. Jsou charakterizovány jako tlustostěnná sklerenchymatická vlákna vřetenovitého tvaru, která jsou na kocích převážně ostře zakončena. Letní tracheidy jsou přibližně o 10 % větší než jarní. Šířka letních tracheid je v tangenciálním směru shodná s jarními tracheidami, ale v radiálním směru je menší, zhruba kolem 0,02 mm. Tloušťka samotné buněčné stěny je 3–7 μm (Požgaj et al. 1993). Dle Gandelové et al. (2014) se na letních tracheidách vyskytuje podstatně méně dvojteček než na jarních (8–25), přičemž tečky jsou velmi drobné.

3.4.2 Parenchymatické buňky

Parenchymatické buňky dřeva jehličnanů tvoří dřeňové paprsky a podélný dřevní parenchym. Mají tvar kratších hranolků, válců nebo vřeten, a také se podílejí na stavbě pryskyřičných kanálků. Buněčné stěny jsou u tohoto typu buněk zdřevnatělé (kromě epitelových buněk pryskyřičných kanálků). Po lignifikaci buněčné stěny parenchymatické buňky neodumírají (s výjimkou epitelových buněk pryskyřičných kanálků), ale zachovávají si po různě dlouhou dobu života stromu buněčný obsah a jsou součástí fyziologických procesů (Gandelová et al. 2014). Mají funkci sekreční, která zajišťuje především radiální transport vody a látek, a také mechanickou (Niklas 1992). Gandelová et al. (2014) uvádějí, že podle orientace ve dřevě jsou tvořeny vřetenovitými kambiálními iniciálami (axiálně orientovanými parenchymatickými buňkami) nebo iniciálami dřeňových paprsků (horizontálně uloženými buňkami).

Dřeňové paprsky

Dle Torelliho (1990) je dřeňový paprsek charakterizován jako radiálně orientovaný soubor buněk ve dřevě a lýku. Gandelová et al. (2014) uvádějí, že u jehličnanů tvoří dřeňové paprsky 5–10 % z celkového objemu kmene stromu. V

tzv. křížovém poli neboli v místě, kde se střetávají parenchymatické buňky dřevných paprsků s tracheidami, se vyskytuje pro určitý druh jehličnanů charakteristický tvar i počet teček. U dřeva jehličnanů bez výskytu pryskyřičných kanálků jsou typické dřevné paprsky jednovrstevné (homocelulární), tvořené pouze parenchymatickými buňkami. U jehličnanů s výskytem pryskyřičných kanálků jsou dřevné paprsky heterocelulární (různoběžné) a jsou tvořeny parenchymatickými buňkami, a také příčnými tracheidami, jak uvádí (Torelli 1990).

Podélný axiální dřevní parenchym

Podélný (axiální) dřevní parenchym se skládá z pásů parenchymatických buněk nebo z jednotlivých větvenovitých buněk orientovaných v podélném směru osy kmene. Základní funkcí je ukládání zásobních látek (Gandelová et al. 2014). Speer (2010) uvádí, že buňky axiálního parenchymu jsou živé a mají kompletní protoplast uložený v lumenu buňky. Tyto buňky lze na příčném řezu pozorovat jako normální průřez tracheidou. Jejich rozpoznávacím znakem je vakuola (centrální dutina v buňce) s buněčným obsahem, která je charakteristická svou tmavou barvou.

Pryskyřičné kanálky

Pryskyřičné kanálky jsou dlouhé trubicovité mezibuněčné prostory, které vznikly rozestoupením parenchymatických buněk nebo rozpuštěním jejich buněčných stěn. Ve dřevě jehličnanů tvoří jak vertikální, tak také horizontální síť kanálků. Pryskyřičné kanálky rozvádí ve stromě pryskyřici, která slouží k hojení ran. Díky jejich funkci jsou jehličnany relativně odolné vůči hnilobě. Vertikální pryskyřičné kanálky procházejí dřevem ve směru podélné osy kmene. Na jejich stavbě se podílejí tři vrstvy parenchymatických buněk, a to epitelové buňky (živé buňky), mrtvé buňky (mechanická opora živých buněk) a doprovodný parenchym (živé parenchymatické buňky, plní funkci zásobní), (Gandelová et al. 2014). Horizontální pryskyřičné kanálky vedou dřevem ve směru kolmém na podélnou osu kmene a jsou uloženy v dřevných paprcích. Jsou složeny ze dvou vrstev: epitelových a mrtvých parenchymatických buněk. Zastoupení pryskyřičných kanálků ve dřevě jehličnanů je okolo 0,2 % z celkového objemu dřeva. (Gandelová et al. 2014). Hlavním ukazatelem struktury letokruhů jehličnatých dřevin jsou především ztlustěliny buněčných stěn a zploštěné buňky pryskyřičných kanálků (Speer 2010).

3.5 Růst dřevin

Typickým projevem živých organismů je samotný růst, což představuje nevratné přibývání hmoty nebo velikosti spojené s činností živé protoplazmy. Potřebné látky a energie k výstavbě rostlinného těla dodává během růstu buněčný metabolismus. Růst je také neoddelitelně propojen se změnami struktury a utvářením jednotlivých pletiv a orgánů rostlinného těla. Takto popsané změny nazýváme diferenciací, přičemž samotný růst a diferenciacie jsou vzájemně neoddelitelné a prolínají se v časové ose ontogeneze (Procházka et al. 1998).

Gandelová et al. (2014) uvádějí, že dřeviny patří do početné skupiny mnohobuněčných rostlin. Buňky, které je tvoří, se navzájem liší tvarem, stářím, fyziologickou funkcí, umístěním, ale přitom jsou v různém stupni příbuzné, protože vznikaly postupným dělením jediné buňky – zygoty – vaječné buňky oplozené jádrem pylového zrna.

3.5.1 Kambium

Pletiva způsobující zvětšování objemu kmene jsou zpravidla vaskulární a skládají se z elementů xylému a floému. Tyto elementy vznikají z laterálního meristému, který obklopuje samotný kmen. Laterální meristémy se vytváří mezi xylémem a floémem primárního cévního systému. Tento meristémy je pak označován jako vaskulární kambium. Je známo, že vaskulární kambium není stejnotvárné, ale skládá se z kambiálních buněk, které dělají meristémy trvalým, a také z jejich nediferencovaných derivátů. Tato celá oblast je označována jako kambiální zóna nebo pouze jako kambium (Philipson et al. 1971).

Gryc et al. (2010) popsali činnost kambia jako oddělování nových buněk dřeva centripetálně (směrem ke dřeni) a nových buněk lýka centrifugálně (směrem k obvodu kmene). Na dobu činnosti kambia má vliv především druh dřeviny, stanoviště a konkrétní klimatické podmínky v daném vegetačním období.

Většina dřevin roste periodicky než nepřetržitě, přičemž platí, že periodicitu v oblastech mírného pásu souvisí se změnami ročního období s růstem v jarním a letním období, po kterém následuje období klidu, které trvá až do nového jarního období. V oblastech tropického pásu je růst nepřetržitý nebo nepřerušovaný. Na rozdíl od mírného pásu nesouvisí periodicitu v tropech tak zřetelně se sezonními změnami. Normální činnost kambia v mírném pásu dle ročního období se dá vyznat z tvorby letokruhu ve dřevě.

Hranice mezi ročními přírůsty nebo letokruhy jsou výrazně ohraničeny, což je způsobeno tvorbou pozdního výrazného dřeva ke konci vegetačního období a jarního dřeva na začátku dalšího období (Philipson et al. 1971).

Počet vrstev buněk v kambiální zóně se odvíjí dle druhu dřeviny a ročního období. V období vegetačního klidu se kambium skládá z 5–6 vrstev buněk (v radiálním směru), ve vegetačním období může u některých dřevin obsahovat až 15–20 vrstev buněk (Gandelová et al. 2014). Dle Požgaje et al. (1993) je pro buňky kambiální zóny charakteristický tvar vřetenovitých iniciál a izodiametrických iniciál. Vřetenovité iniciály jsou axiálně protáhlé buňky, které mají zploštělý obdélníkový nebo mnohoúhelníkový průřez a na obou jejich koncích jsou šikmo nebo střechovitě zakončené. Izodiametrické iniciály (iniciály dřeňových paprsků), vznikají příčným dělením nebo také bočním oddělením z vřetenovitých iniciál. Jejich typickým tvarem jsou krátké okrouhlé válečky nebo mnohoúhelníkové hranoly.

Činnost kambia v našem zemském pásu přetrvává 4–6 měsíců v roce. Maximální aktivita kambia je v období od poloviny června do poloviny srpna, kdy se může vytvořit až 75 % celkového ročního přírůstku (Požgaj et al. 1993).

Na počátku vegetačního období jsou nové buňky vytvářeny pozvolna, dochází k bobtnání kambia (zvětšování radiálního rozměru kambiálních buněk), řídnutí cytoplazmy a zvětšování jádra (Gričar 2012). Když je kambium úplně aktivováno, tvorba nových buněk probíhá rychleji (Gandelová et al. 2014). Roční radiální růst v oblastech mírného pásma odpovídá růstové křivce tvaru „S“. Tato typická křivka radiálního růstu závisí především na podmínkách vnějšího prostředí (Philipson et al. 1971).

3.5.2 Diferenciace buněk

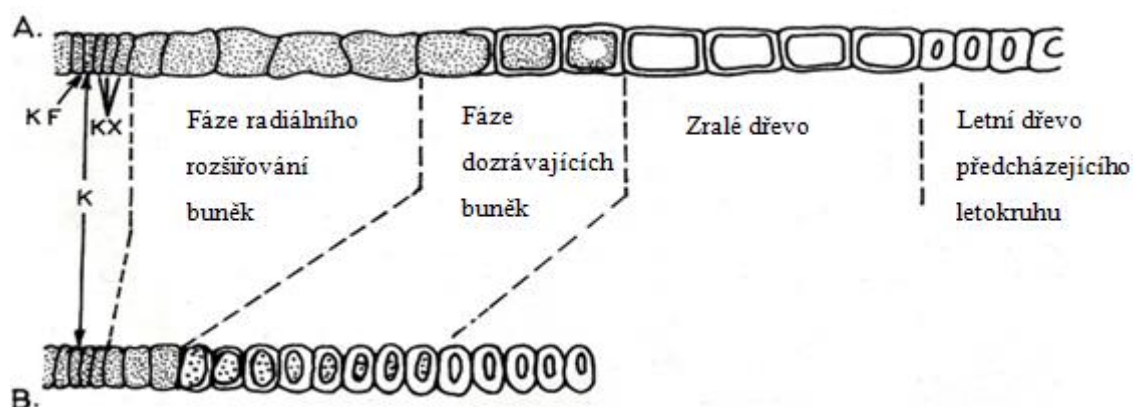
Diferenciaci charakterizujeme jako rozlišování buněk na specializované pro určité orgány a funkce (buňky diferencované) a dle nabývání rozdílné struktury, funkcí a vytváření uspořádanosti rostlinného těla (Procházka et al. 1998). Proces diference nastává v určitých anatomických elementech dřeva, jakmile se mateřská buňka dřeva oddělená kambiální iniciálou či jejími deriváty začne radiálně rozšiřovat a ztrácí meristematickou schopnost, přičemž přestává být součástí kambiální zóny (Gandelová et al. 2014).

Gryc et al. (2010) uvádějí, že diferenciaci anatomických elementů dřeva je velmi složitý proces, který je ovlivněn mnoha vnějšími a vnitřními faktory. Tento proces je možné nejlépe pozorovat na příčném řezu. Proces diferenciaci zahrnuje v podstatě tři fáze. V první fázi získává buňka oddělená v kambiální zóně svůj tvar a velikost, to znamená, že nastává její růst do určitého tvaru anatomického elementu dřeva. Buněčná stěna je v této fázi tvořena střední lamelou a primární stěnou. V druhé fázi pak dochází k sekundárnímu tloušťnutí buněčné stěny anatomických elementů. V rámci třetí fáze nastává lignifikace buněčné stěny, kdy dochází k vyčerpání cytoplazmy a buňky prakticky odumírají. Výjimkou však jsou parenchymatické buňky (Gandelová et al. 2014; Wilson et al. 1966; Matovič 1988; Požgaj et al. 1993; Horáček 1994).

Dle Wodzickieho (1971) je na základě charakteru diferencujících se buněk v rámci nově se tvořícího letokruhu možné pozorovat tři základní zóny, viz (Obr. 2).

1. Zóna dělení mateřských buněk.
2. Zóna diferenciaci, dělicí se na dvě fáze:
 - Fáze radiálního rozšiřování – buňky zvětšují především své příčné rozměry.
 - Fáze dozrávání – charakteristická především tvorbou sekundární buněčné stěny a lignifikací buněčné stěny.
3. Zóna zralého dřeva, v rámci které, je již většina buněk mrtvá.

Gričar (2007) uvádí, že proces diferenciaci zahrnuje postkambiální buněčný růst, vytvoření buněčné stěny a také lignifikaci a programovanou buněčnou smrt.



Obr. 2: Schéma diferenciaci jarního (A) a letního (B) dřeva u jehličnatých dřevin (Wodzicki 1971)

3.5.3 Vliv parametrů prostředí na růst dřevin

Změny prostředí ovlivňují nejen začátek xylogeneze, ale také tempo jednotlivých procesů a přerušení (Wodzicki 2001). Vývoj xylému je ovlivněn mnoha faktory, jež můžeme členit na vnější (exogenní) a vnitřní (endogenní). Pouze jediný faktor může v rostlině ovlivnit celou řadu procesů, tudíž není možné stanovit vliv jednoho faktoru a je nutné pohlížet na faktory jako na komplex vzájemně propojených a souvisejících vlivů (Philipson et al. 1971). Wodzicki (2001) člení exténní faktory prostředí na faktory, jež ovlivňují základní podmínky xylogeneze a nahodilé faktory. Mezi základní faktory řadí například teplotu, živiny, vodu, úrodnost půdy, gravitaci atd. Za nahodilé faktory považuje například vítr, mráz, lesnictví, záplavy, znečištění ovzduší atd.

Fyziologické procesy rostliny jsou mimo jiné ovlivňovány její teplotou, přičemž platí, že rostliny mají tendenci přibližovat svou teplotu okolí (Larcher 1988). Pouze nepatrný rozdíl teploty může vést k velmi významným změnám růstové rychlosti (Horáček 1994). Gričar (2007) uvádí, že když je průměrná denní teplota nad 5 °C po dobu několika dní, dochází pak k aktivaci kambia. Dle Horáčka et al. (1999) a Matoviče (1990) je průměrná minimální teplota, jež způsobuje činnost kambia vyšší a to 8 °C po dobu minimálně pěti dní. Rossi et al. (2007) uvádějí, že u jehličnanů, které se vyskytovaly ve vysokých nadmořských výškách, byla pro aktivaci xylogeneze nutná průměrná denní teplota 5,6–8,5 °C. V roce 2009 byla zjištěna na výzkumné ploše Rájec-Němčice aktivace kambia při průměrných denních teplotách v intervalu 11,8–14,4 °C (Gryc et al. 2010).

Dalším faktorem, který podstatně ovlivňuje tvorbu xylému a aktivitu kambia je obsah vody v půdě (Horáček et al. 1999; Larson 1994). Relativní rychlost absorpce vody a její ztráta reguluje vodní bilanci rostliny. Tato ztráta vody může být ovlivněna teplotou, slunečním zářením, vlhkostí, větrem, plochou listů, jejich strukturou a chováním jejich průduchů (Kramer 1962). Jen na začátku periodického růstu jsou rostliny obecně adaptovány na sucho, kdežto v pozdních stádiích ontogeneze je adaptace nepřímá a je zprostředkována jinými faktory (Horáček 1994). Abe a Nakai (1999) zjistili, že v důsledku nedostatku vody u jehličnanů dochází ke zmenšení radiálního rozměru tracheid. Důsledkem periodického sucha během vegetačního období pak dochází dle Schweingruber et al. (2008) ke změnám v hustotě dřeva. Schweingruber et al. (2008) uvádí, že tyto změny jsou typické pro stromy rostoucí v klimatických podmínkách s velmi

nízkými letními srážkami v oblasti monzunové a v oblasti mediteránu. Dle Fritse (1976) dochází koncem vegetačního období k výraznému snížení půdní vlhkosti, což se projevuje jako limitující efekt na radiálním přírůstu kmene. Horáček (1994) uvádí, že je tento efekt způsoben vysokými letními teplotami, které se výrazně podílejí na zvýšení rychlosti evaporace. Srážky z předešlého období nemají dle Sasse a Ecksteina (1995) nijak podstatný vliv na počáteční fázi činnosti kambia. Anatonova a Stasova (1993) uvádí, že úhrn srážek v letních měsících zpravidla ovlivňuje především konec kambiální aktivity.

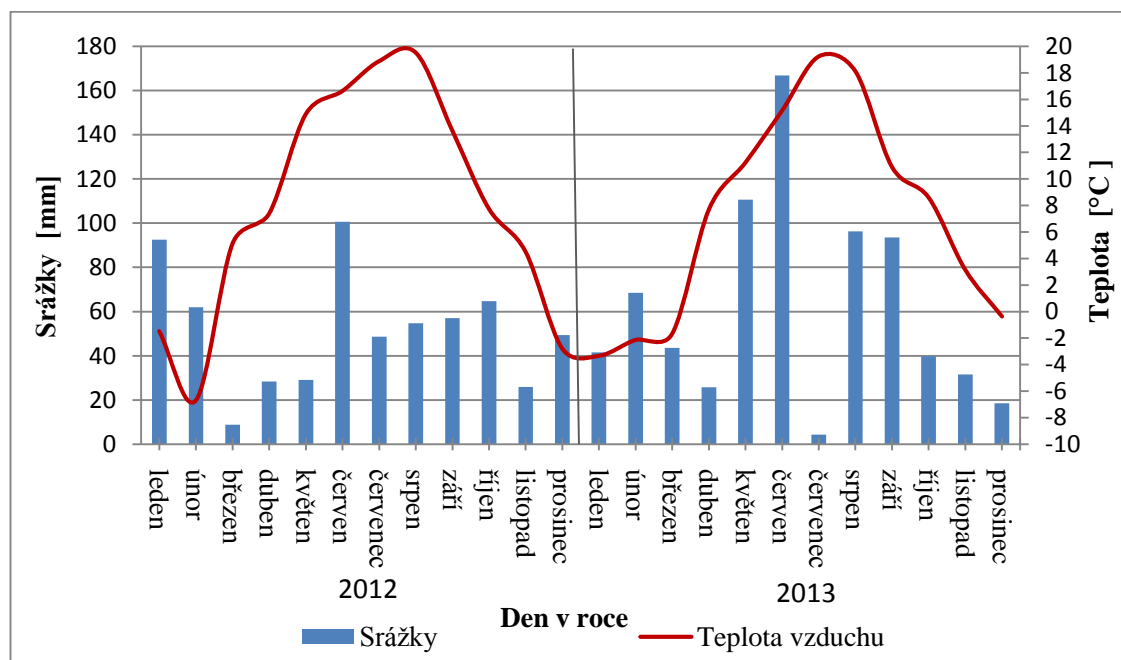
Vliv na anatomickou stavbu dřeva mají také stanovištní podmínky. Z dendrochronologických studií je známo, že klimatické podmínky působí u jehličnanů na radiální přírůst a hustotu letního dřeva, což však není doposud dostatečně zpracováno. Je však obecně známo, že anatomická stavba dřevních vláken je dána mimo jiné také mechanickými faktory např. postavením stromu v porostu nebo například vlivem gravitace (Schweingruber et al. 2008).

Podstatným faktorem je také radiace neboli intenzita slunečního záření. Intenzita světla významně ovlivňuje radiální růst, jelikož působí na rychlost procesu fotosyntézy (Philipson et al. 1971). Sluneční záření může mít na vývoj dřeviny stimulační účinek, ale také může dřevinu poškodit (Horáček et al. 2003). Dle Philipsna at al. (1971) mají stromy v hustých porostech zpravidla úzké letokruhy a dominantní stromy širší, což je způsobeno konkurencí o vodu, živiny, a také světlo.

4 MATERIÁL A METODIKA

4.1 Charakteristika výzkumné plochy

Odběr vzorků pro účely výzkumu byl proveden v oblasti Rájec-Němčice, jenž se nachází v oceánicky laděné základní klimaticko-vegetační oblasti. Vybraná lokalita je ovlivněna klimatem Baltického a Severního moře s ekologickou variantou stupňovitosti buko-jehličnatou a chorologickou variantou sudeto-hercynskou (Horáček et al. 1996). Toto území se nachází v geografické poloze se zeměpisnými souřadnicemi 49° 29' s. z. š. a 16° 43' v. z. d. a je součástí Jihomoravského kraje, přičemž z hlediska typografického systému České republiky spadá do České vysočiny. Charakteristickým půdním typem této lokality jsou kambizemě. Mateční horninou celé plochy je kyselý grandior, který je narušen zvětrávacími procesy. Typologicky lze tuto lokalitu řadit do skupiny lesních typů kyselá jedlová bučina (5K) vyskytující se na kyselých půdách náhorních plošin. Rájec-Němčice se nachází v nadmořské výšce cca 625 m. n. m., se severozápadní až jihozápadní orientací a sklonem svahu do 5 %. Graf (Obr. 3) zobrazuje meteorologické údaje na výzkumné ploše (Rájec-Němčice) v letech 2012 a 2013.



Obr. 3: Meteorologické údaje na výzkumné ploše Rájec-Němčice – průměrná měsíční teplota vzduchu [°C] a úhrn měsíčních srážek [mm] v roce 2012 a 2013

4.2 Odběr vzorků

Pro monitoring tvorby dřeva a lýka se ve sledovaných letech v pravidelných týdenních intervalech od 5. dubna do 7. listopadu odebíraly vzorky ve spirále po obvodu kmene ve výšce cca 1,3 m. K odběru vzorků bylo náhodně vybráno 6 vzorníkových stromů smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst). Jednalo se především o starý smrkový porost s označením jednotlivých stromů S1, S2, S3, S4, S5 a S6, přičemž z každého stromu byly týdně odebrány dva vzorky (mikrovývrty). První ze vzorků sloužil ke zhotovení trvalých preparátů a druhý se konzervoval v 30 % ethanolu v plastové zkumavce pro případ, že by se vzorek ztratil nebo poškodil. Mikrovývrty byly odebírány pomocí raznicového přírůstoměru (Obr. 4) s obchodním názvem Trepbor (Rossi et al. 2006), níže uvedeným postupem.

Nejprve bylo nutné odstranit pomocí dláta tlustou borku, aby bylo dosaženo až na živé pletivo stromu. Odběrová část (ostří nástroje) se zarazila (cca 1,5 cm) do kmene pomocí gumové paličky. V průběhu procesu získávání vzorků bylo nezbytné mít trephor orientován kolmo na axiální osu kmene. Po zaražení ostří následovalo vyjmutí nástroje točitým pohybem otáčením jeho ramen, tak aby došlo k oddělení vzorku od dřeva, přičemž průměr mikrovývrťů byl 1,8 mm a délka 1 cm.



Obr. 4: Trepbor – nástroj pro odběr mikrovývrťů

Odebrané vzorky se z duté části Trephoru vyjmuly speciální odebírací jehlou a byly uspořádány do histologické plastové kazetky s odpovídajícím popisem data provedeného odběru. Následně byly vzorky vloženy do nádoby s fixačním roztokem FAA (směs 100 ml FAA má následující složení: 90 ml 50–70% ethanolu, 5 ml kyseliny octové, 5 ml formaldehydu). Fixace vybraných vzorků slouží především k usmrcení živých buněk dřeva, čímž je zachycen stav tvorby nového letokruhu ke dni odběru (Gryc et al. 2010). Ve výše zmíněné směsi FAA byly vzorky ponechány po dobu jednoho týdne. Poté byly opláchnuty vodou a na neomezenou dobu byly vloženy do uzavíratelné nádoby s 30% ethanolem.

4.3 Zpracování vzorků

Pro další zpracování bylo u všech vzorků nejprve nezbytné označit příčný řez (nejlépe měkkou tužkou), abychom urychlili následnou manipulaci při zalévání vzorků do parafinu. Charakteristickým znakem příčného řezu je tmavší zbarvení na rozdíl od radiálního řezu, který je světlejší. Takto označený vzorek byl opět zařazen do příslušné plastové kazetky. Druhý neboli náhradní vzorek z téže kazetky byl vložen do malé plastové zkumavky s 30% ethanolem.

Takto upravené vzorky byly následně připraveny na průchod ethanolovou řadou a na impregnaci parafinem (Tab. 2) v tkáňovém procesoru Leica TP1020. Pomocí ethanolové řady došlo k dehydrataci vzorku (odstranění vody ze dřeva), čímž bylo podpořeno jeho maximální nasycení parafinem při zalévání.

Tab. 2: Postup dehydratace vzorků a impregnace v přístroji Leica TP1020

Pořadí nádoby	Chemická látka [%]	Doba [h]
1	Ethanol 70 %	2
2	Ethanol 70 %	1,5
3	Ethanol 90 %	1,5
4	Ethanol 90 %	1,5
5	Ethanol 95 %	1,5
6	Ethanol 100 %	1,5
7	Ethanol 100 %	1,5
8	Bio clear	1,5
9	Bio clear	1,5
10	Bio clear	1,5
11	Paraffin	2
12	Paraffin	2

Po uplynutí času potřebného k nasycení vzorků parafinem byly vzorky vyjmuty z tkáňového procesoru a umístěny do sušárny. Ze sušárny byly následně jednotlivě odebírány a v co nejkratší době došlo k jejich zalévání do parafinu, k čemuž byl použit parafínový přístroj Leica EG 1120 s vyhřívanou pinzetou Leica EG F. Součástí zmíněného přístroje je vyhřívaná deska (teplota 60°C), která slouží k tomu, aby nedocházelo k okamžitému zatuhnutí po vytáhnutí nasycených vzorků ze sušárny. Na vyhřívanou desku byla umístěná kovová formička, která se naplnila malým množstvím parafinu a pomocí vyhřívané pinzety se uhlopříčně na dno formičky vložil vzorek, tak aby jeho příčný řez směřoval nahoru. Takto umístěný vzorek se přidržel pinzetou a na okamžik se nechal zchladit v Petriho misce s vodou, aby při následujícím zalévání nedošlo k jeho přetočení. Dále se formička dolila parafinem až po okraj a ze shora se přiložila plastová kazetka. Plastová kazetka slouží nejen k identifikaci patřičného vzorku, ale také k lepšímu uchycení v rotačním mikrotomu. Takto zpracované vzorky byly umístěny do lednice po dobu 15 minut, aby dostatečně zatuhly a nedocházelo tak k poškození parafínových bločků při odstraňování kovových formiček. Po dostatečném zatuhnutí byly pomocí ocelové jehly tyto kovové formičky odstraněny. Následně bylo nutné pomocí ostrého nože, upravit parafínový bloček o přebytečný parafín, a to tak aby zůstala co nejmenší plocha kolem vzorku. Takto upravená plocha by měla být čtvercového nebo obdélníkového tvaru.

4.4 Výroba mikroskopických preparátů

Samotné výrobě mikroskopických řezů, předcházelo zatrimování upravených parafínových bločků, přičemž zatrimováním se rozumí odstranění vrchní vrstvy parafinu u vzorku na rotačním mikrotomu. Následně byly vzorky vloženy do kádinky s destilovanou vodou, kde byly ponechány přes noc, aby došlo k dostatečnému změkčení vzorků, za účelem usnadnění krájení samotných mikroskopických řezů.

Mikroskopické řezy byly krájeny pomocí rotačního mikrotomu Leica RM 2245, do kterého se upevnil parafínový bloček tak, že čepelka krájela nejdříve ve směru lýka. Tloušťka řezu byla nastavena v rozmezí 10–15 μm . Na pravé straně přístroje se nachází otočná klika, pomocí níž se uvedl do pohybu upnutý vzorek, který poté najížděl na stabilně upevněnou čepelku a vznikl tak souvislý tenký pásek řezu. Velmi důležité je, aby se po každém vzorku čepelka posunula na nepoužitou část nebo se vyměnila za novou ostrou čepelku. Pokud není čepelka dostatečně ostrá, vznikají nekvalitní řezy, které jsou

poškrábané nebo potřhané a může tak dojít k poškození vzorku. Vzniklý pásek se dále pomocí preparační jehly přemístil do elektricky vyhřívané nádoby (Leica HI 1210) s vodou o teplotě 40 °C, jelikož v teplé vodě dochází k vyrovnání parafinového pásku. Pomocí připraveného podložního sklíčka, které je potřené vrstvou albuminu, se poté vylovil pásek se čtyřmi řezy. Pásek jsme se snažili umístit na podložní sklíčko dle (Obr. 5). Albumin je přírodní lepidlo, sloužící k udržení parafinové pásky na podložním sklíčku.



Obr. 5: Umístění pásku na podložní sklíčko a popis vzorku

Takto upravená sklíčka se vzorky byla vložena po dobu 20 minut do sušárny při teplotě 60 °C, aby došlo k odstranění vody a přilnutí mikroskopického řezu k podložnímu sklíčku. Po vysušení byly vzorky dále umístěny do plastových nosičů, které byly následně vkládány do jednotlivých plastových kontejnerů s chemikáliemi. Postup průchodu vzorků jednotlivými chemikáliemi je zachycen v (Tab. 3). V rámci tohoto procesu došlo k odstranění parafinu, odvodnění a probarvení vzorku. K probarvení vzorků byla využita barviva safranin a astra blue. Pomocí Safraninu došlo k probarvení lignifikovaných buněk xylému do červena. Astra blue byla použita k probarvení nelignifikované buněk xylému (kambium a floém) do modra. Důvodem podvojného barvení bylo přesné rozpoznání jednotlivých fází diferencujících se buněk, pro následné vyhodnocování trvalých preparátů.

Tab. 3: Barvení vzorků

Pořadí nádoby	Chemická látka	Doba [min]
1	Bio - clear	20
2	Bio - clear	20
3	Ethanol	15
4	Ethanol	15
5	Safranin + Astra blue	10
6	Ethanol	proplach
7	Ethanol	proplach

Po ukončení procesu barvení byly vzorky vytáhnuty z plastových nosičů a uzavřeny krycím sklíčkem pomocí uzavíracího média, čímž byl v tomto případě euparal. Proces uzavírání vzorků probíhal tak, že na střed podložního sklíčka bylo nanášeno malé množství euparalu a pomocí kovové jehly se postupným sklápěním přiložilo krycí sklíčko, a to tak aby nevznikly vzduchové bubliny. Takto připravený trvalý preparát byl přenesen na kovovou desku a zatížen se pomocí magnetu, aby došlo k odstranění přebytečného vzduchu a vytlačení přebytečného euparalu. Takto upravené preparáty byly po dostatečném zaschnutí použity k vyhodnocování pod mikroskopem.

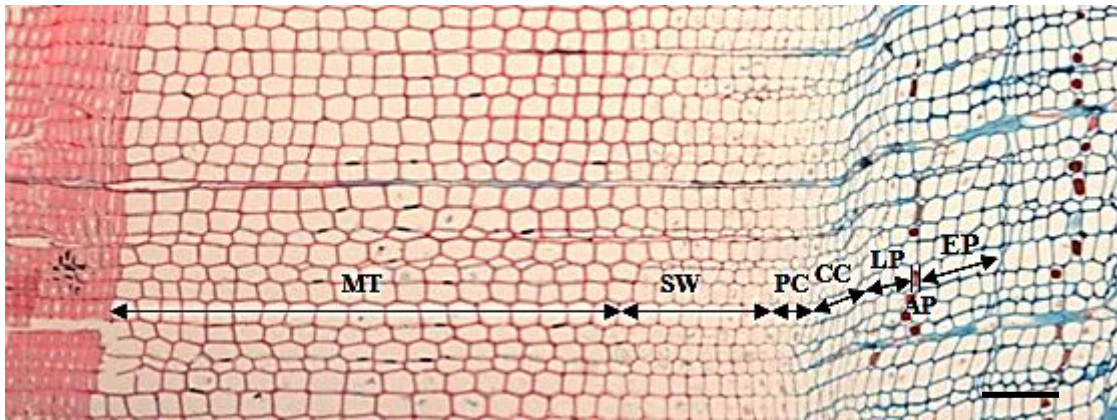
4.5 Vyhodnocování trvalých preparátů

K vyhodnocování trvalých preparátů byl použit mikroskop Leica DM2000, přičemž součástí mikroskopu je také digitální kamera Leica DFC290 napojena na počítač. Prostřednictvím této kamery byl snímán obraz objektivu mikroskopu, který se zobrazoval na monitoru počítače v programu Image-J. Tento program umožňuje nejen focení a ukládání snímku, ale také samotné měření radiálního přírůstu dřeva. Díky polarizačního filtru, který je také součástí výše zmíněného mikroskopu, bylo možné rozpoznat hranice, kde již byla započata tvorba buněčné stěny a kde byla ještě zóna postkambialního růstu buněk. Hlavním důvodem měření bylo zjišťování počtu buněk v jednotlivých fázích radiálního přírůstu (Obr. 6).

U každého trvalého preparátu byla vždy pozorována kambiální zóna (CC), floémový letokruh a to časný floém (EP) a pozdní floém (LP). Dále pak buňky axiálního parenchymu (AP), který ve většině případů tvoří hranici mezi časným a pozdním floémem. Také se měřil přírůst xylému, který byl rozdělen do tří fází. V první fázi byly měřeny buňky radiálního rozšiřování (PC), v druhé fázi (dozrávání) buňky sekundárního tloušťnutí buněčných stěn (SW) a v konečné fázi již plně vytvořené zralé buňky (MT). Celkový počet buněk v jednotlivých fázích byl stanoven pomocí průměru ze tří náhodně vybraných buněk.

Další částí vyhodnocování trvalých preparátů bylo určení výsledného charakteru letokruhu. Nejprve se pomocí programu Image-J měřila šířka jarního a letního dřeva u zcela lignifikovaného letokruhu jednotlivých vzorků. Z takto zjištěných hodnot byl vypočítán podíl letního dřeva (%) a to tak, že se šířka letního dřeva podělila šířkou celého

letokruhu. Dále se měřil počet buněk jarního a letního dřeva vytvořeného letokruhu, přičemž byl použit stejný princip měření jako u výše uvedeného případu.



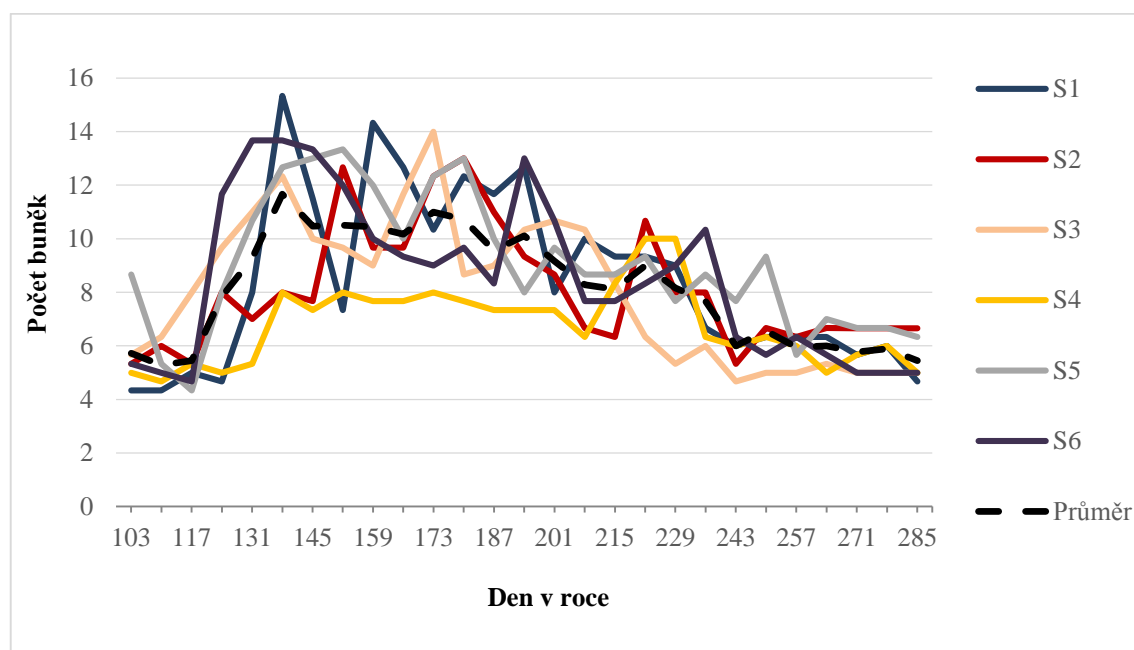
Obr. 6: Zobrazení jednotlivých fází radiálního přírůstu dřeva a lýka: CC – kambiální zóna, PC – fáze radiálního rozšiřování, SW – fáze dozrávání, MT – fáze zralých buněk, EP – časný floém, LP – pozdní floém, AP – axiální parenchym; měřítko 100 μ m

5 VÝSLEDKY

V průběhu vegetačního období roku 2012 a 2013 byl proveden monitoring xylému a floému u šesti rozdílných vzorníkových stromů (S1, S2, S3, S4, S5 a S6) smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst) na výzkumné ploše Rájec – Němčice.

5.1 Monitoring tvorby dřeva během vegetačního období 2012

Na počátku vegetačního období (5. 4. 2012) bylo kambium úzké a bylo tvořeno u jednotlivých monitorovaných stromů 4 až 7 buňkami. K zahájení činnosti kambia u těchto stromů došlo v období od 12. 4. do 3. 5. 2012, kdy průměrná denní teplota vzduchu byla 10,2 °C. Během kambiální aktivity se šířka kambiální zóny postupně zvětšovala, přičemž nejvíce buněk bylo naměřeno v období od 3. 5. do 23. 8., kdy kambium tvořilo 8 až 12 vrstev buněk. Následně se šířka kambiální zóny začala postupně zmenšovat, až se ustálila na hodnotách, které byly pozorovány na začátku vegetačního období. Ukončení kambiální aktivity bylo zaznamenáno v období od 26. 7. do 6. 9. 2012. Níže uvedený graf (Obr. 7) znázorňuje počet buněk v kambiální zóně u jednotlivých stromů v roce 2012. Zaznamenaná délka kambiální aktivity u jednotlivých vzorníků je uvedena v tabulce 4.



Obr. 7: Počet buněk v kambiální zóně v průběhu vegetačního období 2012

Tab. 4: Začátek a konec kambiální aktivity v průběhu vegetačního období 2012

Vzorník	Začátek	Konec	Délka kambiální aktivity
	Den v roce		
S1	117	236	119
S2	117	208	91
S3	110	236	126
S4	124	236	112
S5	103	250	147
S6	124	243	119
Průměr	116	235	119

Ve fázi radiálního rozšiřování byly zaznamenány první buňky 19. 4. V druhé polovině května (17. 5.) byly zaznamenány u všech předmětných stromů buňky ve fázi radiálního rozšiřování. Maxima v této fázi byla v rozpětí 4 až 7 buněk. V období od 23. 8 do 20. 9 došlo k ukončení fáze radiálního rozšiřování u monitorovaných stromů.

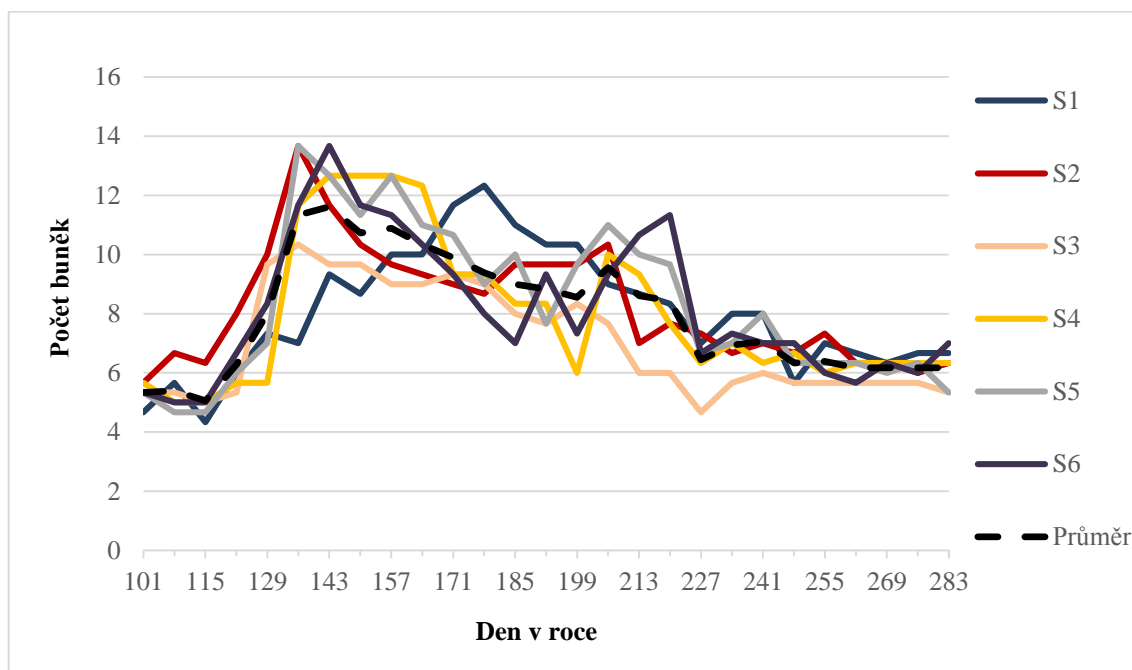
Fáze dozrávání u všech stromů započala v květnu v období od 17. 5. do 31. 5., přičemž nejvyšší počet buněk se u jednotlivých stromů nacházel v intervalu 19 až 26 buněk. U každého vzorníku nastalo ukončení této fáze v rozdílnou dobu a to v období od 6. 9 do 25. 10.

V intervalu od 31. 5. do 21. 6. byly zaznamenány u všech stromů buňky zralého dřeva. Maxima vytvořených zralých buněk se v této fázi lišila mezi předmětnými stromy v intervalu 45 až 92 buněk. U většiny monitorovaných stromů nastala úplná lignifikace v říjnu v období od 4. 10. do 25. 10., přičemž u stromu S2 nastala už 6. 9.

5.2 Monitoring tvorby dřeva během vegetačního období 2013

V roce 2013 bylo na začátku vegetačního období 11. 4. kambium úzké a bylo tvořeno u jednotlivých monitorovaných stromů 4 až 6 buňkami. Začátek kambiální činnosti u těchto stromů byl v období od 25. 4. do 2. 5. 2013, kdy průměrná denní teplota vzduchu byla 13,3 °C. V průběhu kambiální aktivity se šířka kambiální zóny postupně zvětšovala, přičemž nejvíce buněk mělo kambium v období od 2. 5. do 8. 8. Kambium v tomto období tvořilo 8 až 13 vrstev buněk. Poté se šířka kambiální zóny začala postupně zmenšovat, až se ustálila na hodnotách, které byly pozorovány na začátku vegetačního období. Ukončení kambiální aktivity bylo zaznamenáno v období od 25. 7. do 29. 8. 2013.

Graf (Obr. 8) znázorňuje počet buněk v kambiální zóně u jednotlivých stromů v roce 2013. Délka kambiální aktivity u jednotlivých vzorníků je uvedena v tabulce 5.



Obr. 8: Počet buněk v kambiální zóně v průběhu vegetačního období 2013

Tab. 5: Začátek a konec kambiální aktivity v průběhu vegetačního období 2013

Vzorník	Začátek	Konec	Délka kambiální aktivity
	Den v roce		
S1	122	241	119
S2	115	234	119
S3	122	213	91
S4	122	227	105
S5	122	248	126
S6	122	227	105
Průměr	122	232	112

První buňky ve fázi radiálního rozšiřování byly zaznamenány u všech stromů v období od 16. 5. do 23. 5. Nejvíce buněk v této fázi bylo 4 až 7. K ukončení této fáze došlo u většiny stromů v období od 8. 8. do 15. 8.

První buňky ve fázi dozrávání byly pozorovány u všech stromů v období od 23. 5 do 13. 6., přičemž maximální počet buněk se u jednotlivých stromů pohyboval v rozmezí 10 až 16 buněk. Ukončení fáze dozrávání nastalo v období od 26. 9 do 10. 10.

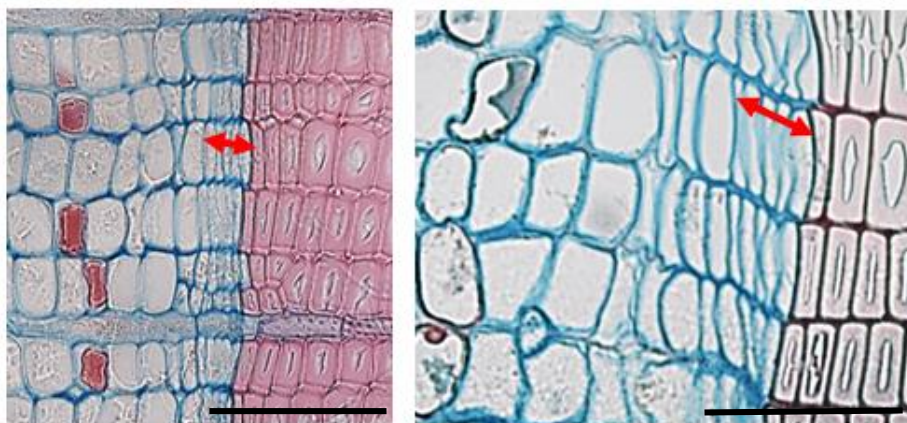
Poslední fáze zralých buněk dřeva nastala u všech stromů ve stejný den (20. 6.). Maxima vytvořených lignifikovaných buněk se v této fázi lišila mezi monitorovanými stromy v intervalu 29 až 42 buněk. Úplná lignifikace nastala u jednotlivých stromů v období od 3. 10 do 17. 10.

5.3 Vyhodnocení monitorovaných stromů obou vegetačních období

Předmětná kapitola se zabývá srovnáním výsledných (průměrných) hodnot z jednotlivých monitorovaných stromů obou po sobě jdoucích vegetačních období v roce 2012 a 2013. V těchto letech byla především provedena analýza tvorby dřeva a lýka. Dále pak byl zkoumán vliv klimatických podmínek na předmětnou analýzu a vyhodnocena charakteristika letokruhů.

5.3.1 Činnost kambia

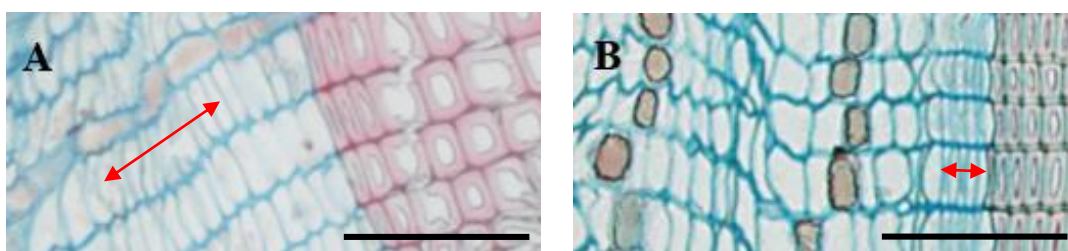
Během vegetačních období 2012 a 2013 bylo možné pozorovat změny počtu buněk kambia a jejich tvaru. Na začátku jednotlivých vegetačních období (2012 a 2013) bylo kambium tvořeno radiálně zploštěnými buňkami (Obr. 9), s téměř shodným průměrným počtem buněk v prvním sledovaném období 5,7 a v druhém 5,3 buněk.



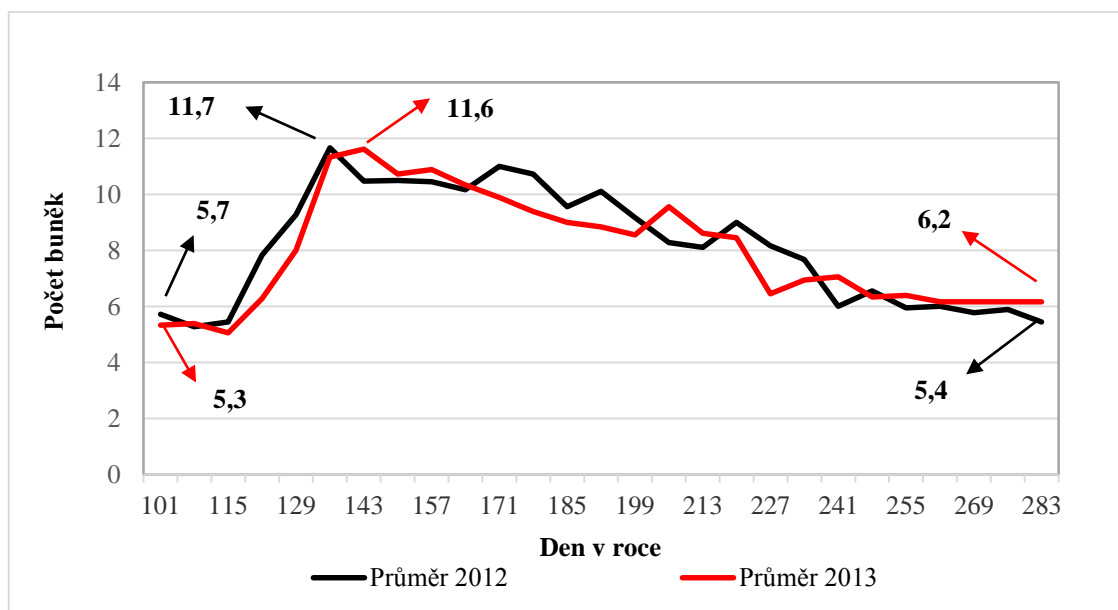
Obr. 9: Kambium na začátku vegetačního období u vzorníků S6 (18. 4. 2013) a S4 (19. 4. 2012); měřítko 100 μ m

V roce 2012 došlo k aktivaci kambia u vzorníkových stromů v průměru 3. 5. s počtem 7,8 buněk, přičemž v roce 2013 to bylo o den dříve 2. 5. s počtem 6,3 buněk. V průběhu kambiální aktivity těchto období (Obr. 10A) rostl počet buněk a zvětšoval se jejich radiální rozměr. Nejvíce buněk bylo pozorováno pro rok 2012 v období od 17. 5. do 12. 7. a v roce 2013 od 17. 5. do 25. 7. Za rok 2012 byla stanovena největší průměrná

hodnota kambia s počtem 11,7 buněk, přičemž pro rok 2013 byla hodnota téměř shodná 11,6 buněk. Následně se počet buněk kambialní zóny začal pomalu snižovat, až se ustálil na podobných hodnotách jako na začátku obou vegetačních období. Ukončení kambialní aktivity (Obr. 10B) v období roku 2012 nastalo průměrně 30. 8., což bylo o pět dní později než v roce 2013. Průběh počtu buněk kambia za jednotlivá vegetační období znázorňuje níže uvedený graf (Obr. 11). Délka kambialní činnosti v roce 2013 trvala 112 dní, což je o 7 dní méně než v roce 2012 (Tab. 4 a 5). Z uvedeného grafu (Obr. 11) je zřejmé, že vývoj kambialní aktivity v obou sledovaných obdobích vykazoval jen nepatrné odchylky.



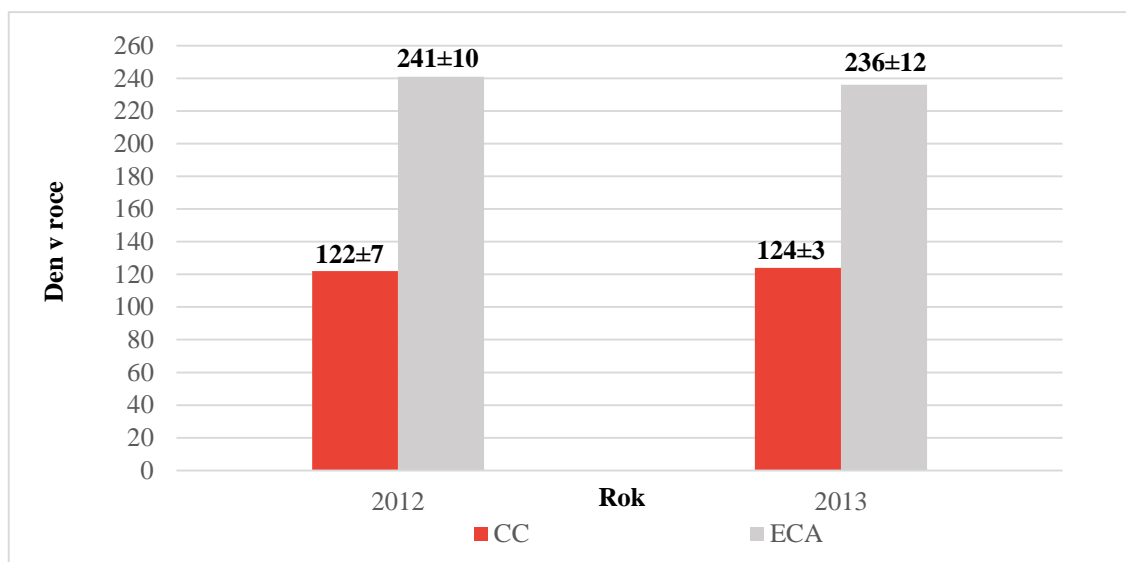
Obr. 10: Kambialní zóna. A – v průběhu vegetačního období, B – na konci vegetačního období; měřítko 100 μm



Obr. 11: Vývoj průměrného počtu buněk kambialní zóny v letech 2012 a 2013

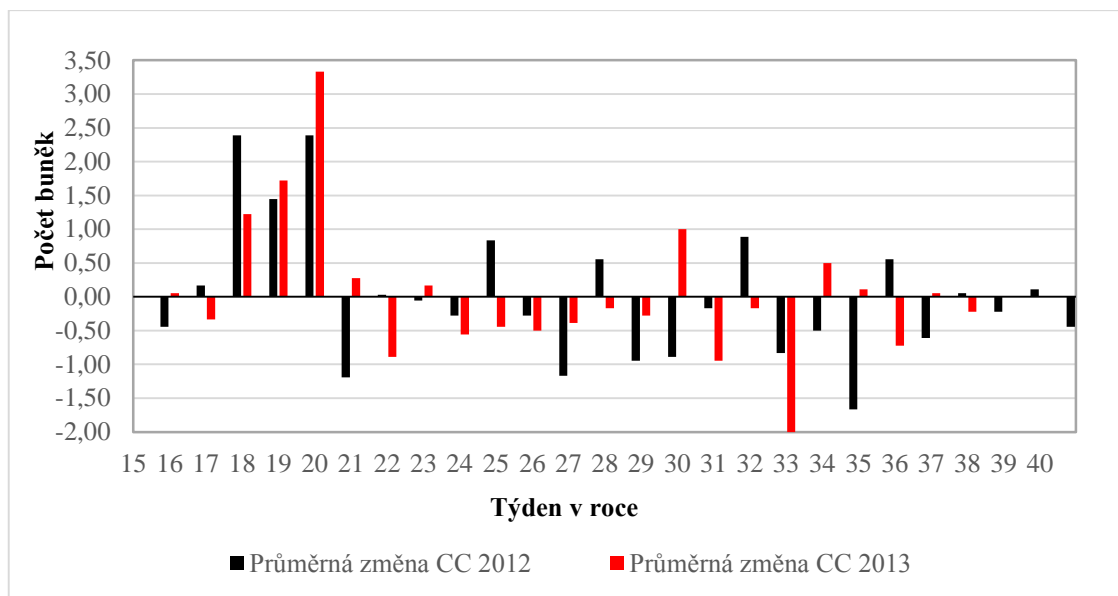
Níže uvedený graf (Obr. 12) znázorňuje počátek a konec kambialní aktivity a jejich směrodatné odchylky. V roce 2012 byly vypočítány první známky kambialní činnosti 122. den, přičemž směrodatná odchylka mezi jednotlivými vzorníky činila ± 7 dní. Naopak konec této aktivity byl zaznamenán 241. den s podstatně větší odchylkou

± 10 dnů. V rámci roku 2013 byl počátek kambiální aktivity stanoven na 124. den se směrodatnou odchylkou ± 3 dnů. K ukončení kambiální činnosti došlo ve srovnání s rokem 2012 dříve a to konkrétně 236. den s odchylkou ± 12 dnů. Průměrný počátek a konec kambiální aktivity byl v obou sledovaných obdobích téměř srovnatelný.



Obr. 12: Počátek (CC) a ukončení kambiální aktivity (ECA) včetně směrodatné odchylky v letech 2012 a 2013

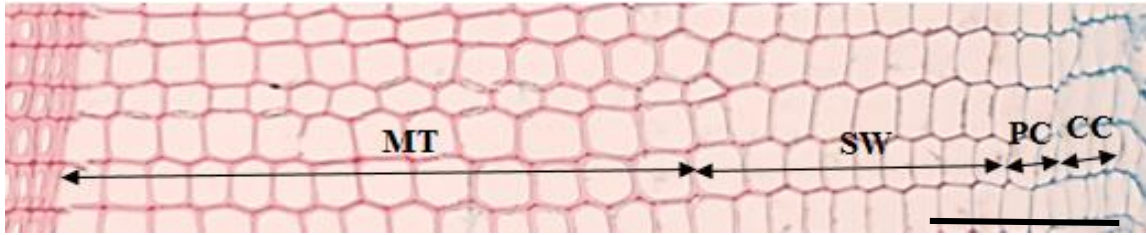
Následující graf (Obr. 13) znázorňuje absolutní změny počtu buněk kambia v jednotlivých týdnech během obou vegetačních období. Z grafu je zřejmé, že k nejvýraznější změně buněk docházelo v obou letech v období od 18. do 20. týdne. V těchto týdnech docházelo v roce 2013 k nárůstu počtu buněk kambia v rozmezí od 1,2 do 3,3 buněk, a v roce 2012 v rozmezí 1,7 až 2,3. Po tomto období se počet buněk ve srovnání s daným předchozím týdnem téměř vždy snížil. K nejvýraznějším poklesům počtu buněk kambia došlo v roce 2013 v týdnu 33., a to konkrétně o 2 buňky. V období roku 2012 pak v týdnu 35., a také 21. a 27., kdy byl zaznamenán průměrný pokles v rozmezí od 1,2 až 1,67 buněk. Z grafického znázornění vývoje počtu buněk v kambiu jsou patrné shodné trendy v obou sledovaných obdobích.



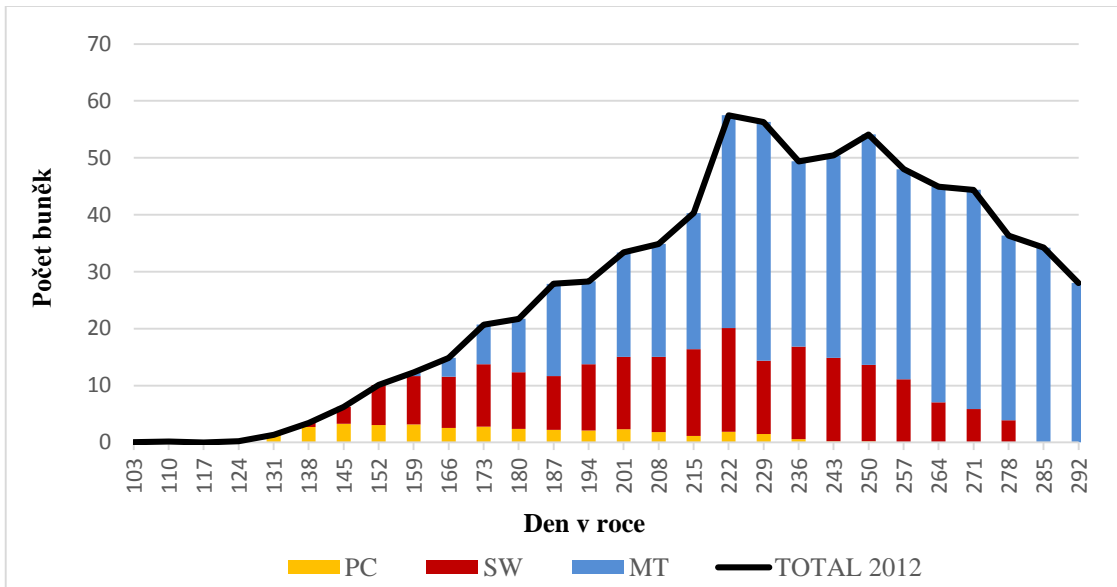
Obr. 13: Absolutní týdenní změna počtu buněk kambia v letech 2012 a 2013

5.3.2 Monitoring tvorby dřeva

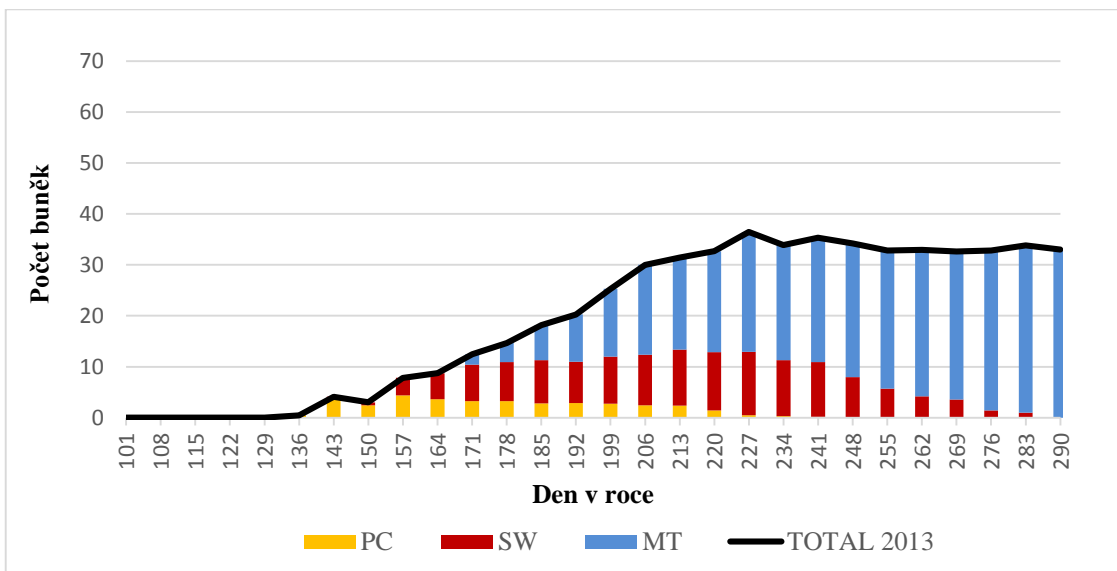
První fáze radiálního rozšiřování byla v roce 2012 vypořizována průměrně 10. 5. (131. den). Z průměrných hodnot jednotlivých vzorníků, bylo zjištěno maximum počtu buněk v této fázi a to ve výši 3. Radiální rozšiřování buněk v roce 2013 bylo průměrně zahájeno 23. 5. (143. den). Ve srovnání s rokem 2012 tato fáze započala podstatně později, konkrétně o 12 dní, s tím, že maximální počet buněk byl ve výši 4 buňky. K zahájení dozrávání buněk dřeva došlo v roce 2012 průměrně 17. 5. (138 den), přičemž v této fázi bylo maximálně naměřeno 18 buněk. Rok 2013 se vyznačoval nižším počtem buněk s maximem ve výši 12 buněk, kdy dozrávání bylo zahájeno 30. 5. (150. den). Fáze zralých buněk dřeva byla v roce 2012 zahájena 31. 5. (152. den) a v roce 2013 dne 20. 6. (171. den). Maximální počet buněk průměrně za jednotlivé vzorníky byl v prvním sledovaném roce v počtu 55 buněk a v druhém roce 33. Úplná lignifikace buněk nastala průměrně 25. 10. (285. den) v roce 2012 a v roce následujícím 17. 10. (290. den). Počty buněk v jednotlivých letech se v této fázi výrazně odlišovaly, typický byl výrazně větší počet buněk v roce 2012, což se výrazně projevilo v celkovém počtu buněk dřeva. Přírůst dřeva v roce 2012 byl tedy intenzivnější. Výše zmiňovaná fakta jsou graficky znázorněna v grafech (Obr. 15 a 16). Proces diferenciacce tracheid je znázorněn na níže uvedeném obrázku 14.



Obr. 14: Proces diferenciacie tracheid: CC – kambiální zóna, PC – zóna radiálneho rozširovania, SW – zóna dozrávania buniek, MT – zóna zrelého dreva; mēřítka 100 μm

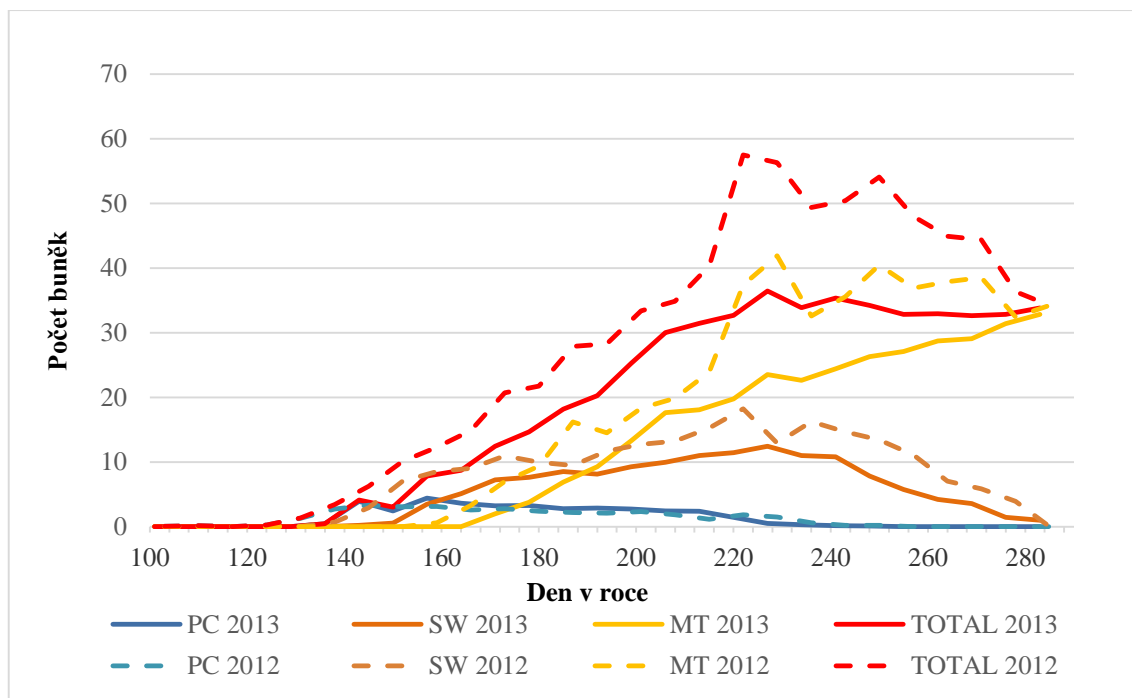


Obr. 15: Průměrný počet buněk v jednotlivých fázích tvorby dřeva v roce 2012. PC – zóna radiálneho rozširovania, SW – zóna dozrávania buniek, MT – zóna zrelého dreva, TOTAL – celkový počet buniek



Obr. 16: Průměrný počet buněk v jednotlivých fázích tvorby dřeva v roce 2013. PC – zóna radiálneho rozširovania, SW – zóna dozrávania buniek, MT – zóna zrelého dreva, TOTAL – celkový počet buniek

Trvání jednotlivých fází tvorby dřeva u obou sledovaných let je znázorněno v grafu (Obr. 17). U všech výše zmiňovaných fází, s výjimkou fáze radiálního rozšiřování, byly v roce 2012 počty buněk dřeva vždy vyšší. Lze si povšimnout, obdobného vývoje trendu růstu dřeva, kdy se tvary jednotlivých křivek téměř kopírují.



Obr. 17: Zachycení jednotlivých fází diferenciací xylému v průběhu vegetačního období 2012 a 2013. PC – zóna radiálního rozšiřování, SW – zóna dozrávání buněk, MT – zóna zralého dřeva, TOTAL – celkový počet buněk

U dnů zahájení a ukončení jednotlivých fází vývoje je ověřeno, zda vykazují data zjištěná v roce 2012 a 2013 statisticky významnou závislost. Statistické šetření bylo provedeno pomocí f-testu a t-testu. Nejprve byla v rámci každé fáze ověřena rovnost rozptylů pomocí f-testu a následně byl proveden patřičný t-test s nerovností či rovností rozptylů, kterým byla testována rovnost středních hodnot. Výpočty byly provedeny pomocí modulu Analýza dat v MS Excel. F-test a t-test pro první zmíněnou fázi zahájení kambiální aktivity je uveden v tabulce 6 a 7.

Tab. 6: Dvouvýběrový f-test pro rozptyl

	2012	2013
Stř. hodnota	115,83	120,83
Rozptyl	66,97	8,17
Pozorování	6	6
Rozdíl	5	5
F	8,20	
P(F<=f) (1)	0,018749	
F krit (1)	5,050329	

Tab. 7: Dvouvýběrový t-test s nerovností rozptylů

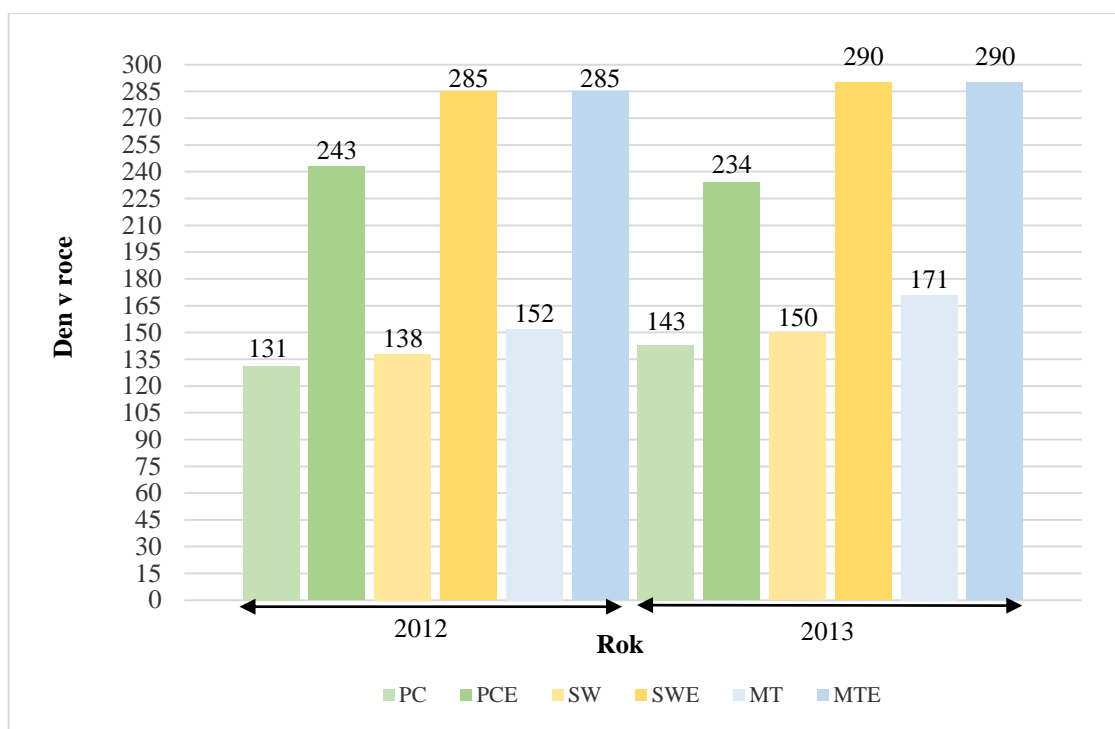
	2012	2013
Stř. hodnota	115,83	120,83
Rozptyl	66,97	8,17
Pozorování	6	6
Hyp. rozdíl stř. hodnot	0	
Rozdíl	6	
t Stat	-1,412958	
P(T<=t) (1)	0,103691	
t krit (1)	1,943180	
P(T<=t) (2)	0,207383	
t krit (2)	2,446912	

Statistickým šetřením pomocí f-testu nebyla u dat počátku fáze kambiální aktivity prokázána rovnost rozptylů. K testování nulové hypotézy o rovnosti středních hodnot dat byl tak použit t-test s nerovností rozptylů, který přijal nulovou hypotézu o rovnosti středních hodnot. Zjištění statistické významnosti dat v rámci následujících fází bylo provedeno dle výše uvedeného postupu. Konkrétní informace o zahájení, ukončení a délce trvání jednotlivých fází jsou včetně statistické významnosti shrnuty v tabulce 8.

Tab. 8: Identifikace dob v rámci jednotlivých fází včetně statistické významnosti v letech 2012 a 2013

	2012	2013	Statistická významnost
	[den]	[den]	
Zahájení kambiální aktivity (CC)	122±7	124±3	ANO
Ukončení kambiální aktivity (ECA)	241±10	236±12	ANO
Délka kambiální aktivity	119±11	112±16	ANO
Zahájení radiálního rozšiřování (PC)	131±9	143±3	NE
Ukončení radiálního rozšiřování	243±3	234±5	NE
Délka radiálního rozšiřování	112±10	91±7	NE
Zahájení dozrávání buněk (SW)	138±0	150±6	NE
Ukončení dozrávání buněk	285±12	290±7	NE
Délka dozrávání buněk	147±15	140±13	NE
První zralé buňky (MT)	152±5	171±0	NE
Plně vytvořený letokruh	285±12	290±7	ANO
Délka výskytu zralých buněk	133±15	119±6	NE

V roce 2012 byla u dozrávání buněk stanovena nulová směrodatná odchylka, a to z důvodu, že zahájení této fáze bylo u jednotlivých vzorníkových stromů vždy ve stejný den, což bylo obdobné také pro fázi zralých buněk dřeva v roce 2013. S výjimkou fáze kambiální aktivity, která byla popsána dříve v rámci kapitoly 5.3.1 jsou počátky a ukončení zbylých fází znázorněny v grafu (Obr. 18).



Obr. 18: Zahájení (PC,SW,MT) a ukončení (PCE,SWE,MTE) fází tvorby dřeva v letech 2012 a 2013. PC – zóna radiálního rozšiřování, SW – zóna dozrávání buněk, MT – zóna zralého dřeva

Z výše uvedeného grafu (Obr. 18) je patrné, že jednotlivé fáze v roce 2013 byly vždy zahájeny později než v roce 2012. Úplně lignifikovaný letokruh byl v obou letech vytvořen v téměř shodnou dobu. Vývoj u všech zmíněných fází vykazoval shodné trendy.

5.3.3 Vliv klimatických podmínek na kambiální aktivitu a proces tvorby dřeva

V průběhu monitorování výzkumné plochy (Rájec-Němčice) docházelo k intenzivnímu měření teploty vzduchu, teploty půdy a srážek. Byly zaznamenány všechny tyto zmíněné parametry, a to pro každý den roku 2012 a 2013. Z těchto zjištěných hodnot, byly vypočítány průměrné hodnoty, vždy v rámci předchozího týdne před počátkem konkrétní fáze. Výsledné hodnoty teploty vzduchu a půdy jsou uvedeny v tabulce (9).

Tab. 9: Charakteristika teplotních podmínek v jednotlivých fázích v letech 2012 a 2013. CC – počátek kambiální aktivity, ECA – ukončení kambiální aktivity PC – zóna radiálního rozšiřování, SW – zóna dozrávání buněk, MT – zóna zralého dřeva

Rok	Fáze	Teplota [°C]		
		vzduch	půda (10 cm)	půda (30 cm)
2012	CC	10,2	4,8	4,3
	ECA	17,8	13,2	12,3
	PC	13,4	7,4	6,4
	SW	14,3	8,3	7,4
	MT	15,7	10,2	9,0
2013	CC	13,3	6,8	5,4
	ECA	13,7	11,7	11,3
	PC	12,1	8,8	7,7
	SW	8,3	7,7	6,8
	MT	21,3	12,1	10,2

Z výše uvedené tabulky (9) je zřejmé, že počátek kambiální aktivity v roce 2013 byl zahájen při vyšší průměrné teplotě vzduchu a to o 3 °C. Teplota půdy v obou zmiňovaných výškách byla taktéž vyšší v roce 2013, ale jen nepatrně. Ukončení kambiální aktivity, nastalo v roce 2012 při teplotě o 4 °C vyšší než v roce 2013. Radiální rozšiřování buněk bylo zahájeno, při téměř shodných podmínkách. K dozrávání buněk dřeva došlo v roce 2012 za vyšších teplot. Průměrná teplota vzduchu byla v roce 2012 o 6 °C vyšší. Naopak pro první výskyt zralých buněk byly charakteristické vyšší teploty v roce 2013, a to opět o 6 °C.

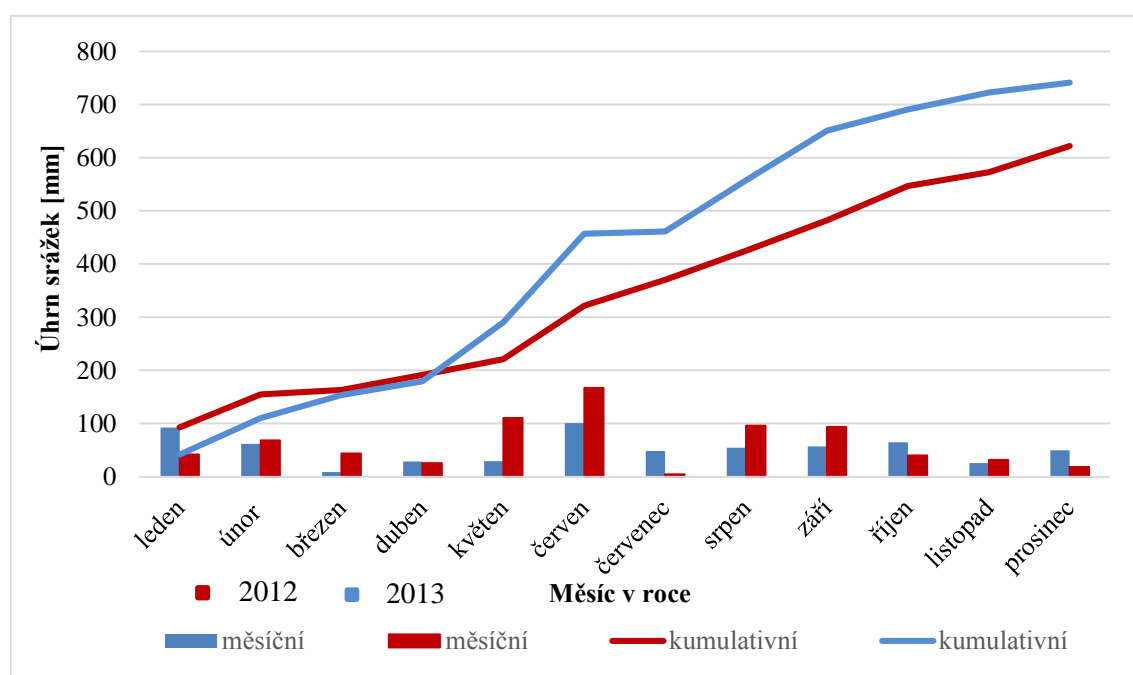
V rámci měření úhrnu srážek byly zjištěny měsíční srážky, ze kterých byly následně dopočteny srážky kumulativní a kvartální, viz tabulka 10.

Tab. 10: Přehled úhrnů srážek v letech 2012 a 2013

2012				2013			
úhrn srážek [mm]				úhrn srážek [mm]			
měsíc	měsíční	kumulativní	kvartální	měsíc	měsíční	kumulativní	kvartální
leden	92,5	92,5		leden	41,6	41,6	
únor	62,0	154,5		únor	68,4	110,1	
březen	8,9	163,3	163,3	březen	43,5	153,6	153,6
duben	28,4	191,7		duben	25,8	179,3	
květen	29,1	220,9		květen	110,6	289,9	
červen	100,6	321,5	158,2	červen	166,9	456,8	303,2
červenec	48,7	370,2		červenec	4,3	461,1	
srpen	54,8	424,9		srpen	96,3	557,4	
září	57,1	482,0	160,5	září	93,5	650,9	194,1
říjen	64,8	546,8		říjen	39,9	690,8	
listopad	25,9	572,6		listopad	31,6	722,4	
prosinec	49,4	622,1	140,1	prosinec	18,6	740,9	90,1

Z pohledu měsíčních srážek je pro účely práce nezbytné zmínit především, že v dubnu byly srážky téměř shodné, ale v květnu byly v roce 2013 zaznamenány srážky o cca 80 mm větší, což bylo obdobné také pro měsíc červen. Naopak v červenci byly v roce 2013 srážky velmi zřídka. V roce 2012 byly v červenci srážky větší o cca 44 mm. V srpnu a září byly hodnoty téměř shodné, kdy četnější srážky byly v roce 2013 a to cca o 40 mm. Za období roku 2012 spadlo ve srovnání s rokem 2013 o cca 120 mm srážek méně. Z dat uvedených v tabulce (10), je zřejmé že v prvním a posledním kvartále sledovaných let byly srážky větší v roce 2012 a to v prvním cca o 10 mm a v posledním o cca 50 mm. V dalších kvartálech byl úhrn srážek naopak větší v roce 2013, a to v druhém kvartálu o 145 mm a ve třetím o 34 mm.

Grafické znázornění úhrnu srážek ve sledovaných letech 2012 a 2013 je uvedeno v následujícím grafu (Obr. 19).



Obr. 19: Úhrn měsíčních a kumulativních ročních srážek v letech 2012 a 2013

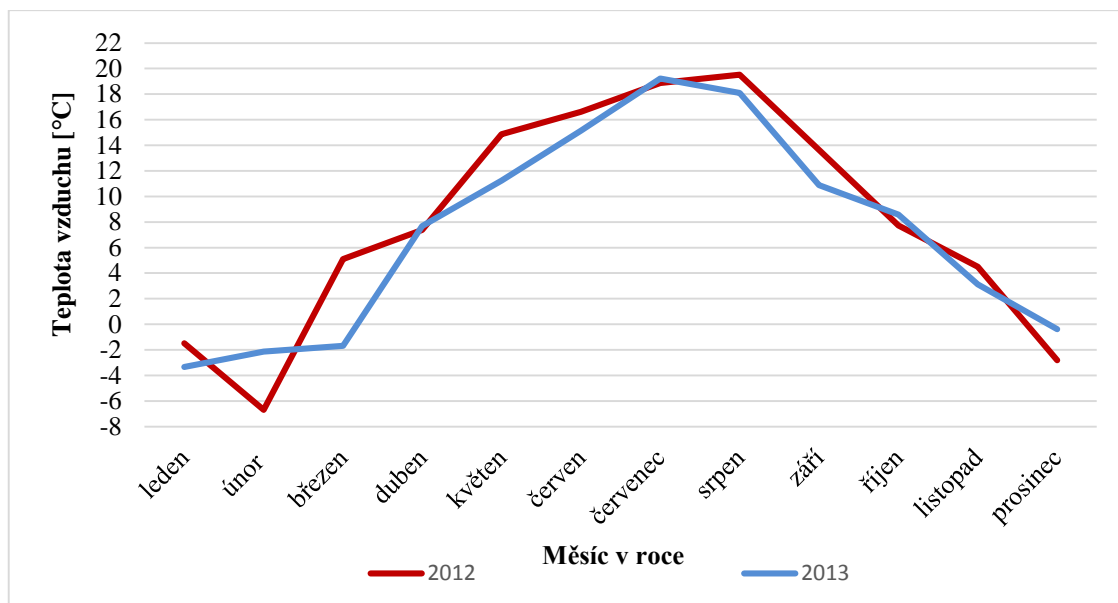
Níže uvedená tabulka 11 uvádí průměrné měsíční a kvartální teploty vzduchu v letech 2012 a 2013. Nejchladnějším měsícem byl v roce 2012 únor, kdy byla teplota $-6,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ a v roce 2013 leden s teplotou $-3,4\text{ }^{\circ}\text{C}$. V měsíci březnu roku 2012 byla již naměřena průměrná plusová teplota, přitom v březnu roku 2013 byla teplota stále pod

bodem mrazu. Naopak nejvyšší teplota byla v prvním sledovaném roce zaznamenána v srpnu a to konkrétně 19,5 °C a v druhém 19,2 °C, ale v červenci.

Tab. 11: Přehled průměrné teploty vzduchu v letech 2012 a 2013

2012			2013		
teplota vzduchu [°C]			teplota vzduchu [°C]		
měsíc	měsíční	kvartální	měsíc	měsíční	Kvartální
leden	-1,5		leden	-3,4	
únor	-6,7		únor	-2,2	
březen	5,1	-1,0	březen	-1,7	-2,4
duben	7,4		duben	7,7	
květen	14,9		květen	11,2	
červen	16,6	13,0	červen	15,2	11,4
červenec	18,9		červenec	19,2	
srpen	19,5		srpen	18,1	
září	13,6	17,3	září	10,9	16,1
říjen	7,7		říjen	8,6	
listopad	4,5		listopad	3,1	
prosinec	-2,8	3,1	prosinec	-0,4	3,8

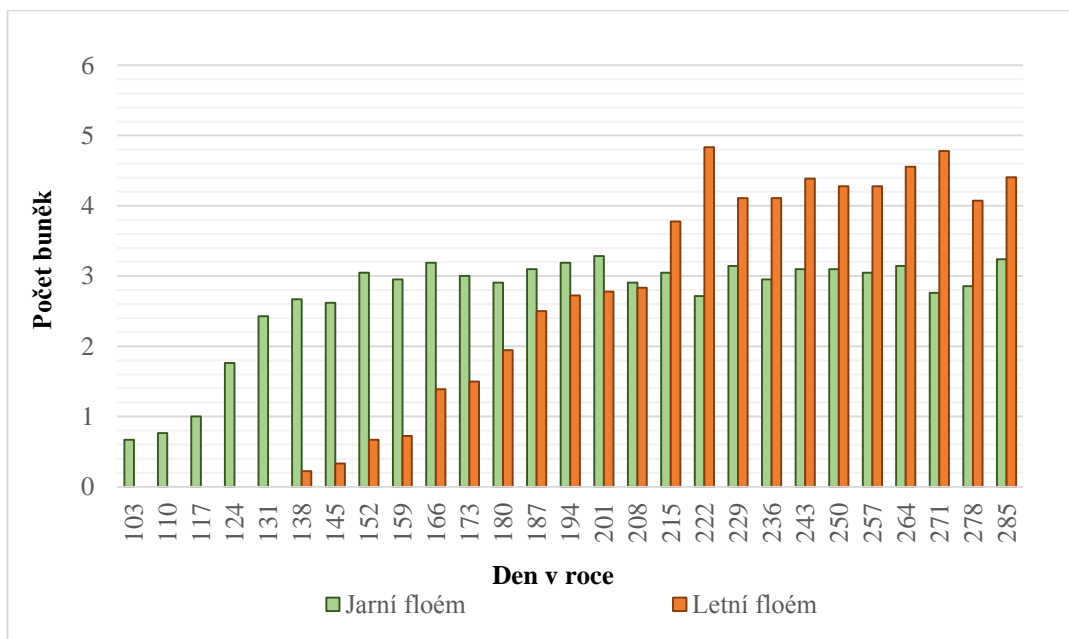
Z grafického znázornění vývoje průměrné teploty vzduchu (Obr. 20) je patrné, že vývoj teploty vykazoval obdobné trendy. V dubnu a červenci, byly teploty téměř shodné a v období mezi těmito měsíci, bylo teplejší klima v roce 2012, což platilo také pro období od července do října. V květnu roku 2012 činil rozdíl teplot až 4 °C. Počátky roku 2012 byly značně chladnější, ale v březnu byly naměřené teploty již vyšší než v roce 2013. Za teplejší rok lze tedy pokládat rok 2012.



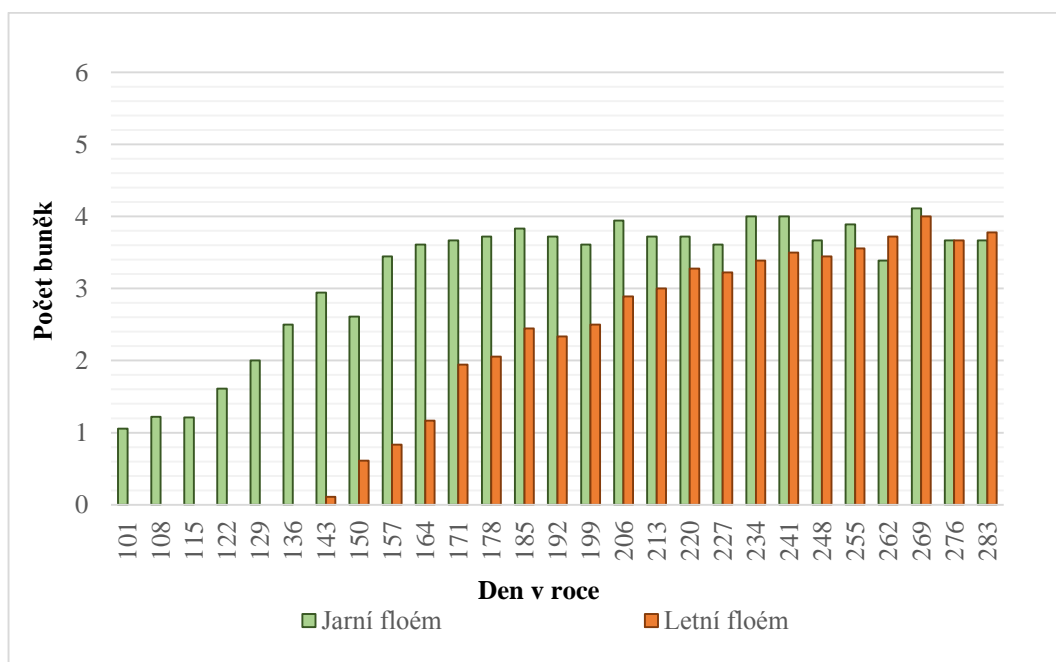
Obr. 20: Průměrná měsíční teplota vzduchu v letech 2012 a 2013

5.3.4 Monitoring tvorby lýka

První buňky jarního floému byly pozorovány na začátku vegetačního období 2012 a to konkrétně 12. 4. (103. den) s průměrným počtem 0,7 buněk u jednotlivých vzorníků. V roce 2013 to bylo obdobné, kdy první buňky byly pozorovány 11. 4. (101. den) s průměrným počtem 1,1 buňky. Tvorba buněk letního floému byla u obou období pozorována později. Nejdříve však 17. 5. 2012 (138. den) což je o 35 dní později než výskyt buněk jarního floému tohoto období. V následujícím období roku 2013 se letní floém vytvořil ke dni 23. 5. (143. den), což je 42 dní po vytvoření prvních buněk jarního floému. Počet buněk letního floému v roce 2012 dlouhodobě převyšoval počet buněk jarního floému a to konkrétně v období od 9. 8. do 25. 10., což nebylo možné sledovat v roce 2013. Letní floém byl průměrně až o 1,5 buňky rozsáhlejší. Z grafu (Obr. 21) je patrné, že průměrný počet buněk jarního floému v roce 2012 byl v rozmezí od 0,7 do 4,4 buňky a letního floému od 0,2 do 4,8 buňky. V roce 2013 se buňky jarního floému vyskytovaly v rozmezí od 1,1 do 4,1 buňky, přičemž pro letní floém to bylo obdobné, a to v rozmezí od 0,1 do 4 buněk, viz graf (Obr. 22). Ve sledovaných obdobích bylo tedy možné pozorovat stejné trendy ve výskytu buněk, s výjimkou vyššího počtu buněk u letního floému v roce 2012. Načasování tvorby buněk floémů bylo v jednotlivých letech téměř shodné.

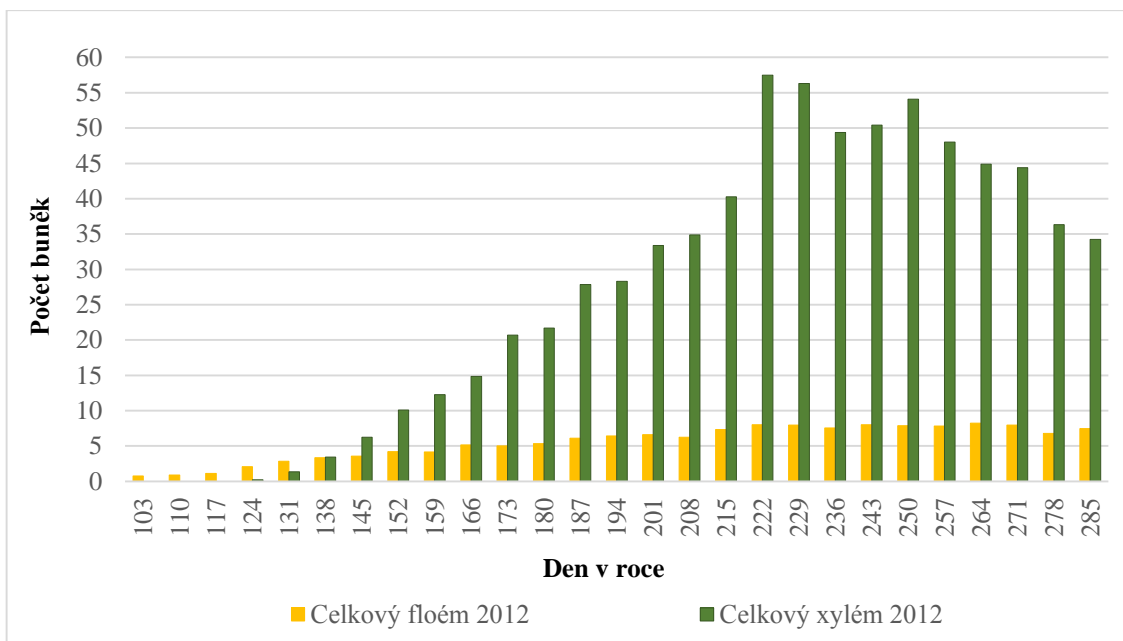


Obr. 21: Průměrný počet buněk jarního a letního floému v roce 2012

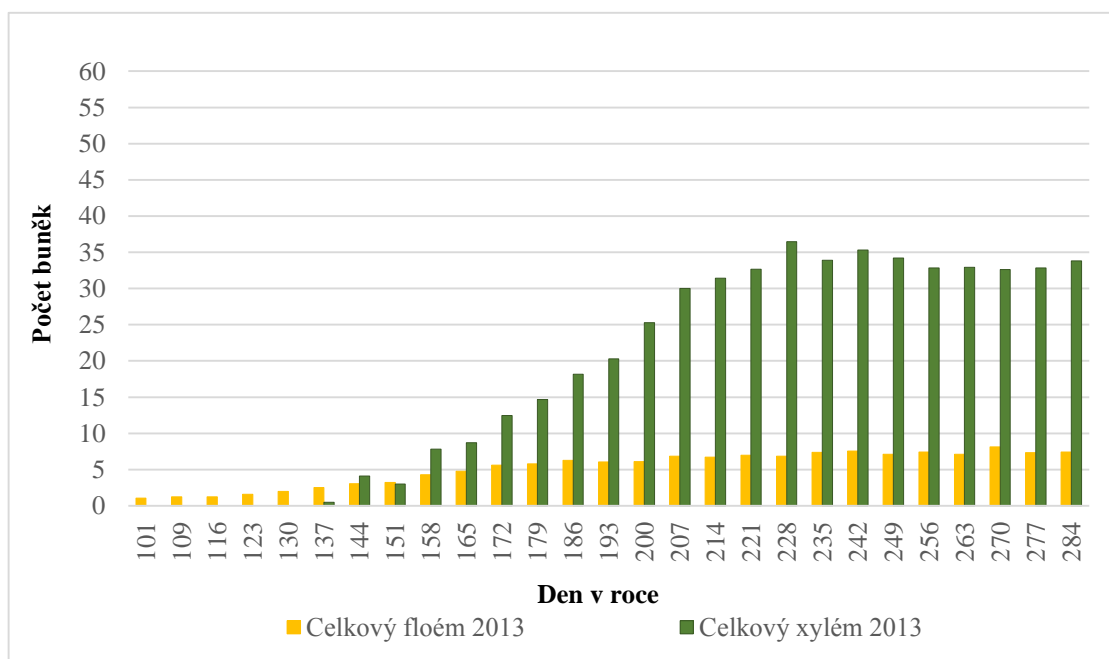


Obr. 22: Průměrný počet buněk jarního a letního floému v roce 2013

Níže uvedené grafy (Obr. 23 a 24) znázorňují průměrný vývoj počtu buněk celkového xylému a floému v jednotlivých letech 2012 a 2013. Typický je mnohonásobně vyšší výskyt buněk xylému, který se oproti floému začíná tvořit později. V některých dnech roku 2012 dosahoval xylém počtem buněk až desetinásobku počtu buněk floému. Na rozdíl tomu v roce 2013 maximálně šestinásobku.



Obr. 23: Porovnání průměrné tvorby floému a xylému v roce 2012



Obr. 24: Porovnání průměrné tvorby floému a xylému v roce 2013

5.3.5 Vyhodnocení charakteristiky letokruhu

Následující tabulky 12 a 13 uvádí u jednotlivých vzorníků daného roku průměrné šířky jarního a letního dřeva, které tvoří výsledný letokruh, a také podíl letního dřeva s průměrnými hodnotami za jednotlivé vzorníky.

Tab. 12: Charakteristika výsledných letokruhů v roce 2012

Vzorníky	Jarní dřevo [mm]	Letní dřevo [mm]	Šířka letokruhu [mm]	Podíl letního dřeva [%]
S1	0,86	0,55	1,41	39,01
S2	0,60	0,11	0,71	15,20
S3	1,19	0,60	1,79	33,47
S4	0,85	0,62	1,47	42,07
S5	1,96	0,27	2,24	12,20
S6	1,68	0,72	2,40	30,07
Průměr	1,19	0,48	1,67	28,67

Z tabulky 12 je zřejmé, že šířka letokruhu byla v roce 2012 nejmenší u vzorníku S2 a naopak největší u vzorníku S6. Šířka letokruhů se pohybovala v rozmezí 0,71 mm až 2,40 mm a podíl letního dřeva v rozmezí 12,20 % až 42,07 %. Největší podíl letního dřeva byl zjištěn u vzorníku S4 a S1. Nejnižší zastoupení letního dřeva bylo zjištěno u vzorníku S5. V průměru dosahovala šířka jarního dřeva v tomto roce 1,19 mm a letního dřeva 0,48 mm, což odpovídá podílu letního dřeva 28,67 %. Průměrná šířka celého letokruhu byla stanovena na 1,67mm.

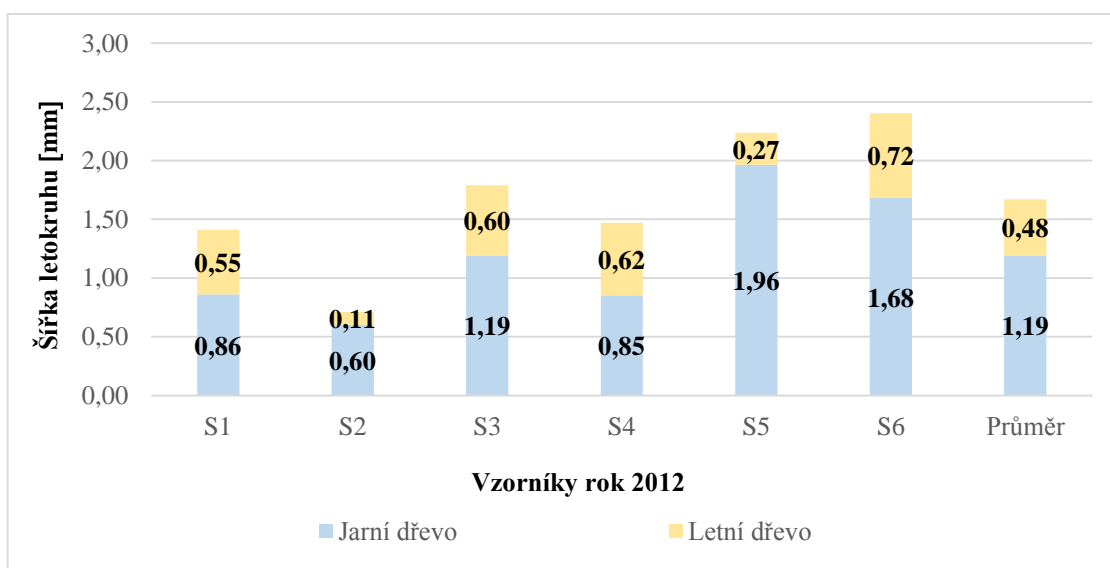
V roce 2013 byl nejužší letokruh zaznamenán u vzorníku S3 a nejširší u vzorníku S4. Šířka letokruhů se pohybovala v rozmezí 0,68 mm až 1,35 mm. Největší podíl letního dřeva byl naměřen u vzorníku S3 a nejmenší u vzorníku S4. Tento ukazatel dosahoval hodnot v rozmezí 19,92 % až 36,28 %. Průměrná šířka jarního dřeva za období roku 2013 byla vypočtena na 0,74 mm a u letního dřeva na 0,25 mm, čemuž odpovídá průměrný podíl letního dřeva ve výši 27,04 %. V roce 2013 byla u sledovaných vzorníků zjištěna průměrná šířka letokruhů 0,99 mm.

Tab. 13: Charakteristika výsledných letokruhů v roce 2013

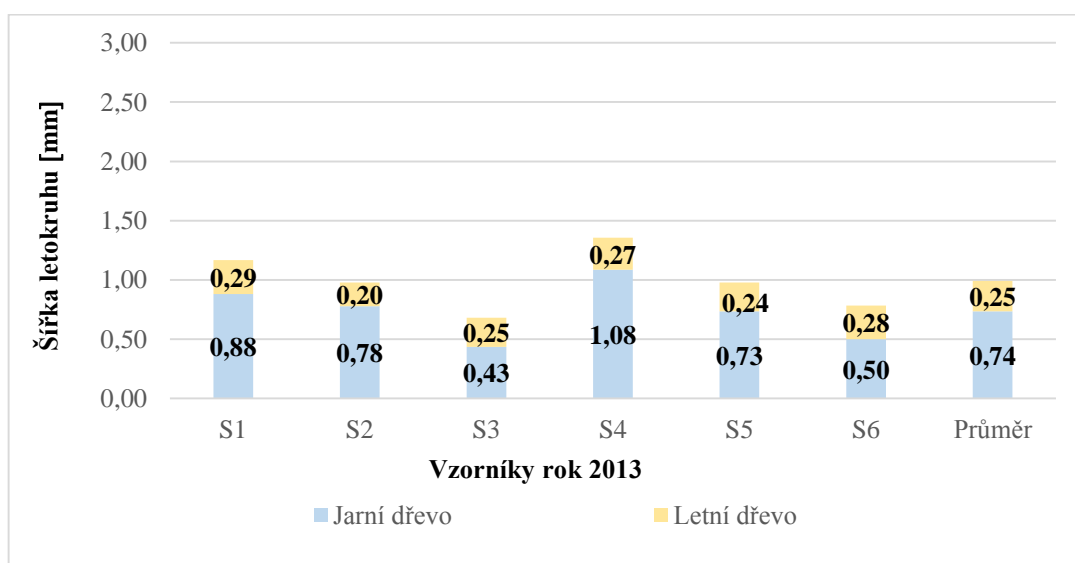
Vzorníky	Jarní dřevo [mm]	Letní dřevo [mm]	Šířka letokruhu [mm]	Podíl letního dřeva [%]
S1	0,88	0,29	1,17	24,63
S2	0,78	0,20	0,98	20,44
S3	0,43	0,25	0,68	36,28
S4	1,08	0,27	1,35	19,92
S5	0,73	0,24	0,98	24,76
S6	0,50	0,28	0,78	36,20
Průměr	0,74	0,25	0,99	27,04

Srovnáme-li výsledné průměrné hodnoty roku 2012 a 2013 uvedené v tabulkách 12 a 13, dojdeme k závěru, že šířka jarního a letního dřeva byla v průměru podstatně menší v roce 2013. Průměrná šířka celého letokruhu v roce 2013 byla o 0,68 mm menší než v roce 2012. V roce 2013 byly letokruhy značně užší, avšak průměrný podíl letního dřeva byl srovnatelný s rokem 2012, a to ve výši okolo 28 %.

Šířky letokruhů, včetně šířky jarního a letního dřeva v jednotlivých obdobích roku 2012 a 2013 jsou znázorněny v grafu (Obr. 25 a 26), přičemž v grafech jsou znázorněny také průměrné hodnoty daných parametrů.

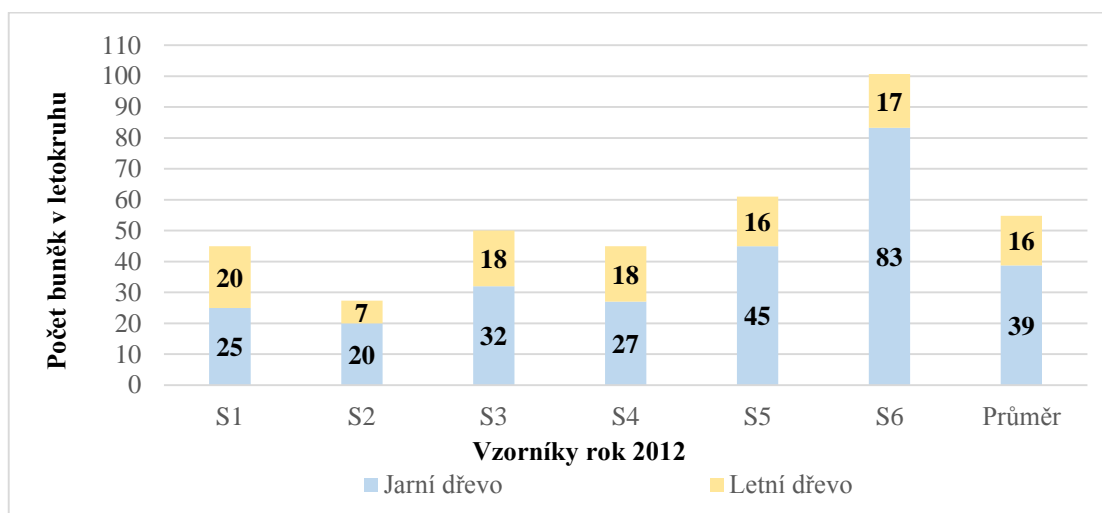


Obr. 25: Šířka jarního a letního dřeva v roce 2012

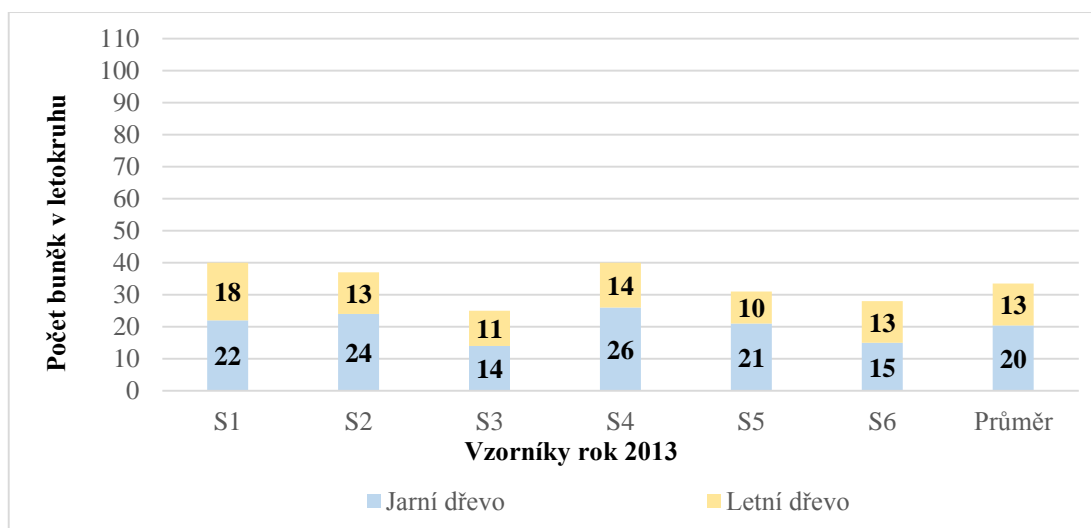


Obr. 26: Šířka jarního a letního dřeva v roce 2013

Celkový počet buněk letokruhu byl v roce 2012 naměřen značně vyšší než v roce 2013 a to cca o 40 %. Důvodem těchto vyšších hodnot byl především větší počet buněk jarního dřeva. V tomto roce bylo jarní dřevo průměrně tvořeno 39 buňkami a letní 16 buňkami. V roce 2013 bylo u jarního dřeva dosaženo průměrného počtu buněk ve výši 20 buněk a u letního 13 buněk. Výsledné hodnoty počtu buněk korespondují s výslednými hodnotami šířky letokruhů, viz grafy (Obr. 27 a 28).

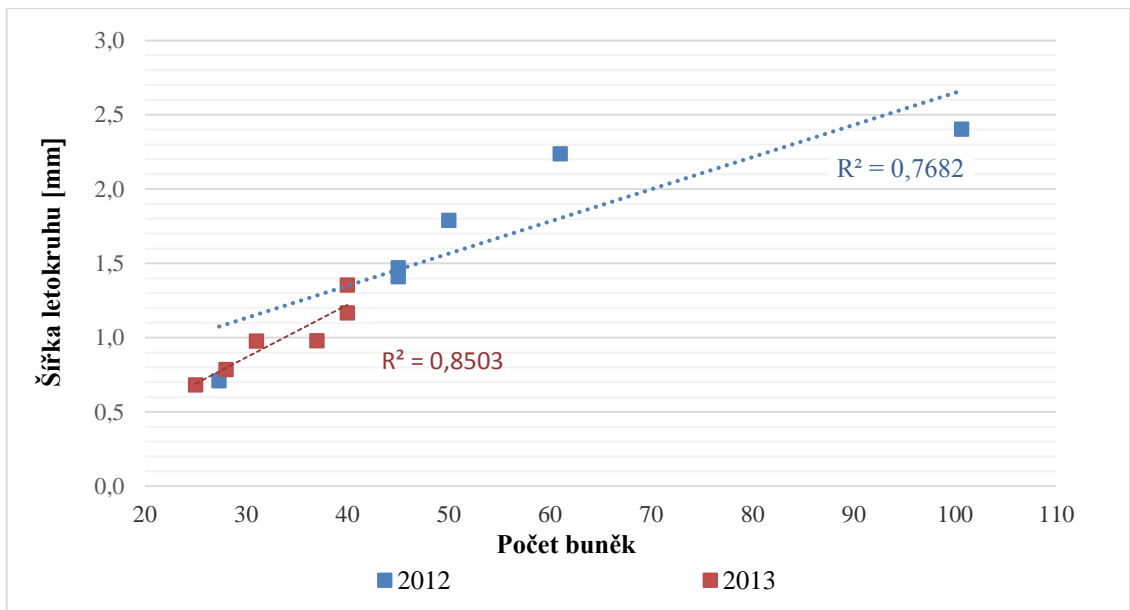


Obr. 27: Výsledný počet buněk jarního a letního dřeva v letokruhu v roce 2012



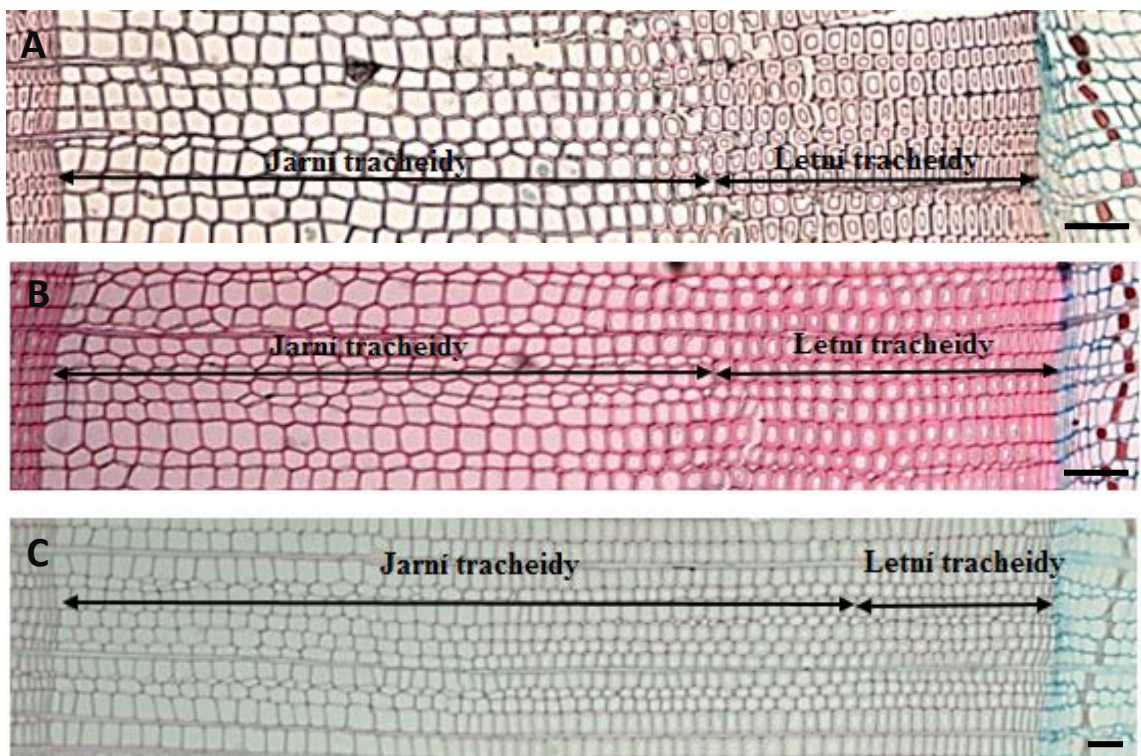
Obr. 28: Výsledný počet buněk jarního a letního dřeva v letokruhu v roce 2013

Následující graf (Obr. 29) uvádí závislost počtu buněk letokruhu na jeho šířce. V obou sledovaných obdobích roku 2012 a 2013 byla mezi těmito ukazateli prokázána lineární závislost. Hodnota spolehlivosti je v prvním roce 0,8503 a v následujícím roce 0,7682.

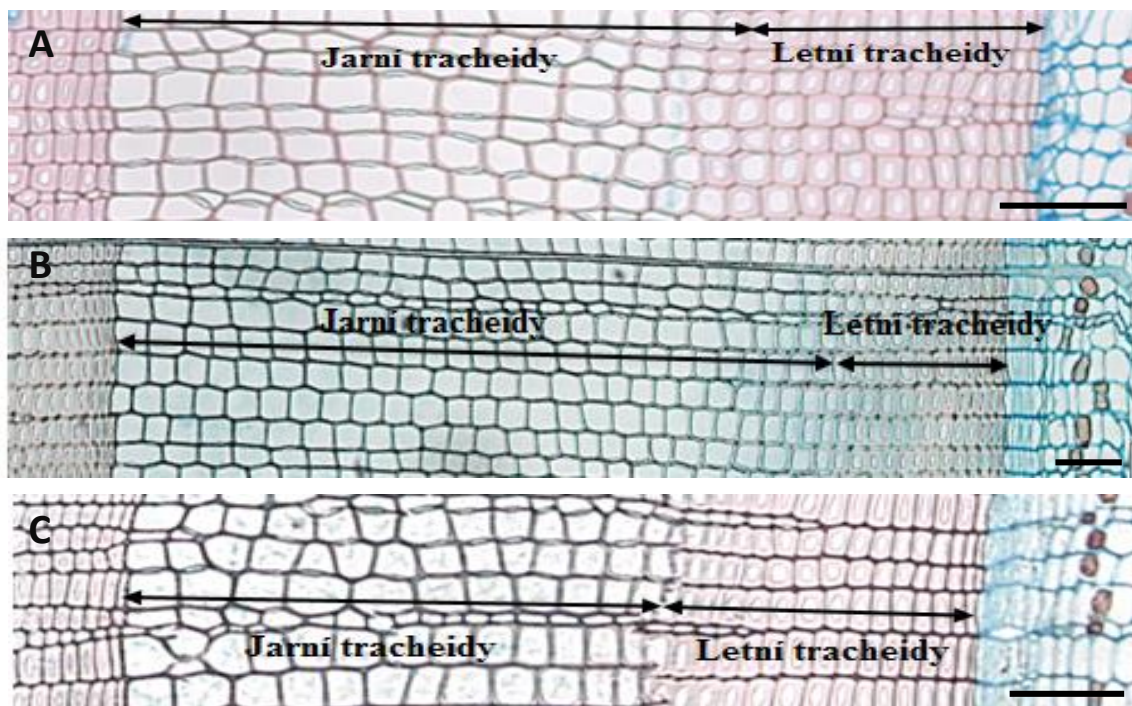


Obr. 29: Znázornění lineární závislosti počtu buněk v letokruhu na jeho šířce v letech 2012 a 2013

Následující obrázky (Obr. 30 a 31) uvádí zastoupení jarního a letního dřeva v letokruhu. Pro tyto účely byly vybrány vždy tři vzorníky z vegetačního období roku 2012 a 2013.



Obr. 30: Ukázka výsledné struktury letokruhu u vybraných vzorníků roku 2012 (A, B, C); měřítko = 100 μ m



Obr. 31: Ukázka výsledné struktury letokruhu u vybraných vzorníků roku 2013 (A, B, C); měřítko = 100 μm

6 DISKUSE

6.1 Analýza činnosti kambia

Na začátku jednotlivých vegetačních období (2012 a 2013) bylo u starého smrkového porostu dormantní kambium tvořeno úzkými vrstvami buněk, s téměř shodným počtem buněk v průměru 5,7–5,3. Na stejné lokalitě (Rájec-Němčice) v roce 2009 zjistili Gryc et al. (2010), že kambium během dormance u starého smrkového porostu bylo tvořeno 3 až 6 vrstvami buněk, přičemž Vavrčík et al. (2013) zjistili u mladého porostu v průměru 5,3 buněk. Rovněž na stejné lokalitě v roce 2011 uvedla ve své práci Hozová (2012) obdobné rozpětí ve výši 4 až 6 buněk v dormanci kambia. Také Rolincová (2016) ve své práci uvedla téměř shodná rozpětí, kdy u mladého porostu zjistila počet 5 až 6 buněk a u starého porostu 4 až 5 buněk rovněž na stejné lokalitě. Zatímco Gričar (2007), zjistila na jiné lokalitě (Pokljuka a Sorško) v roce 2003 o trochu větší počet (6 až 7 vrstev buněk). Naopak nižší počet zjistil Matovič (1990), kdy dormantní kambium tvořilo 2 až 5 buněk. Dle Larson (1994) jsou počty buněk závislé na mnoha faktorech mezi, které patří druh dřeviny, část stromu, zdravotní stav a další. Z našeho výzkumu lze vyvodit, že počet buněk kambia v dormanci je v rozmezí výsledných hodnot jiných autorů. Rovněž si můžeme povšimnout, že rozdílnost v zastoupení buněk u mladého a starého porostu není nijak zvlášť velká.

K zahájení činnosti kambia došlo v roce 2012 u jednotlivých monitorovaných stromů v průměru 3. 5. při průměrné týdenní teplotě 10,2 °C, přičemž v roce 2013 to bylo o den dříve 2. 5., kdy průměrná týdenní teplota činila 13,3 °C. Také docházelo k postupnému navyšování buněk, kdy v roce 2012 to bylo průměrně o 2,1 buňky a v roce 2013 o 1 buňku. Gryc et al. (2010) uvádějí zahájení činnosti kambia v rozmezí od 16. 4. do 30. 4. 2009, při průměrných denních teplotách v intervalu 11,8 až 14,4 °C. Shodné období také uvedli Gričar et al. (2014) v letech 2009 až 2011 v lokalitě Rájec-Němčice, přičemž Hozová (2012) na této lokalitě zaznamenala kambiální aktivitu 21. 4. 2011 při teplotách vyšších než 8,8 °C. Vavrčík (2002) uvádí začátek kambiální činnosti až na začátku května v roce 1998. Gričar a Čufar (2008) zjistili na lokalitě v nížině začátek kambiální činnosti u smrku ztepilého na konci dubna, při teplotě 5 °C. Dle Rossi et al. (2007) nastává činnost kambia u jehličnanů ve vyšších polohách při denních teplotách 5,6 až 8,5 °C. Wilcox (1962) uvádí, že v mírném podnebí nastává kambiální

aktivita, když průměrná denní teplota vzduchu stoupne nad 4,4 °C. Přesnější specifikaci uvádějí Horáček et al. (1999) a Matovič (1990) konkrétně, že průměrná minimální teplota, která způsobuje činnost kambia je vyšší a to 8 °C po dobu minimálně pěti dní. Z výše uvedeného lze konstatovat, že teplota vzduchu pro zahájení kambiální aktivity byla u obou sledovaných období našeho výzkumu optimální.

V rámci zkoumání vlivu teploty vzduchu na zahájení činnosti kambia, byl pro rok 2012 a 2013 vypočten ukazatel GDD vyjadřující sumu efektivních teplot. Bylo tedy zjištěno, jaké množství tepla dřevina přijala před zahájením kambiální aktivity daného roku. Spodní práh vývoje, při kterém se sledovaný růst zastavuje, byl stanoven na 5 °C. (Schmitt et al. 2004, Gruber et al. 2009). V roce 2012 činila hodnota ukazatele GDD 199,41 °D a v roce následujícím 148,10 °D. Giagli et al. (2016) uvádějí ve svém výzkumu vývoje smrku ztepilého na lokalitě Dražanské vrchoviny hodnoty GDD ukazatele v letech 1981 až 1989. Zjištěné hodnoty GDD byly v roce 1981 až 1984 srovnatelné s hodnotou zjištěnou v rámci našeho výzkumu v roce 2013 a v roce 1989 srovnatelné s hodnotou v roce 2012. V rámci výzkumu na Dražanské vrchovině bylo uvedeno, že nejen teplota vzduchu je limitujícím faktorem pro růst dřevin. Tato skutečnost byla potvrzena také v rámci našeho výzkumu.

V průběhu vegetačních období se počet buněk kambia nejprve zvyšoval, přičemž se zvětšoval jejich radiální rozměr, což bylo typické především v měsíci květnu až červenci. Průměrný počet buněk byl v roce 2012 největší v období od 17. 5. do 12. 7. s celkovým počtem buněk 11,7. V následujícím roce pak od 17. 5. do 25. 7. s počtem buněk 11,6. Maxima obou sledovaných období, byla tak téměř shodná. V rámci stejné lokality bylo Kratochvílem (2012) v roce 2010 zjištěno nejvíce buněk v kambiální zóně od 13. 5. do 22. 7., kdy se počet buněk pohyboval v rozmezí 10 až 13 buněk. Období s největším počtem buněk kambia bylo tak téměř shodné s našim výzkumem v roce 2012 a 2013. Počet buněk kambia činil více než dvojnásobek oproti počtu buněk po začátku dělení kambia. Tuto skutečnost potvrzuje také Larson (1994). Na výzkumné ploše Rájec-Němčice dospěla k obdobnému maximu počtu buněk aktivního kambia také Hozová (2012), kdy kambium tvořilo 13 buněk. Nižší hodnotu zaznamenali Gryc et al. (2010), kdy maximum tvořilo 10 buněk, konkrétně v období měsíce června. Hodnoty počtu buněk v kambiální zóně našeho výzkumu jsou tak obdobné s již provedenými výzkumy.

Ukončení kambiální aktivity nastalo v roce 2012 průměrně 30. 8. a v roce 2013 o den dříve. Délka kambiální činnosti, trvala v prvním sledovaném roce 119 dní (4 měsíce) a v druhém o sedm dní méně tedy 112 dní (3,7 měsíce). Gryc et al. (2010) uvedli, že v roce 2009 byla na shodné lokalitě průměrná délka činnosti kambia 4,8 měsíců. Rolincová (2016) uvedla délku kambiální aktivity u starého smrkového porostu na shodné lokalitě přibližně 4 měsíce. Gričar (2007) došla k závěru, že kambium bylo aktivní 3,5 měsíců. V srpnu roku 2012 a 2013 se šířka kambiální zóny postupně zmenšovala a v období měsíce září se stabilizovala na hodnotách pozorovaných na počátku vegetačního období cca 5 buněk. Toto na shodné lokalitě uvádějí také Gryc et al. (2010). V rámci výzkumu Giagli et al. (2016) je uvedeno, že ukončení kambiální aktivity vykazuje větší variabilitu než její počátek. Přesto, že je teplota vzduchu stále dostatečně příznivá, dochází k ukončení kambiální aktivity. Vliv teploty tedy není jediným rozhodujícím faktorem. Dalšími faktory je také zkracování délky fotoperiody, množství vlhkosti v půdě, množství slunečního svitu a jiné.

Stanovit přesné rozmezí trvání kambiální aktivity je víceméně nemožné (Philipson et al. 1971). V rámci našeho výzkumu byly vzorky odebírány v týdenních intervalech, tudíž nebylo možné zachytit změny okamžitě. Dále je nutné zohlednit, že schopnost stromů reagovat na působení faktorů prostředí je velmi odlišná (Schweingruber 1990). Důležitým faktorem pro zahájení činnosti kambia je také nadmořská výška (Rossi et al. 2006). Neméně podstatným faktorem, jenž má vliv na tvorbu kambia a xylému, je také obsah vody v půdě (Horáček et al. 1999; Larson 1994). V rámci našeho výzkumu vykazovala kambiální činnost shodné trendy a průměrné hodnoty jednotlivých let byly velmi podobné. U jednotlivých vzorníků byly však zaznamenány také extrémní hodnoty. Měření v obou sledovaných letech probíhalo na stejné lokalitě, tudíž při shodné nadmořské výšce.

6.2 Analýza tvorby dřeva

Gryc et al. (2010), zaznamenali na shodné lokalitě roku 2009 první buňky fáze radiálního rozšiřování 16. 4., což je hned po zahájení činnosti kambia, přičemž do konce tohoto měsíce to bylo splněno u všech vzorníků (maximum v průměru 6 buněk). Hozová (2012) v roce 2011 zjistila na téže lokalitě počátek až 21. 4. (maximum 7 buněk). V roce 2012 v rámci našeho výzkumu začala fáze radiálního rozšiřování v průměru 10. 5. (průměrné maximum 3 buňky) a následující rok 23. 5. (průměrné maximum 4 buňky).

Rolincová (2016) uvádí, že radiálně rozšířené buňky u starého porostu se objevily až v polovině května (maximum 5 buněk). Toto tvrzení potvrzuje také Rossi et al. (2008), který pozoroval u starého porostu zpoždění 7–17 dní.

Fáze dozrávání byla v rámci roku 2012 zaznamenána průměrně od 17. 5. (maximum 18 buněk) a v roce 2013 později, a to 30. 5. (maximum 12 buněk). Horáček (1994) uvádí, že tato fáze nastává zpravidla na přelomu května a června s malou odchylkou v jednotlivých letech. Obdobné výsledky uvádí také Hozová (2012), jenž zaznamenala na předemětné lokalitě počátek fáze dozrávání buněk od 19. 5. do 2. 6. 2011.

První zralé buňky se začaly vyskytovat průměrně 31. 5. (maximum 42 buněk) v rámci roku 2012 a 20. 6. (maximum 33 buněk) v roce 2013. Gryc et al. (2012) uvádějí v roce 2010 výskyt prvních zralých buněk 18. 6. Pouze o dva dny dříve uvádí Vavrčík (2002). Kratochvíl (2010) uvádí již 28. 5. Zjištěné průměrné údaje tak téměř odpovídají dříve zjištěným hodnotám. Úplná lignifikace buněk nastala průměrně 25. 10. 2012 a v roce následujícím 17. 10. Počty buněk v jednotlivých letech se v této fázi výrazně odlišovaly, typický byl výrazně větší počet buněk v roce 2012, což se výrazně projevilo v celkovém počtu buněk dřeva. Přírůst dřeva v roce 2012 byl tedy intenzivnější.

Vzorníky v jednotlivých sledovaných letech nebyly shodné, a proto je nutné si uvědomit, že rozdílnost počtu buněk byla ovlivněna také endogenními faktory, jako například genetickými vlastnostmi daných stromů, jejich věkem a umístěním v porostu (Panshin a de Zeeuw 1980). Tato skutečnost mohla být příčinou extrémních hodnot u některých vzorníků. Také Horáček (1997) uvádí, že rozdíly mezi počty buněk se mohou vyskytovat v rámci téže lokality a ne jen v případě, že se jedná o lokality odlišné. Srážky byly hojnější v roce 2013, a to až o cca 90 mm. Nutné je však zmínit výkyv v červenci téže roku, kdy byla průměrná hodnota srážek velmi nízká 4,3 mm. Jelikož byly v tomto období naměřeny, také vysoké teploty vzduchu vyznačoval se tento měsíc velmi suchými podmínkami. Horáček et al. (1999) uvádějí, že důležitým faktorem v letních měsících je množství dostupné vody, přičemž měsíční srážkový limit pro ideální růst dřevin je 100 mm. Dle informací Českého hydrometeorologického ústavu (ČHMÚ) bylo v prvních pěti měsících roku 2013 množství slunečního svitu značně podprůměrné, a to ve výši cca 88 % normálu. Tato skutečnost mohla být v rámci našeho výzkumu hlavní příčinou výskytu menšího počtu buněk dřeva v roce 2013 ve srovnání s rokem 2012. Intenzita

slunečního svitu ovlivňuje rychlost fotosyntézy, a tak má vliv na radiální růst dřeviny (Philipson et al. 1971). Může se jednat o stimulační účinek, avšak v kombinaci s dalšími nepříznivými faktory může dojít také k poškození dřeviny (Horáček et al. 2003). Nepatrný rozdíl teploty může vést k významným změnám růstové rychlosti (Horáček 1994).

6.3 Analýza tvorby Lýka

Začátek floémogeneze v rámci vegetačních období byl v prvním sledovaném roce zachycen od 12. 4. s průměrným počtem buněk 0,7. V následujícím roce se první buňky jarního floému objevily o den dříve tedy 11. 4. s průměrným počtem 1,1 buňky. Buňky jarního floému byly v počtu 0,7 až 4,4 buňky. Letní floém se začal objevovat v prvním roce o 35 dní později a v druhém roce o 45 dní později s průměrným počtem buněk 0,1 až 4,8 buňky. Buňky jarního floému měly zpravidla větší radiální rozměry než buňky letního floému. Také Gričar a Čufar (2008) uvádějí, že buňky časného floému mají zpravidla větší rozměry a tenčí buněčné stěny než buňky pozdního floému. Počet buněk časného floému je relativně stálý, méně závislý na vitalitě stromu a jeho šířka se mění až se změnou šířky celého floému, zatímco počet buněk pozdního floému je hodně variabilní (Gričar et al. 2009). V roce 2012 a také v roce 2013 byl průměrný počet buněk jarního floému téměř konstantní, přičemž letní floém vykazoval větší variabilitu a rostoucí trend. Průměrný počet buněk letního floému v roce 2012 převyšoval počet buněk jarního floému. V roce 2013 byl průměrný počet buněk letního floému srovnatelný s průměrným počtem buněk jarního floému.

V roce 2012 vykazoval xylém průměrně až 10 krát větší počet buněk než floém. V roce 2013 byl počet buněk xylému až 6 krát větší než počet buněk floému. Gričar a Čufar (2008) uvádějí, že u hodnocených stromů smrku ztepilého bylo vyprodukováno více buněk xylému než floému, což je typické pro stromy rostoucí v příznivých podmínkách. Růst floému je zřejmě více ovlivňován endogenními faktory než růst xylému (Gričar, Čufar 2008). Rychlost tvorby floému je během vegetačního období poměrně stabilní a je jen málo ovlivňována změnami růstových podmínek, zatímco tvorba buněk xylému je ovlivnitelná environmentálními a klimatickými faktory (Alfieri, Evert 1968; Panshin, de Zeeuw 1980; Gričar 2007; Gričar, Čufar 2008). V rámci obou

sledovaných let byl vyzorován stabilní vývoj floému a větší výkyvy počtu buněk se objevily až u xylému, což potvrzují výše uvedená tvrzení.

6.4 Vztah mezi charakteristikou a vlastnostmi dřeva

Průměrný podíl letního dřeva byl v rámci sledovaných vegetačních období téměř shodný. V roce 2012 tento podíl činil 27,04 % a v roce následujícím 28,67 %, což odpovídá 70 % podílu jarního dřeva. Toto potvrzují na shodné lokalitě také Gryc et al. (2010). Zpravidla je vykazován vyšší podíl jarního dřeva než dřeva letního, přičemž výjimkou jsou úzké letokruhy (Gandelová et al. 2014). V rámci sledovaných vzorníků našeho výzkumu, toto tvrzení platilo, přičemž se objevily také výjimky, kdy v případě širokého letokruhu, byl vykazován velmi nízký podíl letního dřeva. Například u vzorníku S5 v roce 2012, kdy šířka letokruhu byla 2,24 mm a byl zjištěn pouze podíl 12,20 % letního dřeva. Gandelová et al. (2014) uvádějí, že výkyvy hodnot šířky letokruhů mohou být způsobeny například malou korunou stromů. Dle Požgaje et al. (1993) může být příčinou úzkých letokruhů (konkrétně méně než 1 mm) kombinace malých korun stromů s nepříznivými podmínkami. V důsledku stárnutí stromu smrku dochází k postupnému snižování šířky letokruhů a podílu jarního dřeva, naproti tomu dochází ke zvýšení podílu letního dřeva, jak uvádějí Gandelová et al. (2014). Se zvyšujícím se podílem letního dřeva se poté zvyšuje hustota dřeva (Gryc et al. 2011). Požgaj et al. (1993) uvádějí, že šířka letokruhu u většiny hospodářsky významných dřevin se pohybuje v rozmezí 1 až 5 mm. V rámci sledovaných vzorníků našeho výzkumu, se šířka letokruhu pohybovala v rozmezí 0,71 mm až 2,40 mm. Průměrná šířka letokruhu v roce 2012 činila 1,67 mm a v roce 2013 byla průměrná šířka jen 0,99 mm. Gryc et al. (2011), ve svém výzkumu na shodné lokalitě statisticky vyhodnotili, že průměrná šířka letokruhu zralého dřeva u smrku ztepilého je 1,49 mm.

Šířka letokruhu a podíl letního dřeva (%) jsou podstatnými ukazateli fyzikálních a mechanických vlastností dřeva. Všeobecně platí, že se stoupajícím podílem letního dřeva v letokruhu se fyzikální a mechanické vlastnosti zlepšují Gandelová et al. (2014). Nejlepší potenciál využití by mohl mít vzorník S4 roku 2012 (podíl letního dřeva 42,07 %) a vzorník S3 a S6 v roce 2013 (podíl letního dřeva cca 36 %). Platí, že ze začátku vytváří většina dřevin širší letokruhy a až s rostoucím věkem dochází ke zmenšení jejich šířky, jak uvádějí Zobel a Sprague (1986). Šířka a struktura letokruhu je ovlivněna mnoha faktory, jako je například: druh dřeviny, věk, stanovištní podmínky, ale i poloha ve kmeni

(Zobel, Sprague 1986). Štěpánková (2001) uvádí, že šířka letokruhu je ovlivněna také délkou trvání vegetačního období.

S rostoucím věkem smrku, se dle Požgaje et al. (1993) zvyšuje hustota dřeva. Jelikož se v obou sledovaných letech jedná o starý smrkový porost lze očekávat zvyšování hustoty jednotlivých stromů. Vyhovujícími fyzikálními a mechanickými vlastnostmi pro kvalitní výrobky je kritérium počtu letokruhů na 1 cm. Pro výrobu hudebních nástrojů se používá vysoce kvalitní rezonanční dřevo smrku, které by nemělo mít méně než deset letokruhů na 1 cm (Gandelová et al. 2014). Co nejmenší šířka letokruhu může být také rozhodujícím prvkem rovněž při výrobě dých, jak uvádějí Požgaj et al. (1993).

7 ZÁVĚR

Tvorba dřeva a lýka smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) byla monitorována na výzkumné ploše Rájec-Němčice v rámci vegetačních období roku 2012 a 2013.

Kambiální aktivita v roce 2012 průměrně začala 3. 5. a v roce následujícím již o den dříve 2. 5. Na počátku kambiální aktivity byla naměřena průměrná týdenní teplota 10,2 °C v roce 2012, kdy délka kambiální aktivity průměrně činila 4 měsíce (119 dní). V roce 2013 byla průměrná týdenní teplota v období počátku kambiální aktivity 13,3 °C a průměrná délka trvání této aktivity činila 3,7 měsíce (112) dní.

Fáze radiálního rozšiřování a dozrávání buněk začala v roce 2012 průměrně o 12 dní dříve, než v roce následujícím. Zralé buňky se dříve objevily taktéž v prvním sledovaném roce, přičemž rozdíl činil až 19 dní. Plně lignifikovaný letokruh byl v roce 2012 průměrně zachycen o 5 dní dříve. Maximální počet buněk v prvním roce činil v průměru 55 buněk a v druhém 33 buněk. Průměrný podíl letního dřeva byl v obou sledovaných obdobích téměř shodný v prvním roce 28,67 % a v následujícím roce 27,04 %. Počátek tvorby floému byl v obou sledovaných obdobích zaznamenán téměř shodně, a to v polovině dubna, přičemž floém byl v roce 2012 až desetkrát menší než xylém.

Z dvouletého pozorování vývoje dřeva a lýka vybraných vzorníků smrku ztepilého, lze předpokládat, že podstatným faktorem růstu dřevin, byla především teplota vzduchu, srážky a intenzita slunečního svitu. Pro rok 2013 byl typický nižší počet buněk dřeva, za příčinu lze pokládat chladný začátek tohoto roku, což bylo doprovázeno málo častým slunečním svitem. V období července byl také zaznamenán extrémně nízký úhrn srážek, který také mohl podstatně ovlivnit výsledné hodnoty tohoto roku.

Výsledky průzkumu tvorby dřeva by mohly být přínosem v oboru dřevařství především v rámci stanovení předpokladů pro využití, posouzení očekávané kvality dané kulatiny a posouzení vlivu endogenních a exogenních faktorů na samotný růst dřevin. Dále by zjištěné hodnoty mohly pomoci při vytipování lokality s nejlepším potenciálem růstu, pro získání nejkvalitnějšího sortimentu. Aby bylo možné, tyto přínosy výzkumu plně využít, bude monitoring na této lokalitě nadále pokračovat, na základě čehož budou následně vytvořeny modely, které popíší vazby mezi radiálním přírůstem dřeva na buněčné úrovni ve vztahu k faktorům prostředí.

8 SUMMARY

The aim of this thesis was to analyse the phloem and the xylem cells of Norway spruce in the area of Rájec-Němčice in the year 2012 and 2013. Every annual analysis was done on the basis of six randomly selected trees from which were taken samples at regular weekly intervals by using trephor. Subsequently, the samples were processed into the laboratory for permanent slides, on which microscope observation at the cellular layer was performed. The aim was to observe the cambial activity and differentiation process of tracheids in the newly forming ring and to compare the growth of trees in the year 2012 and 2013.

The Cambial activity approximately began from 3th of May in the first year and one day earlier in the previous year. The average air temperature during period was 10,2 °C in the first reference year and 13,3 °C in the next year. The Cambium activity during vegetation growing season in 2012 ended about 5 days earlier than the vegetation period in 2013, in average the cambium consisted of 5–11 layers of cells. The average increment of the growth ring in the first reference year was 55 cells and in the second year 33 cells. Trend of development was the same for both years, but in the year 2013 the beginning of differentiation was shifted average by 12 days later and the maximum number of cells was about 22 cells lower. The average growth of phloem was 5.3 cells in the year 2012 and 5.2 cells in 2013.

By focusing on this area of research, wood technology could be significantly changed, concerning its purpose of utilization. In addition, these results can be used to determine the potential of wood species growing out within the given area in the future.

9 LITERATURA

Abe, H., Nakai, T., 1999. Effect of the water status within a tree on tracheid morphogenesis in *Cryptomeria japonica* D. Don. *Trees (Berl)*. 14:124-129.

Alfieri, F. J., Evert, R. F., 1968. Seasonal development of the secondary phloem in *Pinus*. *Am. J. Bot.* 55: 518–528 s.

Alfieri, F. J., Evert, R. F., 1973. Structure and seasonal development of the secondary phloem in the Pinaceae. *Botanical Gazette*, 1: 17 s.

Anatonova, G. F., Stasova, V. V., 1993. Effect of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees*, 7:214-219.

Bowyer, J. L., Schmulsky, R., Haygreen, J. G., Lilley, K., 2002. Forest products and wood science: an introduction 4th ed. Ames Iowa State Press, 554 s.

Cook E. R., Kairiukstis L. A., 1990. Methods of Dendrochronology – Applications in the Environmental Sciences. Kluwer Academic Publisher and International Institute for Applied Systems Analysis, Dordrecht, Boston, London, 394 s.

Evert, R. F., 2006. Esau's Plant Anatomy, Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development. New Jersey, John Wiley & Sons: 601 s.

Fajstavr, M., 2013. Analýza tvorby dřeva buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na buněčné úrovni ve vztahu k fenologickým pozorováním. Diplomová práce. Mendelova universita v Brně. 78 s.

Fritse, H. C., 1976. Tree-rings and Climate. London, New York, San Francisco, Academic Press. 567 s.

Fritse, H. C., 1990. Modeling tree – ring and environmental relationships for dendrochronological analysis. In: Dixon R. K., Meldahl R. S., Ruark G. A., Warren W. G., (eds.), Process Modeling of Forest Growth Responses to Environmental Stress. Portland, Oregon, Timber Press: 368–382.

Gandelová, L., Šlezingerová, J., 2014. Stavba dřeva. Mendelova universita v Brně. 187 s. ISBN 978-80-7375-966-7.

- Gandelová, L., Horáček, P., Šlezingerová, J., 2014.** Nauka o dřevě. Mendelova universita v Brně. 176 s. ISBN 978-80-7375-312-2.
- Gričar J., 2007.** Xylo- and phloemogenesis in Silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). 1. vyd. Ljubljana: Slovenian Forestry Institute. 106 s.
- Gričar, J., Čufar, K., 2008.** Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russian J. Plant Physiol.* 55(4):538–543 s.
- Gričar, J., Krže, L., Čufar, K., 2009.** Number of cells in xylem, phloem and dormant cambium in silver fir (*Abies alba*) in trees of different vitality, *IAWA Journal*, Vol. 30 (2), s. 121–133.
- Gričar, J., 2012.** Cambial Cell Production and Structure of Xylem and Phloem as an Indicator of Tree Vitality. *Sustainable Forest Management-Current Research*:112–134 s.
- Gričar et al., 2014.** Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and production of xylem and phloem cells in *Picea abies* from temperate environments. *Tree Physiology*, doi: 10.1039/treephys/tpu026. 1–13.
- Gruber, A., Zimmermann J., Wieser, G., Oberhuber, W., 2009.** Effects of climate variables on intraannual stem radial increment in *Pinus cembra* (L.) along the alpine treeline ecotone. *Annals of Forest Science* 66: 503.
- Gryc, V., Vavrčík, H., Vichrová, G., 2010.** Monitoring tvorby dřeva na buněčné úrovni u smrku ztepilého. *Lesnická práce*, 11: 24–25 s.
- Gryc, V., Vavrčík, H., Horn, K., 2011.** Density of juvenile and mature wood of selected coniferous species. *Journal of Forest Science*, 57 (3). 123–130.
- Gryc, V., Hacura, J., Vavrčík, H., Urban, J., Gebauer, R., 2012.** Monitoring of xylem formation in *Picea abies* under stress influence. *Dendrobiology*, vol. 67, s. 14–24.
- Hájek, V., 1993.** Pracujeme se dřevem. Praha, Svoboda-Libertas, 369 s. ISBN 80-205-0323-4.
- Horáček, P., 1994.** Dynamika radiálního růstu smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) v závislosti na ekologických podmínkách. Disertační práce. Vysoká škola zemědělská v Brně. 114 s.

- Horáček, P., Šlezingerová, J., Gandelová, L., 1996.** Ecophysiology of xylogenesis – interpretation of cambial activity and xylem development. In: Ecological and physiological aspects of xylogenesis in conifers. IUFRO S2.01.10. Conference, Krasnoyarsk, 143–146 s.
- Horáček, P., Gandelová, L., Šlezingerová, J., Vavrčík, H., 1997.** Xylogeneze smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.). Zpravodaj Beskydy „Vliv imisí na lesy a lesní hospodářství Beskyd“, 9. Ediční středisko MZLU v Brně.
- Horáček, P., Šlezingerová, J., Gandelová, L., 1999.** Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) In: Wimmer, R., Vetter, R. E. (eds.): Tree ring analysis: biological methodological, and environmental aspects. CABI International, University Press, Cambridge, 33–53 s.
- Horáček, P., Šlezingerová, J., Gandelová, L., 2003.** Analysis of cambial activity and formation of wood in *Quercus robur*. Journal of Forestry Science. 49 (9): 412–418 s.
- Hozová, J., 2012.** Analýza xylogeneze smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) během vegetačního období na Dražanské vrchovině. Diplomová práce. Mendelova universita v Brně. 67 s.
- Kantor, J. et al., 1975.** Zakládání lesů a šlechtění lesních dřevin. Státní zemědělské nakladatelství v Praze. 526 s.
- Kramer, P. J., 1962.** The role of water in tree growth. In Kozłowski, T. T. (ed.), Tree growth, Ronald Press. New York, pp. 171–182 s.
- Kratochvíl, J., 2010.** Xylogeneze smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) na lokalitě Rájec-Němčice. Bakalářská práce. Mendelova universita v Brně. 45 s.
- Kratochvíl, J., 2012.** Xylogeneze smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) během vegetačního období na Dražanské vrchovině. Diplomová práce. Mendelova universita v Brně. 75 s.
- Kremer, B. P., 1995.** Stromy. Praha, nakladatelství Ikar, 287 s. ISBN 80-85830-92-2.
- Larcher, W., 1988.** Fyziologická ekologie rostlin. Academia, Praha.
- Larson, P. R., 1994.** The vascular cambium: development and structure. Springer Verlag, Berlin Heidelberg. 725 s.

- Matovič, A., 1990.** Xylem formation and tree-ring width characteristics of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) at selected plots in various environment gradients /in Czech/. VŠZ v Brně, Brno, 63 pp.
- Matovič, A., 1988.** Nauka o dřevě. VŠZ Brno, 159 s.
- Míkula, A., 1976.** Naše stromy a keře. Praha, Mladá fronta. 300 s.
- Niklas, J. K., 1992.** Plant biomechanics - An Engineering Approach to Plant Form and Function, The University of Chicago Press, Chicago
- Panshin, A. J., DeZeeuw, C., 1980.** Textbook of Wood Technology: Structure, Identification, Properties, and Uses of the Commercial Woods of the United States and Canada. 4. vyd. New York: McGraw-Hill. 722 s.
- Perelygin, L. M., 1965.** Náuka o dreve. SVTL Bratislava, SNTL Praha, 44 s.
- Philipson, W. R., Ward, J. M., Butterfield, B. C., 1971.** The vascular cambium – its development and activity. Chapman and Hall Ltd, London. 122 s.
- Požgaj, A. et al., 1993.** Štruktúra a vlastnosti dreva. Príroda, Bratislava, 485 s. ISBN 80-07-00960-4
- Procházka, S. et al., 1998.** Fyziologie rostlin. Academia Praha. 484 s.
- Rolincová, P., 2016.** Analýza tvorby xylému ve dvou porostech odlišného věku u jedinců smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst). Bakalářská práce. Mendelova universita v Brně. 53 s.
- Rossi, S., Anfodillo, T., Menardi, R., 2006.** Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems. IAWA Journal 27 (1), 89–97 s.
- Rossi, S. et al., 2007.** Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. Oecologia 152: 1–12 s.
- Rossi, S., Desluries, A., Anfodillo T., Carrer, M., 2008.** Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. New phytologist 177: 199–208 s.
- Sass, U., Eckstein, D., 1995.** The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. Trees, 9: 247–252 s.
- Schmitt, U., Jalkanen R., Eckstein D., 2004.** Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. In the northern boreal forest in Finland. Silva Fennica 38: 167–178.

- Schweingruber, F. H., 1990.** Anatomie europaischer Holzer. Anatomy of European Woods. Bern, Stuttgart, Verlag Paul Haupt: 800.
- Schweingruber, F. H., Börner A., Schulze D., 2006.** Atlas of Woody Plant Stems, Evolution, Structure and Environmental Modification, Springer, ISBN 978-3-540-32523-9.
- Schweingruber, F. H., Bohner, A., Schulze, E. D., 2008.** Atlas of Woody Plant Stems: Evolution, Structure and Environmental Modifications. Berlin: Springer-Verlag, 229 s. ISBN 978-3-540-32523-9.
- Speer, J. H., 2010.** Fundamentals of tree-ring research. Tuscon: The University of Arizona Press. 333 s., ISBN 978-0-8165-2684-0.
- Šlezingerová, J., Gandelová, L., 2004.** Stavba dřeva – cvičení. Mendelova universita v Brně. 129 s. ISBN 80-7157-400-7.
- Štěpánková P., 2001.** Rekonstrukce srážek na základě dendrochronologií jedle a borovice na jižní Moravě v období 1376 – 1996. Disertační práce. Katedra geografie PřF MU, Brno, 146 s.
- Torelli, N., 1990.** Les in skorja, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Ljubljana, 70 s.
- Úradníček, L. et al., 2009.** Dřeviny České republiky. 367 s. ISBN 978-80-87154-62-5.
- Vavrčík, H. et al., 2002.** Analýza růstu xylému na buněčné úrovni s využitím fluorescenční mikroskopie, Disertační práce, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 145 s.
- Vavrčík, H. et al., 2013.** Xylem formation in *Fagus sylvatica* during one growing season. Dendrobiology. 69–75 s.
- Vyskot, M. et al., 1978.** Pěstění lesů. Státní zemědělské nakladatelství v Praze. 448 s.
- Wagenführ, R., 1966.** Anatomie des Holzes. Leipzig, VEB Fachbuchverlag, 377 s.
- Wilcox, H., 1962.** Cambial growth characteristics. In: Tree Growth. Kozlowski TT (ed.). Ronald Press, New York, pp. 57–88.
- Wilson, B. F., Wodzicki T. J., Zahner, R., 1966.** Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology. Forest Science, 12: 438–440.

Wodzicki, T. J., 1971. Mechanisms of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L., *J Exp Bot.* 22:670–687.

Wodzicki, T. J., 2001. Natural factors affecting wood structure. *Wood Science*.

Zobel, B. J., Sprague J. R., 1986. *Juvenile Wood in Forest Trees*. Springer Verlag, Berlin, 705 s.

Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České Republiky., 2012. Ministerstvo zemědělství, Praha, 132 s. ISBN 978-80-7434-112-0

Elektronické zdroje:

Giagli, K., Gričar, J., Vavrčík, H., Gryc, V., 2016. Nine-year monitoring of cambial seasonality and cell production in Norway spruce [online] citováno 11. dubna 2017. Dostupné na: <http://www.sisef.it/iforest/pdf/?id=ifor1771-008>

Hydrometeorologický ústav (ČHMÚ). Od začátku roku je množství slunečního svitu podprůměrné. [online] citováno 1. dubna 2017. Dostupné na: http://www.denik.cz/z_domova/od-zacatku-roku-je-mnozstvi-slunecniho-svitu-podprumerne-20130507.html

Ústav nauky o dřevě. 2002. Anatomická stavba dřeva – lexikon dřev. [online] citováno 15. března 2017. Dostupné na: http://ldf.mendelu.cz/und/sites/default/files/multimedia/stavba_dreva/lexikon/makro/index.html?drevina=sm