

Mendelova univerzita v Brně

Lesnická a dřevařská fakulta

Ústav nauky o dřevě

Xylogeneze buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na
Drahanské vrchovině v průběhu dvou po sobě jdoucích
vegetačních období

Bakalářská práce

Brno 2017

Štěpán Sýkora

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem práci Xylogeneze buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na Dražanské vrchovině v průběhu dvou po sobě jdoucích vegetačních období 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.111/1998Sb., 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 mám 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 příspěvek na úhradu nákladů spojených se vznikem díla, a to až do jejich skutečné výše.

V Brně dne

Podpis:

Poděkování

Své díky bych chtěl tímto vyjádřit panu doc. Ing. Vladimíru Grycovi Ph.D. za nabídku zpracování tématu této bakalářské práce, za jeho odborné vedení, cenné rady, věnovaný čas, trpělivost a velkou ochotu při řešení problematiky závěrečného zpracování práce. Dále můj velký vděk patří společně Dr. Kyriaki Giagli za vřelé ujetí se mně při zpracovávání praktické části bakalářské práce, zejména práce v laboratořích, za její značný investovaný čas, velkou ochotu, odborné vedení, mnohé užitečné rady a samozřejmě trpělivost mě věnovanou. Mé poděkování patří také panu Ing. Marku Fajstavrovi za jeho praktické rady a pomoc při řešení problémů zpracovávání trvalých preparátů, za jeho nemalou ochotu a vstřícný přístup. A na závěr bych chtěl poděkovat panu doc. Ing. Hanuši Vavříkovi Ph.D. za jeho pomoc při zpracování získaných závěrečných dat, jejich grafické zhodnocení, za jeho rady, ochotu a vstřícný přístup.

Abstrakt

Štěpán Sýkora Xylogeneze buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na Dražanské vrchovině v průběhu dvou po sobě jdoucích vegetačních období.

Bakalářská práce se zabývá činností kambia a procesem diferenciacie buněk buku v průběhu dvou po sobě jdoucích vegetačních období v závislosti na klimatických podmínkách. Na výzkumné ploše Rájec – Němčice byl v roce 2013 a 2014 prováděn odběr vzorků ze 3 vzorníkových stromů. Odběry probíhaly v týdenní periodě od začátku března do půli listopadu. Z odebraných vzorků byly vytvořeny trvalé mikroskopické preparáty, z nichž byla získávána data pomocí světelného mikroskopu. Sledoval se začátek, maximum a pokles kambialní aktivity. U nových buněk byl zkoumán proces diferenciacie až po ukončení tvorby letokruhu. Aplikací Gompertzovy funkce byla proložena získaná data a stanoveny jednotlivé maximální radiální přírůsty a doba tvorby letokruhu a jeho částí.

Klíčová slova: buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) tvorba dřeva, xylogeneze, kambium.

Abstract

Štěpán Sýkora xylogenetics of European beech (*Fagus sylvatica* L.) on location Dražanská vrchovina.

Bachelor thesis deal with cambial activity and the process of cell differentiation of beech during two consecutive growing seasons according to weather conditions. On the research area Rájec – Němčice in 2014 there was carried out on three sample trees. Sampling took place over a weekly period from 13.3. to 20.11. 2014. From taken samples were developed sustained microscopic preparations, from which the data were obtained by using a light microscope. Monitored were the beginning, the maximum of production and the decrease of cambial activity. On the new cells there was observed the process of the cell differentiation from phase of radial expansion to ending of growth – ring production. The obtained data were interleaved by applying the Gompertz function and the individual maximum radial additions and the period of creation of the growth – ring and its parts were determined.

Keywords: European beech (*Fagus sylvatica* L.) cambium, wood production, xylogenesis.

Obsah

1	Úvod	7
2	Cíl práce.....	8
3	Literární přehled.....	9
3.1.	Dendrologická charakteristika	9
3.2.	Ekologické rysy a rozšíření	10
3.3.	Makroskopická stavba listnatých dřev	12
3.4.	Makroskopická stavba dřeva buku lesního (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	15
3.5.	Mikroskopická stavba listnatých dřev	16
3.6.	Mikroskopická stavba dřeva buku lesního (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	19
3.7.	Ultrastruktura buněčné stěny	20
3.8.	Diferenciace anatomických elementů	25
4	Materiál a metodika.....	26
4.1.	Charakteristika monitorované lokality.....	26
4.2.	Odběr vzorků.....	27
4.3.	Úprava vzorků před dehydratací.....	28
4.4.	Dehydratace vzorků pomocí ethanolové řady	29
4.5.	Krájení vzorků na mikrotomu.....	32
4.6.	Podvojně barvení	34
4.7.	Vyhodnocení trvalých preparátů pod mikroskopem	35
4.8.	Analýza radiálního rozšiřování Gompertzovou funkcí	37
5	Výsledky analýzy činnosti kambia a procesu diferenciace vzorníkových stromů B4, B5, B6 pro roky 2013 a 2014	38
5.1.	Vzorníkové stromy B4 2013 a B4 2014	39
5.2.	Vzorníkové stromy B5 2013 a B5 2014	41
5.3.	Vzorníkové stromy B6 2013 a B6 2014	43
5.4.	Aplikace Gompertzovy funkce	45

6	Diskuse	47
7	Závěr.....	51
8	Summary	52
9	Seznam literatury	53
10	Seznam obrázků	56
11	Seznam tabulek	57

1 Úvod

Anatomie dřeva se již dávno stala předmětem studií a výzkumů předešlých generací, neboť dřevo provází lidskou společnost již od ranných dob samotného vzniku člověka a vždy plnilo mnoho potřeb, které napříč staletími lidstvo mělo. Fauna i flóra celého světa se liší dle vegetačních pásem, ve kterých se nachází. Dřevo, tedy stromy, proto nejsou žádnou výjimkou, neboť i ony se vyznačují značnou variabilitou své anatomické stavby, a to nejen v rámci vegetačních pásem, ale i v rámci jednotlivých druhů. V našem mírném podnebném pásu byly kdysi (v období středověku a pozdějších obdobích, než začalo docházet k hustějšímu osídlování Evropy) typické listnaté lesy, kde převládal převážně dub letní (*Quercus robur* L.) a zmiňovaný buk lesní (*Fagus sylvatica* L.). S postupem času se ráz evropské lesní vegetace značně změnil. Došlo k velkému vykácení těchto porostů kvůli antropologickým aspektům. Jak staletí ubíhala, listnatých porostů ubývalo a začaly je nahrazovat převážně jehličnaté monokultury, které více splňovaly kritéria stoupající spotřeby. Tato kritéria byla zejména rychlý růst jehličnanů, homogenní stavba (zaručující stálejší vlastnosti dřeva), rovný a dlouhý kmen a v neposlední řadě i menší náročnost na bohatost půd a čistotu ovzduší. V minulém století se na území České republiky hojně vysazovaly převážně monokultury smrkové, což velmi změnilo ráz našich lesů. Tyto monokultury jsou velmi nestabilní, co se poškození hmyzem a povětrnostními, či erozními vlivy týče. Proto se v posledních letech od těchto monokultur ustupuje a klade se důraz na zakládání porostů smíšených, kdy je hojně vysazován i buk lesní (*Fagus sylvatica* L.), který vlastnosti těchto lesů značně zlepšuje a navyšuje i jejich odolnost vůči biotickým a abiotickým činitelům. Skutečně nedocenitelnou vlastností dřeva je jeho obnovitelnost v průběhu let, což dřevo řadí do obnovitelných a nevyčerpatelných zdrojů. Bohužel jeho nevyčerpatelnost není až tak reálná při jeho stále se zvyšující spotřebě zapříčiněné růstem lidské populace. Díky tomu, že si dřevo našlo uplatnění v řadě odvětví a v široké škále potřeb člověka, je nutné blíže sledovat růst a vývoj jednotlivých druhů dřev společně s tvorbou jejich anatomické struktury, která má razantní vliv na fyzikální, mechanické a chemické vlastnosti dřeva. Tyto vlastnosti určují nejefektivnější a nejekonomičtější postup zpracování dřeva, výběr odvětví, pro které je vhodné jeho využití nejvíce, proces kterým může projít, aby mohl být jeho potenciál plně využit a v neposlední řadě účel který může dřevo splňovat v běžném životě každého člověka.

2 Cíl práce

Cílem této práce je u daných vzorníkových stromů buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) zmonitorovat činnost kambia, proces diferenciacce jednotlivých anatomických elementů a proces tvorby lýka a dřeva v průběhu dvou po sobě jdoucích vegetačních období v letech 2013 a 2014 na výzkumné ploše Rájec–Němčice Dražanská vrchovina. Hlavní náplní je monitorovat počet buněk v kambiální zóně ve vztahu ke klimatickým podmínkám v průběhu vegetačního období a pomocí Gompertzovy funkce zjistit průběh tvorby dřeva v průběhu vegetačního období.

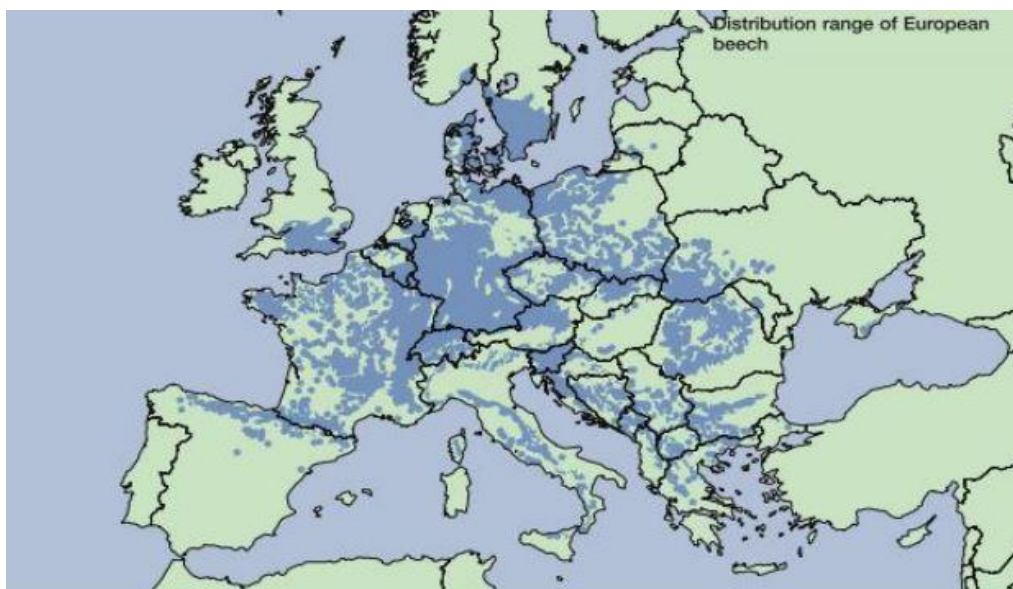
3 Literární přehled

3.1. Dendrologická charakteristika

Buk lesní (*Fagus Sylvatica* L.) je opadavý, jednodomý, jednopohlavní, listnatý strom dorůstající výšky přes 40 m, s průměrem kmene dosahujícím v některých případech až 1,5 m a maximálním objemem kmene 25–30 m³. Kmen je válcovitý, rovný s hladkou a tenkou borkou šedé barvy (Úradníček, 2004). Buk se v průměru dožívá až 400 let, plodit začíná v 50tém až v 80tém roce života. Jedná se o stinný druh, jež špatně snáší nízké teploty. Ideální teplota pro jeho růst se pohybuje v rozmezí 15–25 °C. Vhodné teplotní podmínky by se v nejchladnějším měsíci v roce měly pohybovat okolo 0 °C (Chmelař, 1990). Pupeny buku jsou světle hnědé s četnými šupinami, až 2,5 cm dlouhé a tvoří zakončení nesouměrně zprohýbaných letorostů (Wagenführ, 1989). Listy rostou u buku na letorostech střídavě ve dvou řadách, jsou celistvé, celokrajné, vejčité až eliptické, na okraji bývají často zvlňené, popřípadě zašpičatělé a na bázi zaokrouhlené až klínovité s žebrovitou vzájemně rovnoběžnou žilnatinou. Na začátku vegetačního období jsou po vyrašení listy v paždí žilek a na okraji dlouze bělavě pýřité (Úradníček et al., 2001). Na podzim dochází k jejich postupnému zbarvení od žluté, přes červenou až nakonec po tmavě hnědou (Nekolová, 2002). V paždí listů jsou na dlouze stopkatých svazečcích uloženy samčí květy. Samičí květy se nachází po dvou v červenavé číšce, pokryté dlouhými chlupatými, postupně dřevnatějícími výrůstky. Buk kvete v období dubna a května. Plody jsou trojboké nažky – bukvice, jež jsou uzavřeny po dvou ve zdřevnatělé číšce, která se otevírá čtyřmi chlopněmi. K jejich dozrání dochází v říjnu, kdy začínají postupně opadávat (Úradníček et al., 2001). Kořenový systém buku označujeme jako srdčitý, bývá v půdě velmi dobře zakotven a utváří pevný, hustě tkaný systém, díky čemuž není buk náchylný na vývraty, a je proto velmi odolný vůči povětrnostním vlivům. Výjimku, kde nemá buk vytvořen stabilní, rozvětvený, kořenový systém tvoří stanoviště s velkým množstvím živin a vláhy, na nichž buk vytváří mělký kořenový systém, který nedokáže naplno splňovat účel stabilizace stromu. Na kořenech buku se nachází ektotrofní mikorrhiza, která zajišťuje efektivnější příjem vody a minerálních látek (Úradníček et al. 2001).

3.2. Ekologické rysy a rozšíření

V rámci ekologického zařazení je buk lesní (*Fagus Sylvatica* L.) evropskou původní dřevinou, která si zde vybudovala silný genový základ přetrvávající po staletí, kdy se dokonale adaptovala na variabilní podnebné podmínky téměř celé Evropy (Úradníček et al., 1995). V rámci strategie přežití se tento strom řadí mezi C strategii, což znamená, že se jedná o jedince se silnou konkurenční schopností a velkou snášenlivostí i velmi stinných oblastí, a proto na příznivých stanovištích dokáže buk zcela vytlačit okolní dřevitou vegetaci, což vede ke vzniku čistých bučin bez příměsí jiných druhů dřevin (Úradníček, 2009). Co se vody týče, má buk střední nároky na půdní vláhu, nesnáší stanoviště s vysokou hladinou spodní vody, ale vyžaduje dostatečný roční úhrn srážek s vyšší relativní vzdušnou vlhkostí zvláště v letních měsících, proto na chladném severu buku stačí roční úhrn srážek 500 mm, zatímco v jižních oblastech jeho výskytu si vyžaduje úhrn srážek 800–1000 mm ročně. (Úradníček et al., 1995). Vzhledem k jeho adaptabilitě k prostředí, dokáže buk růst na rozmanitých typech půd, ovšem výjimku tvoří půdy suché, písčité, silně olejnaté, uléhavé, rašelinné a jílovité (Chmelař, 1990). Nejstabilnější bučiny vznikají na půdách humózních, a pakliže mají dostatek srážek, tak preferují vápenaté půdy. Velké nároky si buk klade na provzdušněnost půdy a její čistotu, neboť jakékoliv znečištění zeminy, či ovzduší vede k poruchám jeho růstu a vývoje. (Nekolová, 2002). Buk je dřevina, jež preferuje mírně oceánické klima. Na východě areálu jeho rozšíření, končí porosty buku na hranici výslovně kontinentálního klimatu, a i ve střední části svého výskytu se vyhýbá oblastem s příliš suchými a horkými léty. Nevyhovují mu mrazové kotliny a místa s nebezpečím pozdních mrazů (Úradníček et al., 1995). Rozšíření buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) je po Evropě poměrně značné, neboť z celkové evropské lesní plochy zaujímá 10%, což činí cca 17 milionů ha. Areál jeho rozšíření je jižní Evropa, severní Španělsko, jihovýchod Anglie, Dánsko, jih Švédska, Polsko, Balkánský poloostrov, Korsika a jiné další oblasti s podmínkami vhodnými pro růst a tvorbu buku (Úradníček et al., 2001).



Obrázek 1 Oblast přirozeného výskytu buku lesního (von Wühlisch, 2008)

V ČR se buk řadí mezi nejvíce zastoupené listnaté dřeviny. Jeho barva je lehce růžová, nahnědlá až oranžovohnědá. V rámci hniloby má dřevo buku tendenci vytvářet tzv. nepravé jádro, přičemž odlišně zbarvená část xylému neodpovídá průběhu letokruhů-radiálních přírůstů (Šlezingerová et al., 2004). Díky svým dobrým mechanickým a fyzikálním vlastnostem si buk lesní (*Fagus Sylvatica* L.) nachází v dřevařském odvětví mnohá využití. V nábytkářském průmyslu je velmi ceněn z hlediska barvy a textury, hlavně při výrobě loupáných dých pro výrobu překližek (Šlezingerová et al., 2004). Jeho skvělé mechanické vlastnosti jsou využívány pro vytváření ohýbaného nábytku (židle, křesla, stoly apod.). Dřevo buku si své uplatnění našlo i ve výrobě hraček, nástrojů, kuchyňského náčiní, části hudebních nástrojů, rukojetí pracovního náčiní a jiných předmětů. Hojně se buku využívá i v chemickém a v polochemickém zpracování dřeva pro výrobu, buničiny, či k výrobě dřevotřískových a dřevovláknitých desek (Melcerová, 1985). Krom dřeva jsou z buku využívány i jiné jeho části kupříkladu jeho plody (bukvice) sloužící jako sadební materiál lesníkům, či jako zdroj potravy pro zvěř. Dříve se z bukvic lisoval olej (Úradníček, 2009). Nevýhodou dřeva buku značné sesychání a oxidace na vzduchu, kdy dochází k velkým tvarovým změnám až k praskání (Gryc et al., 2007).

3.3. Makroskopická stavba listnatých dřev

V rámci evolučního vývoje jsou listnaté dřeviny mladší než ty jehličnaté, a proto je struktura dřev listnatých složitější s větším počtem různých anatomických elementů (Horáček et al., 1999). Od jehličnanů se liší svou komplexnější a složitější stavbou, absencí pryskyřice, značnou druhovou variabilitou a nároky na podmínky jejich biotopů (Gandelová et al., 2009). Dle způsobu rozprostření cév v rámci letokruhu se listnatá dřeva dělí na kruhovitě pórovitá, kdy je zřetelně oddělena hranice jarního a letního dřeva, dále na dřeva roztroušeně pórovitá, kde už tato hranice tak snadno viditelná není a poslední skupinou jsou dřeva polokruhovitě pórovitá tvořící přechod mezi předchozími dvěma typy (Požgaj et al., 1997). U dřev kruhovitě pórovitých lze jarní dřevo makroskopicky spatřit jako řadu makrocév tvořící souvislý prstenec v celém letokruhu, přičemž v letním dřevě jsou cévy obsaženy v podobě mikrocév, které zde tvoří charakteristické útvary (tangenciální vlnkování, klubíčka, tzv. věčka a dvojitá věčka, či jsou náhodně rozprostřeny v zóně letního dřeva) (Šlezingerová et al., 2012). Roztroušeně pórovité dřeviny nemají zónu jarního a letního dřeva takto rozlišenou, ale naopak mají anatomické elementy nerovnoměrně roztroušeny v celém letokruhu. Dále ve své struktuře neobsahují makrocévy, ale pouze mikrocévy (Chovanec, 1977). Dřeva s polokruhovitě pórovitou stavbou jsou jakýmsi přechodem předchozích dvou typů, kdy u nich také nelze pozorovat přechod jarního a letního dřeva, ovšem ve své struktuře mohou mít jak makrocévy, tak i mikrocévy (Požgaj, 1997). Všechny anatomické elementy lze u dřeva pozorovat na třech základních řezech (Požgaj et al. 1997). Tyto řezy se od sebe liší směrem vedení skrze těleso (vertikálně a horizontálně) a tím, zda jsou vedeny středem (dřeni) nebo jako sečny letokruhů. Jedná se tedy o řez příčný (transversální – vedený kolmo na osu kmene) a řez podélný, který se poté ještě dále dělí na řez radiální (řez procházející středem – dřeni) a tangenciální (řez vytvářející sečnu letokruhu vedený mimo dřev). Hlavními makroskopickými znaky určování listnatých dřev jsou tedy cévy (makrocévy a mikrocévy) společně s rozpoznatelností jarního a letního dřeva, dále zřetelnost a vrstevnatost dřevových pruhů, průběh (vlnitost) letokruhů v radiálním směru, nepravé jádro, nepravé dřevové skvrny apod. (Balabán, 1955).

3.3.1. Dřeňové paprsky

Jedná se o anatomické elementy, jež v listnatém dřevě plní funkci vodivou (rozdávějí rozpuštěné látky a vodu v radiálním směru), dále mají funkci mechanickou (zajišťují vzájemnou soudržnost letokruhů stromu) a zásobní (jsou zde ukládány zásobní látky) (Šlezingerová, 1999). Jedná se o seskupení buněk radiálního parenchymu. Vytváří se díky činnosti kambia (dělivého pletiva) a razantně ovlivňují fyzikální a mechanické vlastnosti dřeva (Chovanec, 1977). Dle doby vzniku dělíme dřeňové paprsky na primární (vznikají ve dřeni dřeva a dále postupující směrem ke kůře) a sekundární (vytvářejí se později a libovolně ve struktuře dřeva, kde nejsou napojeny na dřevň) (Matovič, 1988). Na řezu příčném jsou dřeňové paprsky pozorovatelné jako paprscité, excentricky vybíhající pásy z dřevň (Chovanec, 1977). Při pohledu na radiální řez je možné dřeňové paprsky pozorovat jako lesklé a široké obdélníkové plošky – tzv. zrcátka. Na tangenciálním řezu lze dřeňové paprsky spatřit jako vertikálně orientované větvenovité čárky (Šlezingerová et al., 2012).

3.3.2. Vyzrálé dřevo

Nachází se ve struktuře dřeva některých bělových dřevin jehličnatých i listnatých stromů (smrk, jedle, bříza, lípa buk). Lze jej pozorovat ve středu kmene čerstvě po skácení stromu, má světlejší barvu než běl, ale po vyschnutí dřeva se tento barevný rozdíl ztrácí (Šlezingerová et al., 2012). Pro praktické určování druhu dřeva nemá vyzrálé dřevo žádný význam (Chovanec, 1977).

3.3.3. Nepravé jádro

Jedná se o vadu dřeva, která se vyskytuje u listnatých dřev, u nichž v jejich struktuře není jádro barevně vylišeno od běle (Úradníček, 2004). Můžeme jej tedy nalézt u dřev bělových (buk, javor, bříza, ...). Nepravé jádro se ve dřevě tvoří v důsledku přítomnosti nadměrného množství vzduchu, zapříčiněné vznikem trhliny v kmene, mechanickým poškozením kmene, či narušením struktury už při růstu. Společně s přítomností vzduchu zde musí také působit snížení vitality parenchymatických buněk, zejména dřeňových paprsků, zapříčiněné velmi nízkými teplotami nebo činností hub (Horáček et al., 2008). Nepravé jádro obsahuje nepropustné vodivé elementy, kterými nemůže proudit kapalina (zejména voda). Tuto neprůchodnost způsobují jádrové látky, jež se ukládají v buněčných stěnách a dutinách vodivých cest (Požgaj et al. 1997). Neprůchodnost transpirujících minerálních látek zde zapříčiňují

také tzv. thyly. Jedná se o odumřelé parenchymatické buňky, jež prorůstají z okolních dřeňových paprsků, či z podélného dřevního parenchymu skrze dvojtečky do lumenu cév a ucpávají je (Balabán, 1955).

3.3.4. Běl

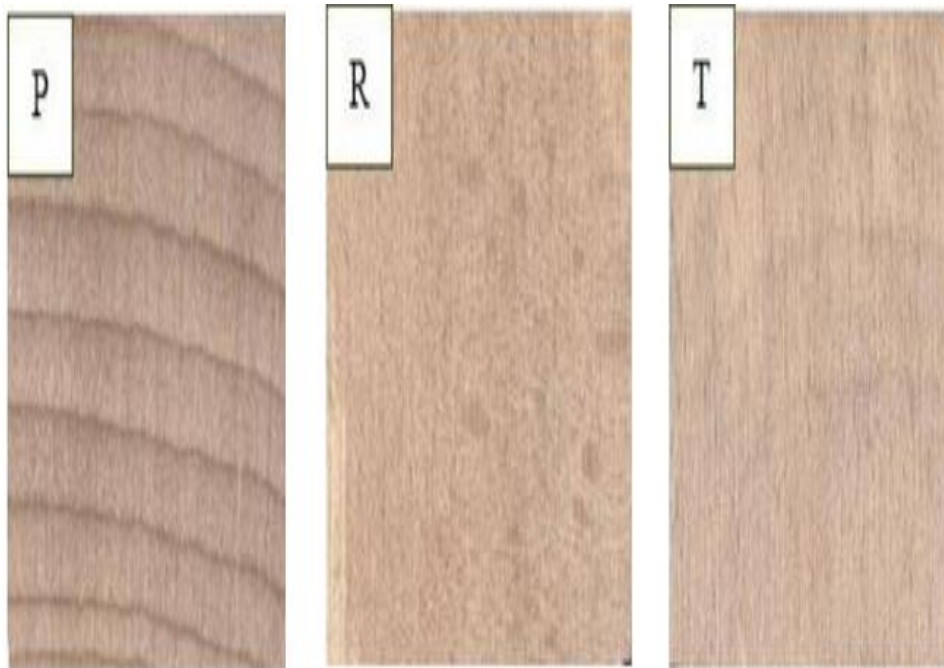
Je část dřeva obsahující živé buňky (parenchymatické buňky dřevního parenchymu a dřeňových paprsků), v nichž se nachází zásobní látky (škrob). Dále se zde nachází volné vodivé elementy, umožňující transpirační proudění (vedení vody s rozpuštěnými minerálními látkami od kořene stromu až k těm nejmenším listům) (Šlezingerová, 1999).

3.3.5. Letokruh

Je charakterizován jako radiální (tloušťkový) přírůst kmene stromu za dobu jednoho vegetačního období. Vzniká díky činnosti dělivého pletiva kambia a dotvořen je na začátku vegetačního klidu (Matovič, 1975). Netvoří se u všech stromů ve světě stejně, neboť jeho vznik je ovlivněn podnebným pásmem, ve kterém se strom nachází (vzniká v důsledku střídání ročních období, či střídání období vlhkých a suchých) (Wagenführ, 1989). V jednotlivých řezech je lze vidět v podobě různých kreseb, kdy na řezu transverzálním jako koncentrické vrstvy, na řezu radiálním jako svislé téměř rovnoběžné pásy a na řezu tangenciálním je lze pozorovat jako rozmanitě zvlněné parabolické útvary (ČUFAR, 2008). Vzniklý letokruh je tvořen jarním a letním dřevem. Jedná se o vizuálně a fyziologicky (v rámci anatomických elementů) odlišné části letokruhu vytvořené v určitých částech vegetačního období. (Horáček et al., 2008). Podíl dřeva jarního a letního je závislý na druhu dřeviny, věku stromu a podmínkách prostředí dané oblasti, ve které se strom nachází (Šlezingerová et al., 2004).

3.4. Makroskopická stavba dřeva buku lesního (*Fagus sylvatica* L.)

Napříč čeledí *Fagaceae* (bukovité) panuje v rámci jednotlivých druhů značná anatomická variabilita (Manchester et al., 2004). Díky tomu, že buk lesní (*Fagus sylvatica* L.) je zástupce dřev s roztroušeně pórovitou stavbou, nelze u něj pozorovat přechod zón jarního a letního dřeva (Gryc et al., 2007). Díky tomu, že jsou jednotlivé anatomické elementy nesystematicky rozprostřeny v celém letokruhu, je letokruh značně homogenní (Požgaj et al., 1997). V rámci makroskopické stavby dřeva jsou u buku pouhým okem viditelné převážně dřevné paprsky, vyzrálé dřevo (čerstvě po skácení), nepravé jádro letokruhy a běl (Balabán, 1955). V případě buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) mají dřevné paprsky značné zastoupení, kdy jejich četnost, orientace a tvar jsou zřetelné na všech základních řezech a stávají se tak hlavním poznávacím znakem (Požgaj, 1997). Buk se řadí mezi dřeva s roztroušeně pórovitou stavbou dřeva (cév a cévic), postrádá makrocévy a mikrocévy zde plní jak funkci mechanickou, tak vodivou (Chovanec, 1977). Jádro buku není barevně vylišeno od běle, ale od ostatních částí dřeva se liší svými fyzikálními a fyziologickými vlastnostmi, přičemž v takovém případě hovoříme o vyzrálém dřevě (Šlezingerová et al., 2012). Buk se řadí mezi dřeva bělová, ovšem díky činnosti hub se ve střední části kmene (u starších exemplářů) může vytvořit barevně vylišené tzv. nepravé jádro (Chovanec, 1977). Na třech jednotlivých řezech je u buku patrná změna struktury letokruhů s typickou texturou. Na řezu příčném jsou letokruhy zřetelné jako pravidelně uspořádané kruhy, na radiálním řezu jsou uspořádány rovnoběžným systémem a v řezu tangenciálním je lze pozorovat v podobě hyperbol, parabol a elips (Požgaj, 1997). Jedním z nejzřetelnějších anatomických elementů buku jsou dřevné paprsky, jež jsou dobře viditelné na všech základních řezech (Matovič, 1988). Jeví se svými specifickými identifikovatelnými znaky, dle nichž jde snadno rozpoznat, že se jedná právě o dřevo tohoto stromu. Buk se díky své tvrdosti 61 MPa řadí mezi dřeva středně tvrdá a společně se svou hustotou v suchém stavu ($\rho_0 = 685 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$) patří mezi dřeva středně hustá (Horáček et al., 2008).



Obrázek 2. Makroskopická stavba základních řezů dřeva buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) P - příčný, R - radiální, T – tangenciální (Vavrčík et al., 2002)

3.5. Mikroskopická stavba listnatých dřev

druh buněk	funkce	uložení ve dřevě
cévy (tracheje) cévovité tracheidy vazicentrické tracheidy libriformní vlákna vláknité tracheidy parenchymatické buňky axiálního parenchymu epitelové buňky vertikálních kanálků	vodivá, částečně mechanická vodivá pomocná vodivá mechanická mechanická Zásobní vylučovací	ve směru podélné osy kmene
parenchymatické buňky dřeňových paprsků epitelové buňky horizontálních kanálků	zásobní, pomocná vodivá vylučovací	kolmo na osu kmene

Tabulka 1. Uložení, typ a funkce jednotlivých anatomických elementů listnatých dřev (Šlezingerová et al., 2012)

3.5.1. Cévy

Cévy (tracheje) jsou základním vodivým elementem vedoucím pod tlakem vodu společně s rozpuštěnými minerálními látkami od kořenů až po konečky větví do celého stromu–kmene, větví, listů, květů a plodů (Šlezingerová et al., 2004). Vyskytují se pouze u listnatých dřev, a to v podobě tenkých kapilár, přičemž jejich zastoupení se u buku lesního (*Fagus Sylvatica* L.) pohybuje v rozmezí 22–37% celkového objemu stromu a jejich délka se pohybuje od několika mm, přes cm až po m, kdy právě u dřeva buku dosahuje délka cév, v některých případech i 0,8–2 m (Požgaj et al., 1997). Cévy ve dřevě plní funkci vodivou, mechanickou a někdy i zásobní. Dle příčné velikosti se cévy dělí na makrocévy průměr nad 100 μm a mikrocévy nepřesahující průměr 100 μm (Gandelová et al., 2009). Systém vodivých elementů je tvořen spojenými cévními články, jejichž velikost se pohybuje v rozmezí od 300 do 700 μm a během roku se zvětšuje. Články jednotlivých cév jsou na sebe navázány za pomoci perforací, jež mohou být jednoduché, či složené (Požgaj et al., 1997). Perforace jednoduché se nachází u širokých cév jarního dřeva, kdežto ve dřevě letním se nachází perforace složené (Balabán, 1955). Složené perforace se dle počtu a tvaru přehrádek dělí na síťovité, schodovité a žebříčkovité. Pro dřevo buku je typické, že obsahuje více typů těchto perforací (Gandelová et al., 2009). Cévy buku lesního, v rámci mikroskopické stavby dřeva, tvoří velmi četnou a hustě řazenou strukturu, i když se ojediněle vyskytují ve shlučích po čtyřech v radiálních skupinách. V jádrovém dřevě (u buku ve vyzrálém dřevě) plní cévy funkci zásobárny vody, anebo je zaplňují jádrové látky. Mohou se zde vyskytovat thyly, či mohou být prázdné, respektive zaplněny pouze vzduchem (Chovanec, 1977). Cévy se skládají z nad sebou uložených mrtvých buněk, protože živé se nachází jen v posledním letokruhu do dokončení diferenciací tzv. cévních článků (Šlezingerová et al., 2004).

3.5.2. Cévice

Dřevo listnatých dřev obsahuje cévice (tracheje) několika přechodných typů. Dle jejich funkce a tvaru je rozlišujeme na vazicentrické, vláknité a cévovité. Zastoupení těchto cévic se liší dle druhu každé dřeviny. U dřeva buku se čteně vyskytují všechny typy (Gandelová et al. 2009).

Cévice vazicentrické se ve dřevě vyskytují jako krátké buňky mající zakulacené okraje. Pod mikroskopem lze u cévic pozorovat kruhové dvojtečky (Matovič, 1988). Vyskytují se v blízkosti cév a mohou tedy mít funkci vodivou, přičemž nemohou

vytvářet samostatné vodivé dráhy (Požgaj et al., 1997). Vláknité cévice jsou protáhlé, tlustostěnné se zašpičatělými okraji a mají úzký lumen (Balabán, 1955). Z pohledu vývoje se jedná o přechod tracheid jehličnanů na libriformní vlákna listnáčů, kterým jsou velmi podobné a odlišit je lze pouze dle výskytu párových ztenčenin na stěnách cévic, zatímco libriformní vlákna mají své ztenčeniny buněčných stěn uspořádány jednotlivě (Šlezingerová & Gandelová, 1999). Vláknité cévice jsou delší než cévní články, ale zároveň mnohem kratší než tracheidy jehličnanů, mají užší buněčnou stěnu a jejich funkce je především mechanická, ovšem mohou plnit i funkci vodivou, či zásobní (Gandelová et al. 2009).

Dalším typem cévic jsou cévice cévovité podobající se malým cévám a spolupodílející se na tvorbě přechodu mezi jarními tracheidami dřev jehličnatých a cévními články listnáčů. Jejich délka nepřesahuje 0,5 mm a mají funkci mechanickou (Wagenführ 1989).

3.5.3. Libriformní vlákna

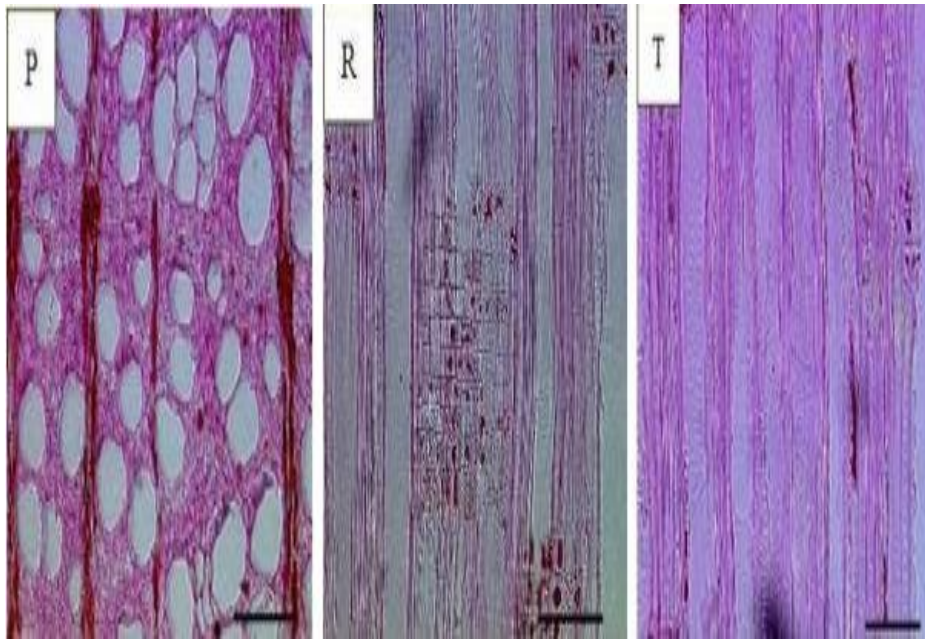
Vlákna složená z vřetenovitých protáhlých buněk s délkou 0,2-2,2 mm a šířkou od 0,015 do 0,05 mm. Ve dřevě listnatých stromů plní převážně funkci mechanickou a jejich zastoupení z celkového objemu kmene činí 50-60%, výjimečně u některých druhů 75% (Chovanec, 1977). V letokruhu se nacházejí bez charakteristického uspořádání, pouze u dřeňových paprsků nebo na hranici letokruhu mohou tvořit tangenciální, či radiální řady (Matovič, 1988). V podélném řezu lze vlákna pozorovat jako zašpičatělé, podlouhlé buňky, jež mají jednoduché ztenčeniny v buněčných stěnách. Tloušťka buněčných stěn libriformních vláken stěn je uváděna v rozmezí 3,7-6,5 μm (Gandelová et al. 2009). Na řezu příčném se tvar libriformních vláken jeví různě, a to jako–nepravidelný, hranatý a zřídka kulatý. Během roku se tloušťka buněčné stěny libriformních vláken a jejich délka mění, a to tak, že se postupem od jarního dřeva směrem k letnímu se zvětšují jejich buněčné stěny, snižuje se velikost lumenu a prodlužuje se délka samotných vláken (Matovič, 1988). Krom umístění libriformních vláken v letokruhu hraje roli v jejich velikosti i věk dřeviny, umístění v rámci kmene a biotické a abiotické faktory okolního prostředí (Šlezingerová, 1999). Po diferenciaci buněk, ze zóny kambia, vlákna rychle umírají, pouze u několika málo dřevin jsou na hranici v oblasti cév buňky částečně lignifikované s živým obsahem (Matovič, 1975) Množství libriformních vláken ve dřevě, jejich struktura a tloušťka buněčné stěny ovlivňuje celkovou hustotu a tvrdost listnatých dřev (Gandelová et al. 2009).

3.5.4. Parenchymatické buňky

Jsou buňky hranolovitého, válečkovitého, krychlovitého, či vřetenovitého tvaru, s jednoduchými ztenčeninami (tzv. tečkami) (Požgaj 1997). Ve své struktuře obsahují živý protoplast, díky němuž jsou velmi plastické, mohou vykonávat různé funkce a mohou tyto funkce i měnit (Wagenführ, 1989). Ve dřevě mají funkci pomocnou vodivou, sekreční a zásobní, kdy jsou do jejich struktury ukládány cukry (v podobě škrobů), tuky a bílkoviny, které jsou dle potřeby i následně uvolňovány do struktury dřeva (Jankovský, 1999). Procentuální zastoupení parenchymatických buněk v celkovém objemu dřeva listnáčů se pohybuje v rozmezí 8–35 %, oproti tomu dřevo jehličnatých dřevin má tento podíl 5–13 %. U některých jehličnanů tvoří pryskyřičné kanálky (Požgaj et al., 1997). Tento fakt lze vysvětlit fyziologickým procesem, při němž listnáče potřebují v jarním období daleko více zásobních látek pro stavbu asimilačního aparátu, přetvářející anorganické sloučeniny v podobě CO₂, vody a sluneční energie na látky organické v podobě cukrů pro zajištění své vlastní (autotrofní) výživy (Chmelař, 1990). Listnaté dřevo má průměrnou šířku parenchymatických buněk poměrně v úzkém rozmezí, a to 19–22 μm. Jejich délka se pohybuje kolem 81–99 μm. Během růstu stromu si v bělovém dřevě uchovávají cytoplazmu, jedná se tedy o buňky živé. Ty buňky, jež cytoplazmu neobsahují mají buněčné stěny lignifikované, tudíž jsou mrtvé a přeměnili se na dřevo (Matovič, 1975).

3.6. Mikroskopická stavba dřeva buku lesního (*Fagus sylvatica* L.)

Buk patří mezi dřeva roztroušeně pórovitá, tudíž má vodivé elementy (mikrocévy) roztroušeny nerovnoměrně v rámci letokruhu, a proto nelze přesně určit hranice jarního a letního dřeva (ČUFAR, 2008). Ve struktuře letokruhu buku nejsou přítomny makrocévy, tudíž zde mají mikrocévy jak funkci mechanickou, tak funkci vodivou. Dalšími anatomickými elementy zde jsou cévice (tracheidy různých typů), libriformní vlákna, parenchymatické buňky (radiálního a axiálního parenchymu) a dřeňové paprsky (Nekolová, 2002).



Obrázek 3. Mikroskopická stavba základních řezů buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) P -příčný, R - radiální, T - tangenciální (Vavrčík et al., 2002)

3.7. Ultrastruktura buněčné stěny

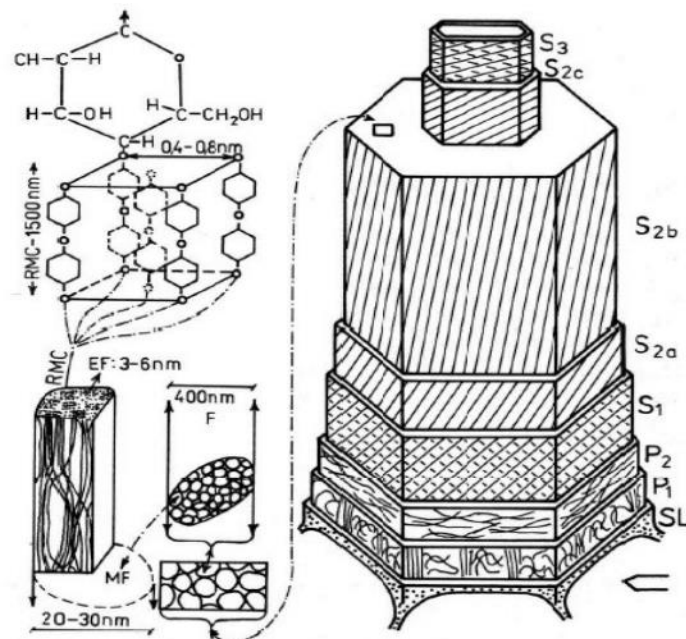
3.7.1. Rostlinná buňka

Je základní struktura a fyziologická jednotka rostlinného organismu. Tvořena je buněčnou stěnou a protoplastem. Zatímco u jednobuněčných organismů provádí veškeré fyziologické procesy pouze jedna buňka, u rostlinných organismů je fyziologie řízena celou cyklickou soustavou buněk. Jedná se o cytoplasmatické proudění (cyklózu) zajišťující metabolismus (látkovou výměnu) uvnitř buňky nebo mezi buňkou a vnějším prostředím (Kubišta, 1998).

3.7.2. Buněčná stěna, její struktura a tvorba

Buněčná stěna je, společně se všemi jejími stavebními složkami, vytvářena díky metabolické činnosti základní cytoplasmy, ohraničuje buňku a tvoří její tvar. Specifickými funkcemi zajišťuje buněčná stěna existenci buňky, celistvost struktury rostlin a podílí se na omezení velikosti protoplastu (Procházka, 2006). První viditelná struktura vznikající během buněčného dělení a oddělující dceřiné buňky cytoplasmy se nazývá cytoplasmatická destička. Cytoplasmatická destička má charakter tekuté látky bez barvy, má vyšší hustotu, než má H_2O a její podíl v cytoplasmě je cca 85—95% (Kubišta, 1998). V průběhu diferenciaci buněčné stěny se plazmatická destička mění na střední lamelu (SL), jež se tímto stává přehrádkou mezi dceřinými buňkami. Strukturu

střední lamely tvoří převážně pektiny a hemicelulózy. V pozdější fázi diferenciaci střední lamela silně lignifikuje (Matovič, 1975). Tvorba dalších vrstev buněčné stěny probíhá růstem oddělených buněk v průběhu diferenciaci. Další vrstva buněčné stěny se nazývá primární stěna (P) a vzniká tak že, ji cytoplazma, v průběhu diferenciaci, vylučuje na střední lamelu (Kubišta, 1998). Primární stěna je utvářena při růstu buněk, kdy se nejdříve vytváří celulózová fibrilární kostra, jež je velmi elastická. Jakmile je ukončen růst buněk a probíhá fáze jejich dozrávání, začíná se vytvářet sekundární buněčná stěna (S) (Horáček et al., 2003). Vytvářena je tzv. apozicí, tedy přikládáním nových vrstev na již vytvořené struktury, čímž dochází k tloušťnutí BS směrem do středu buňky. Struktura sekundární buněčné stěny není homogenní a skládá se ze tří vrstev (S_1 , S_2 , S_3), lišících se od sebe chemickým složením, tloušťkou BS a orientací celulózových fibril (Gryc et al., 2010). Vnitřní vrstva S_2 velmi ovlivňuje jisté fyzikální vlastnosti dřeva jako např. sorpce, difuze, propustnost apod. (Balabán, 1955). Jakmile je proces tloušťnutí BS ukončen, dochází v buňce k lýze (rozkladu) cytoplazmy a struktura buňky je následně plněna ligninem až postupně umírá a dřevnatí. BS neroste souběžně jako celistvá struktura, ale postupně mozaikovým způsobem a je tvořena třemi základními biopolymery, a to polysacharidy (celulózou a hemicelulózou) a fenolickou látkou (ligninem) (Horáček et al., 2003).



Obrázek 4. Struktura buněčné stěny (Požgaj et al., 1997)

3.7.3. Chemické složení buněčné stěny

V případě xylému (dřeva) jde o heterogenní buněčnou strukturu, zcela závislou na svém chemickém složení, kdy je skelet xylému tvořen převážně celulózou, zaujímající téměř polovinu objemu dřeva, dále hemicelulózou, která je zde zastoupena více než čtvrtinou objemu dřeva a ligninem (Chovanec et al., 1977). Hlavním stavebním kamenem dřeva je celulóza, která určuje strukturu BS a je nejzastoupenějším sacharidem na světě (Jankovský, 1999). Ve struktuře BS se společně s hemicelulózami a ligninem nachází také pektiny a rostlinné gumy, jež společně mají za úkol zpevňovat strukturu celulózových řetězců (Melcerová, 1985). Chemické vlastnosti celulózy zásadně ovlivňuje chemická aktivita funkčních OH– skupin. Celulóza je směsice makromolekul různého polymeračního stupně „n“ (resp. molekulové hmotnosti), vyjadřující délku těchto makromolekul. Délka makromolekuly celulózy určuje její chemické a fyzikální vlastnosti (Jankovský, 1999). Druhým nejvíce zastoupeným polysacharidem ve dřevě je hemicelulóza, tvořící 22,5 % objemu dřeva buku lesního (*Fagus sylvatica L.*) (Balabán, 1955). Díky své amorfní struktuře, je ve dřevě složkou nejméně stálou, kdy ku příkladu při srovnání s krystalickou celulózou je odolnost hemicelulózy vůči vlivům vnitřního a vnějšího prostředí mnohonásobně nižší (Chovanec et al., 1977). Z nesacharidických složek je ve dřevě nejvíce zastoupena složka fenolická, a to lignin. Lignin zapříčiňuje dřevnatění buněk ukládáním do BS, čímž dává dřevu mechanickou pevnost. Na chemické bázi je lignin vysokomolekulární látka síťové struktury, jež se ukládá v submikroskopických dutinách celulózové kostry, které dokonale vyplňuje díky své trojrozměrné struktuře. Lignin uvnitř BS podpírá, stmeluje a obaluje polysacharidové řetězce (Gandelová et al., 2009).

3.7.4. Kambium

Jedná se o sekundární meristém vznikající mezi floémem (lýkem) a xylémem (dřevem) primárního vodivého systému, kdy jde o vymezenou zónu živých buněk druhotných dělivých pletiv. Sekundární dřevo je vytvářeno centripetálně, tedy směrem ke dřeni a druhotné lýko je tvořeno centrifugálně směrem ke kůře (Matovič, 1975). Sekundární meristém je tvořen u většiny dvouděložných dřevin, zajišťuje tloušťkový přírůst a tvorbu letokruhu. Vzniká spojením úseků svazkového (fascikulárního) a mezi—svazkového (interfascikulárního) kambia. Společně tvoří všechny tyto části

kambia souvislý kambiální kruh označovaný jako meristém smíšený. Množství vrstev (kambiálních zón) nediferenciovaných buněk kambia je závislé na druhu dřeviny a daném vegetačním období. V průběhu vegetačního klidu dosahuje počet vrstev kambia hodnot 3-6, kdežto v průběhu vegetačního období může být počet vrstev (u některých druhů) i 15-20 (Požgaj et al., 1997). Počet buněk kambiální zóny je značně variabilní, neboť je závislý na druhu dřeviny, klimatických podmínkách a průběhu vegetačního období (Šlezingerová et al., 2012). Kambium tvoří buňky lýka, dřeva, dřevných paprsků a zapřičiňuje tloušťkový přírůst kmene (tedy přírůst v radiálním směru (Gandelová et al., 2002). Kambium je postupně diferencováno z prokambia, jež si zachovává svou dělivou schopnost i po vytvoření primárních vodivých pletiv (Wodzicky, 1971). Po vytvoření kambia je ukončen primární růst, po němž následuje růst sekundární, kdy netvoří jen anatomické elementy dřeva a lýka, ale i parenchymatické buňky dřevných paprsků (ČUFAR, 2008). U listnatých dřev roztroušeně pórovitých se mateřské buňky lýka začínají tvořit zhruba o měsíc dříve než buňky dřeva (Matovič, 1975). Kambium je pozorováno v kambiální zóně, která zahrnuje i mateřské buňky dřeva a lýka, jež si ponechali meristemický charakter. Začátkem vegetačního období jsou nové buňky tvořeny pomaleji a jakmile dochází k plné aktivitě meristemických pletiv, tvorba buněk probíhá rychleji (Horáček et al., 2003). Nejvyšší aktivity dosahuje kambium od druhé poloviny června do první poloviny srpna, načež postupně klesá a počet se ustálí koncem srpna až začátkem září (Gryc et al., 2010). Svou činnost kambium zahajuje dříve před vlastním dělením buněk, kdy nejdříve dochází ke změně stavu cytoplasmy a jejího proudění, buňky začínají bobtnat a následně pak dochází k jejich dělení (Matovič, 1975). Kambiální aktivita je úzce spjata s činností pupenů, protože právě v pupenech je zahájena kambiální aktivita, která se postupně šíří skrze větve až ke kmeni. Nástup kambiální aktivity je závislý na druhu dřeviny, přičemž nejrychleji postupuje kambiální aktivita u dřev listnatých, kruhovitě pórovitých a jehličnatých, přičemž u nich lze pozorovat aktivitu kambia již několik týdnů před rašením pupenů (Horáček et al., 2003). U dřev kruhovitě pórovitých se činné kambium nachází několik týdnů u báze pupenů a teprve až po jejich vyrašení se začíná kambiální činnost rozšiřovat skrze větve až do báze kmene (Matovič, 1975).

3.7.5. Faktory ovlivňující kambiální aktivitu

Tvorba dřeva, společně s růstem stromu, je ovlivněna mnoha faktory, které mohou působit vzájemně či samostatně. Šířka letokruhů je velmi proměnlivá a je ovlivňována vnitřními a vnějšími faktory. Vnitřním faktorem je hlavně vitalita stromu, jež je ovlivněna stárnutím organismu jedince, kdy se postupem času mění i meristematické činnosti kambia (Matovič, 1975). Vnějšími faktory ovlivňujícími činnost kambia jsou trofnost (výživnost) půdy, pH půdy, proudění spodní vody, srážky, teplotní výkyvy, povětrnostní podmínky, kompetice s ostatními organismy na stanovišti jedince a v neposlední řadě antropogenní vlivy působící na jeho biotop (Gryc et al., 2010). Kambiální aktivita, a tudíž produkce buněk, je ovlivněna obsahem vody v půdě, kdy nízký obsah zapříčiňuje nízkou produkci buněk, jejich menší radiální rozměr a sníženou tloušťku buněčné stěny (Horáček et al., 1999). Tloušťkový přírůst stromu je značně negativně ovlivňován zejména v letních měsících při vyšších teplotách vzduchu, kdy dochází ke snižování půdní vláhly vypařováním (Matovič, 1975). Častá perioda období sucha se projevuje proměnlivou hustotou dřeva (Horáček, 1994). Okolní teplota je jedním z hlavních faktorů ovlivňujících dobu začátku a konce kambiální aktivity. Doba kambiální činnosti jedince udává délku jeho vegetačního období (Gryc et al., 2013). Flóra na celém světě má obecně nízkou termoregulační schopnost, tudíž je její vnitřní teplota ovlivněna teplotou okolního prostředí, kdy i výkyvy teplot v rozmezí několika málo °C se razantně projevují v rychlosti tvorby nových buněk a jejich růstu (Matovič, 1975). Dalším abiotickým faktorem výrazně stimulujícím vývoj fytocenózy je sluneční energie. Fotosynteticky aktivní radiace (FAR) zahrnuje spektrum viditelného záření vlnové délce 380–750 nm. Sluneční záření je jediný přímo využívaný zdroj energie při fytochemických procesech pro primární produkci (Procházka, 2006). Buk (společně s ostatními stinnými dřevinami) má tzv. světlostní přírůst, tedy schopnost jedince reagovat na větší množství světla zvýšenou asimilační činností, čímž je pozitivně ovlivněn také objemový přírůst (Wagenführ, 1989).

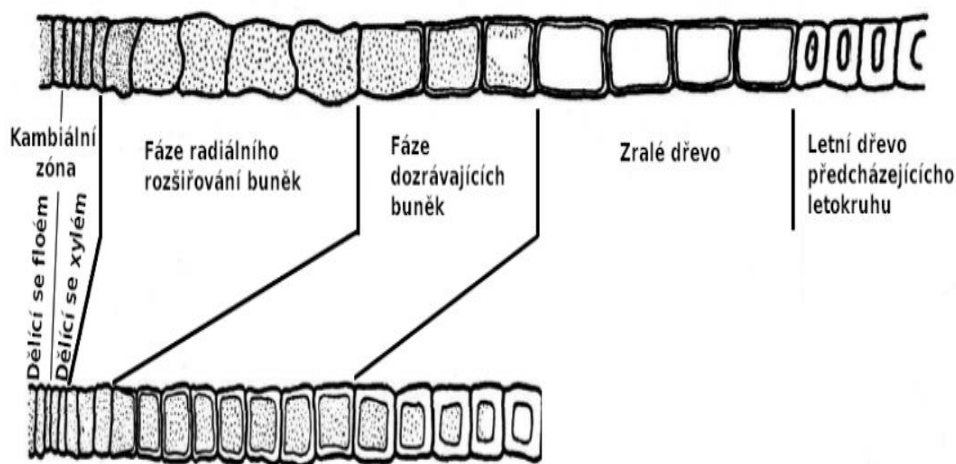
3.8. Diferenciace anatomických elementů

Proces diferenciace buněk začíná v momentě, kdy se mateřské buňky dřeva, či jejich deriváty začnou radiálně rozšiřovat, přestanou být součástí kambiální zóny a ztratí meristemický charakter (dělivou funkci) (Matovič, 1975). Tento proces se dělí na tři fáze 1) povrchový nebo plošný růst buněk po dělení 2) sekundární tloušťnutí buněčné stěny 3) lignifikace buněčné stěny (Gryc et al., 2013).

Fáze první je radiální růst buňky, kdy se mění tvar (který již buňce zůstává) a roste rozměr. Buněčná stěna je tvořena primární stěnou a střední lamelou. Buňka obsahuje orgány a základní cytoplazmu. Z buněk majících vřetenovitý tvar se během diferenciace u listnáčů stanou libriformní vlákna (Požgaj et al., 1997).

V druhé fázi dochází u nově vytvořených buněk k tloušťnutí buněčné stěny, vytváří se sekundární buněčná stěna obsahující nová vlákna celulózy. V buňkách je stále přítomna cytoplazma (Kubišta, 1998).

V poslední fázi dochází k lignifikaci buněčné stěny, buňky vyčerpají svou protoplazmu a následně umírají (dřevnatí), kdy výjimku tvoří pouze parenchymatické buňky, jež zůstávají živé i po dobu mnoha let po úplné lignifikaci buněčných stěn a stále se podílí na fyziologických procesech (Horáček et al., 2003).

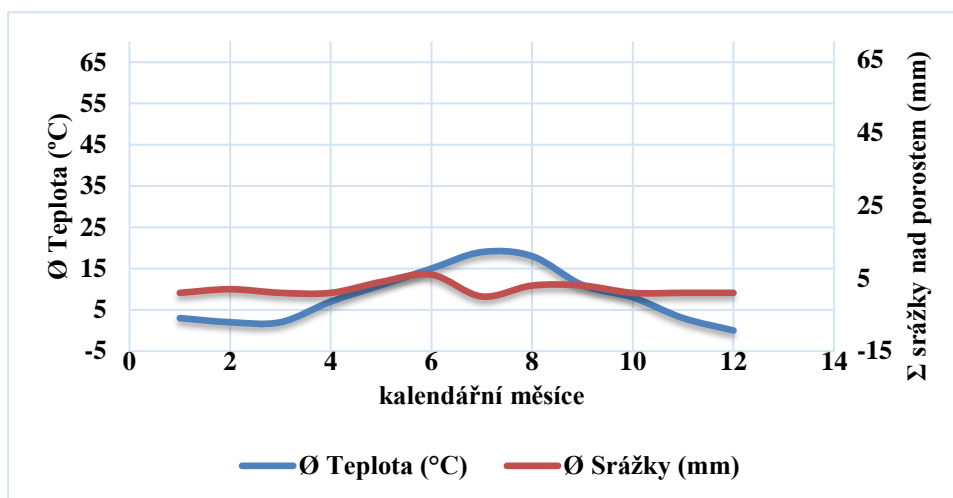


Obrázek 5. Schéma diferenciace anatomických elementů a tvorby dřeva (Wodzicki, 1971)

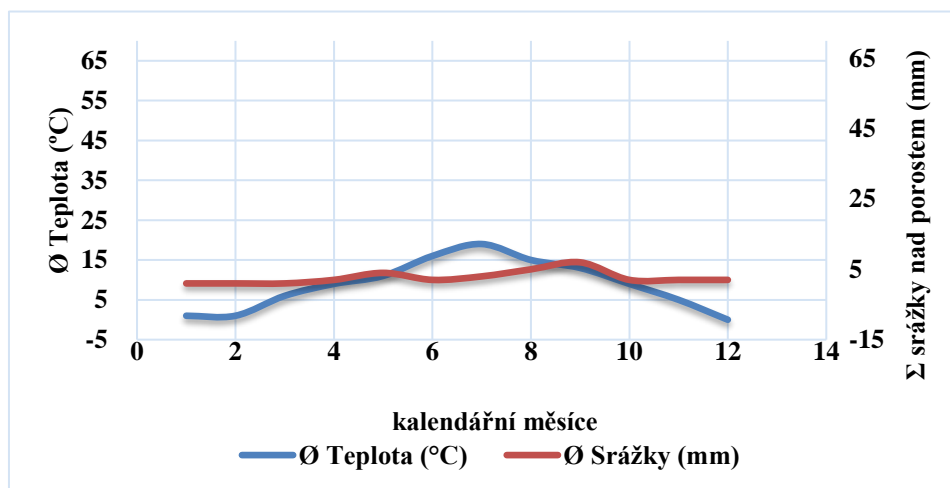
4 Materiál a metodika

4.1. Charakteristika monitorované lokality

Výzkumná plocha, které se odběr vzorků prováděl se nazývá Rájec a nachází se v Jihomoravském kraji. Souřadnice lokality jsou 49 ° 26 '29,946 "N, 16 ° 42' 06,237" " s nadmořskou výškou 600 m n. m. Věk zkoumaných stromů v porostu se pohyboval okolo 45 let. Z typologického hlediska se jedná o porost typu 5S1 – neboli svěží jedlová bučina šřavelová (Plíva, 1987). V roce 2013 a 2014 se průměrná teplota na výzkumné ploše pohybovala v rozmezí 7,2– 9,2 °C. Průměrný úhrn srážek za rok 2013 a 2014 vyskytující se v dané lokalitě dosáhl hodnoty 2,77 mm.



Obrázek 6. Graf klimatických podmínek výzkumné plochy Rájec-Drahanská vrchovina 2013



Obrázek 7. Graf klimatických podmínek výzkumné plochy Rájec-Drahanská vrchovina 2014

4.2. Odběr vzorků

Nejdůležitější částí této práce, bylo odborně zhotovit mikroskopovatelné preparáty, z nichž byla veškerá data získána. K tomu, aby bylo možné preparáty zhotovit se musely nejdříve po určitou dobu odebírat vzorky pozorovaných subjektů (6ti mladých buků). Odběry vzorků probíhaly od začátku až do konce vegetačního období, tedy v období od března do listopadu (přesněji od 13.3. 2014 do 20.11. 2014), kdy se odebíraly mikrovývrty ze 3 vzorníkových stromů buku lesního (*Fagus sylvatica* L.), jež dostaly označení B4, B5, a B6. Zkoumané subjekty nebyly nijak fyzicky poškozeny ani neprojevovaly žádné výrazné, či ojedinělé fyziologické změny. Odběry probíhaly v týdenní periodě, kdy byly každých 7 dní odebírány 2 vzorky z každého z 6 stromů (braly se vždy 2 jako záloha, pro případ poškození prvního ze vzorků během zpracování). Odběr byl uskutečněn za pomoci speciálního nástroje Trephoru. Jde o nástroj sloužící k odebírání mikrovývrťů o průměru 2 mm a délce 10 mm (Rossi et al. 2006). Trephor byl vždy co nejpřesněji vertikálně přiložen na podélnou osu kmene, a to proto, aby nedocházelo ke zkreslování přírůstu při průniku trephoru do struktury dřeva a tím i k následné nemožnosti přesného statistického zhodnocení. Vzorky byly vždy při každém odběru odebírány ve výšce kmene nad 130 cm a to spirálovitě (aby byl odběr prováděn vždy v nepoškozeném místě). Řezací část trephoru se zarazila do kmene pomocí gumového kladiva a kroutivým pohybem byla opět vyjmuta společně s mikrovývrtem. Trephor obsahuje speciální jehlu, jež posouvá mikrovývrt do jeho střední části, jakmile dojde k uvolnění vzorku z kmene. Ve středu Trephoru je otvor, díky němuž lze mikrovývrt bezpečně vyjmout. Manipulace se vzorky musí být přesná a šetrná, aby nedošlo k žádnému poškození vzorků (hlavně kambiální část je velmi křehká a snadno poškoditelná). Takto odebrané vzorky je nutno vložit do plastových kazetek, které byly označeny datem každého odběru a číslem stromu. Po vyjmutí a označení je nutno mikrovývrty uchovat ve fixačním roztoku, který zastavil činnost všech pletiv (usmrtil živé buňky) a uchoval vzorky přesně ve stavu, v jakém byly odebrány. Ve 100 ml fixačního roztoku bylo obsaženo 90 ml 50-70% ethanolu, 5 ml formaldehydu, 5 ml ledové kyseliny octové. (Dušková, 1995). Touto metodou je zachycena tvorba dřeva přímo v den odběru. Po týdenní fixaci byly vzorky vyjmuty, opláchnuty a vloženy do nádoby s 30% ethanolem. Takhle připraveny vydrží mikrovývrty bezpečně dlouhou dobu, než mohou být zpracovány.



Obrázek 8. Nástroj sloužící k odběru vzorků ze struktury stromů zvaný Trephor

4.3. Úprava vzorků před dehydratací

Před dehydratací je třeba vzorky zkrátit pomocí žiletky na použitelnou velikost. Každý týdenní odběr v kazetkách obsahuje 2 mikrovývrty, přičemž jeden z nich je vždy vložen do plastové zkumavky s ethanolem a následně popsán číslem stromu a datem odběru. Takto separované a popsané vzorky byly uschovány, jako záloha pro případ poškození prvních vzorků, jež se následně zpracovávaly. Pro zpracování byl vždy použit ten makroskopicky přijatelnější ze dvou vzorků. Pinzetou se vyjmul z plastové kazetky, a to tak, že byl vždy uchopen za dřevní část (xylém), tak aby nedošlo k poškození kambiální zóny. Následně byl položen na sací papír, který byl podložen prkénkem. Pro rozlišení správné orientace osy odebraného vzorku při následném zalévání do parafínu je nutno vědět, která část vzorku je transversální (příčná) a opatrně ji označit obyčejnou tužkou, a to tak, aby tuha zasahovala jen a pouze ve dřevní části (neboť přesáhnutí do nejsvrchnější zóny posledního letokruhu by mohlo poškodit kambiální zónu a tím i následně poškodit vyrobené preparáty). Jakmile je vzorek takto označen vloží se zpět do plastové kazetky a do poté do nádoby s 30% ním ethanolem. Každou plastovou zkumavku s náhradním vzorkem i každou kazetku je nutno popsat fixem, jež nelze ethanolem smazat. Při popisování vzorků hlavních i náhradních bylo skutečně nutno brát zřetel na správnost zapsání data a právnost umístění do příslušné kazetky, či zkumavky, neboť jakékoliv chyby při třídění by následně mohly způsobit nepřesnost získaných dat.



Obrázek 9. Vybavení pro označení příčných ploch vzorků, jejich zakrácení a uchování vzorků náhradních

4.4. Dehydratace vzorků pomocí ethanolové řady

Abychom dostali do celé struktury vzorků parafín, který zajistí, že bude možné vzorky krájet na tenké plátky pro preparáty, musí být nejdříve dehydratovány. K tomu slouží proces ethanolové řady. Ethanolová řada byla tvořena postupným odvodňováním v jednotlivých nádobách se 70% ethanolem (2x), 90% ethanolem (2x), 100% ethanolem (2x) a v nádobách se 100% xylenem (3x), kdy v nádobě se 70% etanolem byly vzorky vloženy 120 min., v ostatních nádobách 90 min. (Fajstavr, 2013). Plastové kazetky s mikrovývrty se vložily do nerezového košíku, který se připevnil na nosič tkáňového procesoru (přístroj sloužící k přemísťování košíku s mikrovývrty z jedné nádoby do další v přesně nastaveném časovém intervalu pro jednotlivé nádoby). Během tohoto procesu dehydratace byla kontrolována v nádobách hladina chemické odvodňující látky a ponor všech vzorků umístěných v nosiči, a to z toho důvodu, že vlivem průběžného přemísťování se může manipulací s nosiči vzorků odčerpávat kapalina chemikálii (Fajstavr, 2013). Po dehydrataci byly vzorky ponořeny do Petriho misek s parafínem a následně vloženy do sušárny, kde byly ponechány po dobu 4 hodin při teplotě 65 °C. Tímto byla ze vzorků vytlačena přebytečná voda a došlo k jejich zpevnění pro krájení na mikrotomu.



Obrázek 10. Tkáňový procesor

Po této proceduře následovalo zalévání vzorků do parafínu, kdy byl k tomuto použit přístroj Leica EG 1120. Jedná se o zařízení s vyhřívanou pracovní plochou libovolně nastavitelnou teplotou (v našem případě se jedná o teplotu 60°C), do něž se sypou parafínová zrna, která se zde taví. Dalším použitým příslušenstvím tavicího přístroje byla elektricky vyhřívaná pinzeta Leica EG F. Při zalévání je zapotřebí Petriho misky se studenou vodou a ocelových formiček, do nichž se mikrovývrty zalévají parafínem. Ocelové formičky bylo nutné zcela očistit a zahřát na vyhřívací ploše na požadovanou teplotu (60°C), poté byly ze sušárny vyjmuty vzorky a postupně se položily na vyhřívací plochu, aby byl roztaven přebytečný parafín. Do přichystané ocelové formičky se nalila vrstva parafínu (2mm) a následně do ní byl za pomoci nahřívací pinzety vmanipulován mikrovývrt, napoložován diagonálně a otočen nahoru na transversální (tužkou označenou) stranu. Diagonální uložení bylo nutné proto, aby při krájení na mikrotomu vznikal postupný odpor mikrovývrty na čepelku (Fajstavr, 2013). Manipulace se vzorky vždy probíhala s naprostou pečlivostí, při níž se mikrovývrty uchopily za xylémovou část, aby nedošlo k poškození kambiální zóny. Do zahřáté ocelové formičky s tenkou vrstvou parafínu byl vyhřívanou pinzetou vložen mikrovývrt, přidržen v požadované poloze a společně s formičkou vložen do Petriho misky se studenou vodou, čímž došlo k ochlazení formičky, zatuhnutí vrstvy parafínu a tím k částečné fixaci vzorků. Následně se vzorek zalil parafínem až po okraj formičky a zakryl částí plastové kazetky. Takto připravené vzorky se vložily do ledničky, aby došlo k jejich úplnému zatuhnutí.

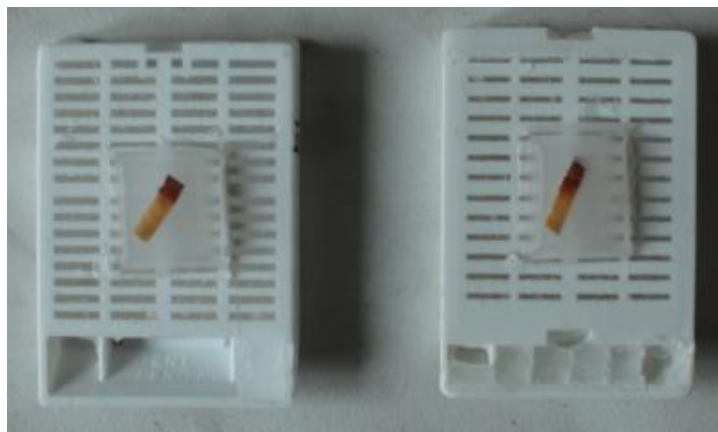
Pevně zatuhlé vzorky byly za pomoci preparační jehly vyjmuty z ocelových formiček a skalpelem okrájeny na plochu o velikosti 1x1 cm. Poté bylo nutno již okrájené vzorky odkrýt tzv. zatrimovat, aby mohly být následně namočený. Zatrimování probíhalo na stejném přístroji jako krájení řezů tedy na rotačním mikrotomu Leica RM 2235, ovšem zde došlo pouze k odstranění parafínu, jež vzorky přikrýval, aby se při máčení dostala voda do celé struktury vzorku a snížila tím jeho tvrdost. Takto zatrimované vzorky byly ve vodě ponechány po dobu 48 hodin. Tato doba je nutná pro úplné změkčení zafixovaných vzorků buku lesního (*Fagus sylvatica* L.), neboť jde o dřevo listnaté, středně tvrdé s roztroušeně pórovitou stavbou, a tudíž je nutno jej ve vodě ponechat delší dobu, aby struktura dřeva byla měkká a bylo možné vytvořit celistvé, kvalitní mikroskopické preparáty.



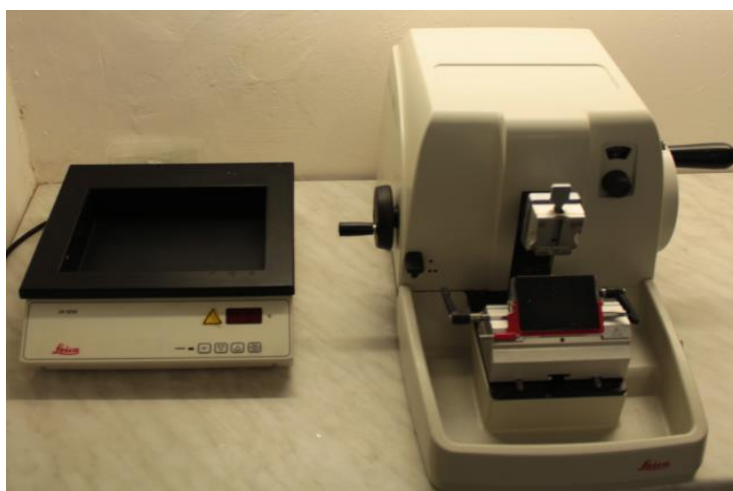
Obrázek 11. Přístroj LEICA EG 1120 a vyhřívaná pinzeta LEICA EG F

4.5. Krájení vzorků na mikrotomu

Hlavním cílem této práce bylo vytvořit kvalitní trvalé preparáty o tloušťce 10 μm a za tímto účelem se užíval rotační mikrotom Leica RM 2235. Již připravená plastová kazetka se zalitým mikrovývrtem byla upnuta do adaptéru rotačního mikrotomu tak, aby čepel krájící výsledný pás preparátu řezala vzorek postupně od zdřevnatělé části přes měkkou kambiální část až po kůru. Řezací část mikrotomu je pevně fixována na místě, zatímco adaptér se vertikálně posouvá za pomoci rotační kliky a společně s ním i upevněný vzorek, čímž dochází k řezání souvislého pásu preparátů. Po každém vytvořeném pásu je nutno čepel horizontálně posunout, neboť při řezu dochází k jejímu otupení, a tím pádem i k nepřesnému řezu, což má za následek sníženou kvalitu preparátu a pod mikroskopem špatně čitelný preparát. Souvisle nařezaný pás se pomocí preparačních jehel přesunul do nádoby se studenou vodou. Díky povrchovému napětí vody dojde na hladině k narovnání nařezaného pásu. Následně se takto narovnaný pás nanese na podložní sklíčko, a to tak, že se sklíčko ponoří pod pás a při vytahování sklíčka z vody je povrchovým napětím zajištěno rovnoměrné přilnutí nařezaného preparátu na podložní sklíčko. V dalším kroku byl použit přístroj Leica HI 1210 pro přípravu teplé vodní lázně (voda byla zahřátá na 42°C), do níž se řezy vkládaly, aby došlo k zahřátí parafínu, jeho napnutí a tím i úplnému narovnání preparátů. Narovnané preparáty se obdobným postupem, jako v předešlém kroku, tedy ponořením sklíčka pod pás řezů, vložily na podložní sklíčko, na kterém již byla nanesena vrstva Albumine Mallory (směs vajíčkového bílku s glycerínem v poměru 1:1). Ten při zahřívání zajistil přilnutí daných řezů k podložnímu sklíčku. Takto vytvořené preparáty se vložily do sušárny, kde byly ponechány po dobu 80 minut při teplotě 60 °C, aby došlo k jejich úplnému spojení s podložními sklíčky a bylo je možné následně, bez poškození, obarvit.



Obrázek 12. Vzorčky v plastových kazetkách zafixované parafínem



Obrázek 13. Rotační mikrotom LEICA E 1120 a vodní lázeň LEICA EGF



Obrázek 14. Laboratorní sušárna

4.6. Podvojn  barven 

Ze sušarby vyjmut  skl čka s prepar ty se po 12 ks vložily do plastov ch kontejner  a n sledn  byly, dle striktn  dan ho postupu vkl d ny do n dob s chemik liemi. Takov chto n dob bylo celkem 7. V prvn ch dvou n dob ch (obsahuj c ch bio-clear) se kontejner s prepar ty nechal v každ  po dobu 20 minut. V dalš ch dvou n dob ch byl 98% ethanol a v nich se kontejner nechal pokažd  po dobu 15 minut. V p t  n dob  byla nam chan  sm s safraninu a astra blue. Safranin obarvuje načerveno lignifikovan  buňky xyl mu a Astra blue obarvuje domodra nelignifikovan  buňky xyl mu (postkambi ln ho r stu), buňky kambia a flo mu, kdy toto podvojn  selektivn  barven  umořňuje detailn  zvyrazn n  kontrastu jednotliv ch diferencovan ch z n mikrořezu.

Posledn  část  barven  bylo j ř jen opl chnut  kontejneru ve dvou n dob ch (obsahuj c ch 98% ethanol), aby dořlo k odstran n  p bytečn ho barviva a bylo mořno n sledn  prepar ty zal t montovac m m diem Euparalem. Montovac m m diem se rovnom rn  pokryl povrch prepar tu a n sledn  bylo p lořeno kryc  skl čko tak, aby nevznikla ř dn  vzduchov  kapsička mezi kryc m skl čkem a prepar tem.

Po obarven  byly prepar ty vizu ln  zhodnoceny a nečiteln , či pořkozen  se vyřadily, zapsaly se jejich č slo i data a nařezaly se prepar ty nov . Prepar ty, kter  vyhovovaly, se nechaly oschnout, zakryly se a byly p tvořeny na prepar ty trval . K tomuto slouřilo uzav rac  m diem (tzv. Euparal). Po nanesen  uzav rac ho m dia se prepar ty zakryly kryc m skl čkem, polořily na rovn , kovov  podklad a zafixovaly se na m st  za pomoc  magnet . Takto schnout se prepar ty nechaly n kolik dn , dokud nedořlo k jejich  pln mu zatuhnut .



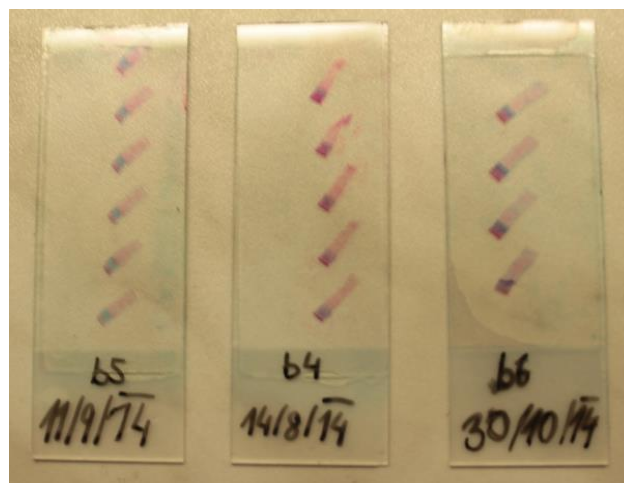
Obr zek 15. Kontejnery s chemik liemi pro podvojn  barven  a montovac  m diem Euparal

4.7. Vyhodnocení trvalých preparátů pod mikroskopem

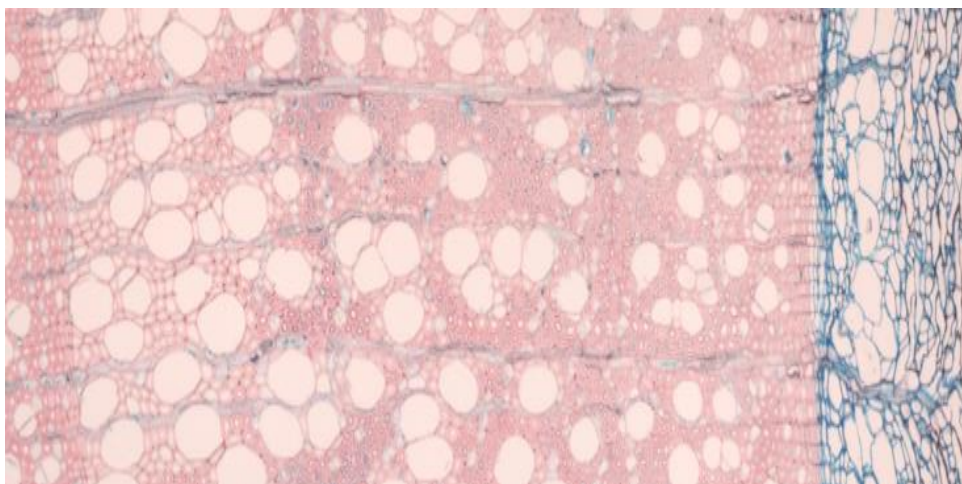
Další fází práce bylo pozorování preparátů pomocí světelného mikroskopu a to tak, že se nejdříve vyhodnocovalo, zda je preparát k výzkumu použitelný nebo ne. Důležité při pozorování bylo, aby struktura vzorku byla celistvá, tedy nepoškozená, bez překrývajících se vrstev, s dobře viditelnými a rozpoznatelnými elementy v posledním letokruhu, které musely být měřitelné. Pokud preparát těmto požadavkům nevyhovoval, bylo třeba jej vytvořit znovu, pakliže byl čitelný a nepoškozený, mohl být vyhodnocen a získaná data zapsána. Ke zkoumání zhotovených preparátů byl použit mikroskop LEICA DMLS společně s digitální kamerou LEICA DFC 280. Zároveň se pro vytváření digitálních snímků jednotlivých preparátů využíval program Image-J, v němž bylo možné zachytit mikroskopické přiblížení postupně za sebou jdoucích částí preparátu a následně je spojit v jednu celistvou digitální fotografii. Image-J je výkonný analyzující program, jež byl vytvořen v Národním institutu zdraví a pracuje v různých operačních systémech, kdy jeho velkou výhodou jsou flexibilita a časté aktualizace (Reinking, 2007). Z takto pořízených snímků se následně získávala potřebná data měřením. Počítal se počet buněk v kambiální zóně a měřil se radiální přírůst xylému a floému v průběhu vegetačního období. Pro rozpoznání buněk ve fázi radiálního rozšiřování se užívalo metody tzv. polarizační mikroskopie, při níž se pozorují buňky s opticky aktivními prvky a buňky tmavé. Jedná se o pozorovací techniku světelné mikroskopie. Opticky aktivním prvkem je zde směr polarizace buněk, který je ovlivněn, již přítomnou krystalickou celulózou, kdy je změna polarizace pozorována v podobě světlých ploch, proto se tyto prvky nacházejí u anatomických elementů, jež jsou tvořeny vnější, střední a vnitřní vrstvou sekundární buněčné stěny (S1, S2, S3). Oproti tomu buňky tmavé jsou tvořeny pouze primárními vrstvami P1 a P2 a opticky aktivní prvky neobsahují, tudíž se při polarizační mikroskopii jeví jako tmavé. Dále byla na preparátech za pomoci programu Image-J pozorována tvorba sekundární buněčné stěny (SW), plně lignifikovaných buněk (MT) a fáze radiálního rozšiřování (PC). Při tvorbě sekundární buněčné stěny nejsou buňky lignifikované a jsou tedy živé, proto je lze, díky podvojnému barvení, na snímku spatřit v modré barvě, kdežto kompletně vyzrálé buňky jsou plně lignifikované a neobsahují již živá pletiva, tudíž budou mít na snímcích červenou barvu. Díky této metodě lze přesně určovat v jakém období se dané fáze začaly projevovat a jednotlivé elementy měnit svou strukturu.



Obrázek 16. Světelný mikroskop LEICA DMLS s digitální kamerou LEICA 280



Obrázek 17. Hotové trvalé, mikroskopické preparáty



Obrázek 18. Zobrazení preparátu pod světelným mikroskopem

4.8. Analýza radiálního rozšiřování Gompertzovou funkcí

Získaná naměřená data byla analyzována za pomoci Gompertzovy funkce. Je to matematická funkce sloužící k proložení dat za účelem simulace trendu výsledných křivek. V této práci byla použita k proložení dat přírůstů jednotlivých fází diferenciacce buněk v průběhu vegetačního období, přičemž byl následně znázorněn celkový radiální přírůst letokruhu. Na základě vyhodnocených dat lze predikovat radiální přírůst následujícího vegetačního období. Z výsledků Gompertzovy funkce lze vyčíst počet dní nutných k vytvoření jednoho vyzrálého letokruhu a jeho celkový přírůst za vegetační období. Naměřené hodnoty jsou touto funkcí demonstrovány modelovou křivkou.

Gompertzova funkce je definována touto rovnicí:

$$y = Ae^{-e^{B-kt}}$$

y - rostoucí hodnota přírůstu po týdnech

t – den v roce

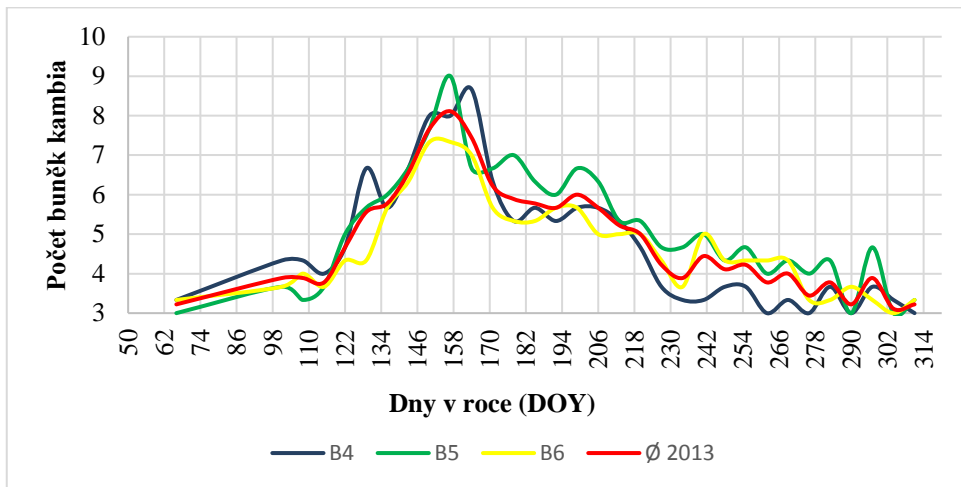
A – horní asymptota, znázorňující maximální hodnotu denního přírůstu

B – umístění na ose X, udávající umístění parametru

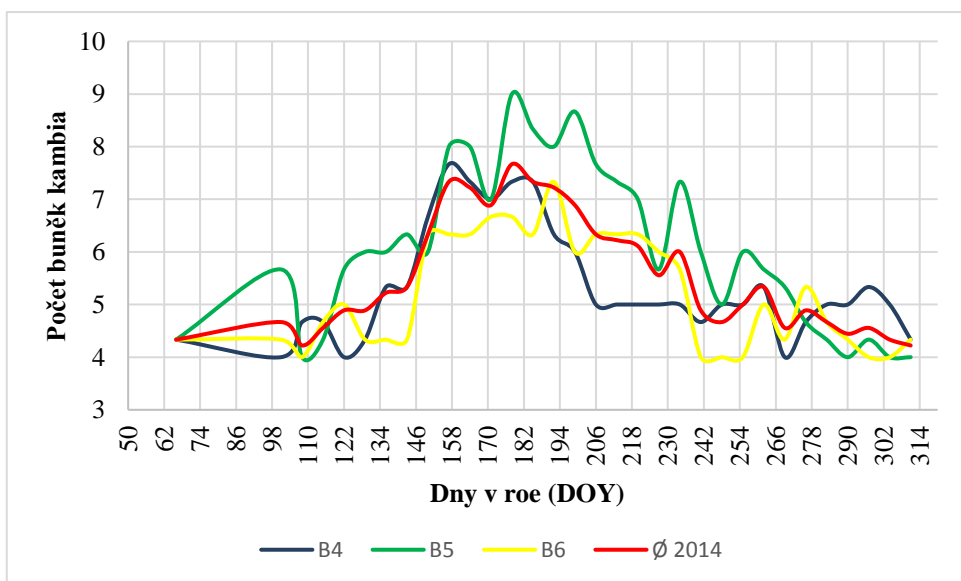
k – inflexní bod na křivce

Naměřená data (den v roce, rozměr vytvořeného radiálního přírůstu (TOTAL)) byla vložena do programu SigmaPlot 11.2.0, s aplikací TableCurve 2D v5.01, proložena Gompertzovou funkcí a následně byl stanoven průběh křivky matematického modelu. K takto vytvořenému grafu byl přidán i graf radiálního přírůstu dřeva za den. Radiální denní přírůst je v rámci matematické funkce první derivací pro x (y=).

5 Výsledky analýzy činnosti kambia a procesu diferenciacie vzorníkových stromů B4, B5, B6 pro roky 2013 a 2014



Obrázek 19. Činnost kambia vzorníkových stromů B4, B5, B6 2013



Obrázek 20. Činnost kambia vzorníkových stromů B4, B5, B6 2014

5.1. Vzorníkové stromy B4 2013 a B4 2014

5.1.1. Vzorníkový strom B4 2013

V latentní fázi obsahovalo kambium 3 buňky. K aktivní činnosti kambia začalo docházet 11. 4. (DOY 101), kdy byla průměrná teplota předchozího týdne 1 °C. Maxima své produkce, což bylo 9 buněk, dosáhlo kambium 30. 5. (DOY 150) při průměrné týdenní teplotě 8 °C. K následnému poklesu začalo docházet od 13.6. (DOY 164), kdy průměrná teplota uplynulého týden byla 15 °C. Aktivita kambia od té doby klesala až bylo kambium tvořeno 3 buňkami, což demonstrovalo návrat do latentní fáze. Ukončení činnosti kambia, a tedy ukončení vegetačního období je v tomto případě datováno na 5. 9. (DOY 248), přičemž průměrná teplota předchozího týdne byla 14 °C.

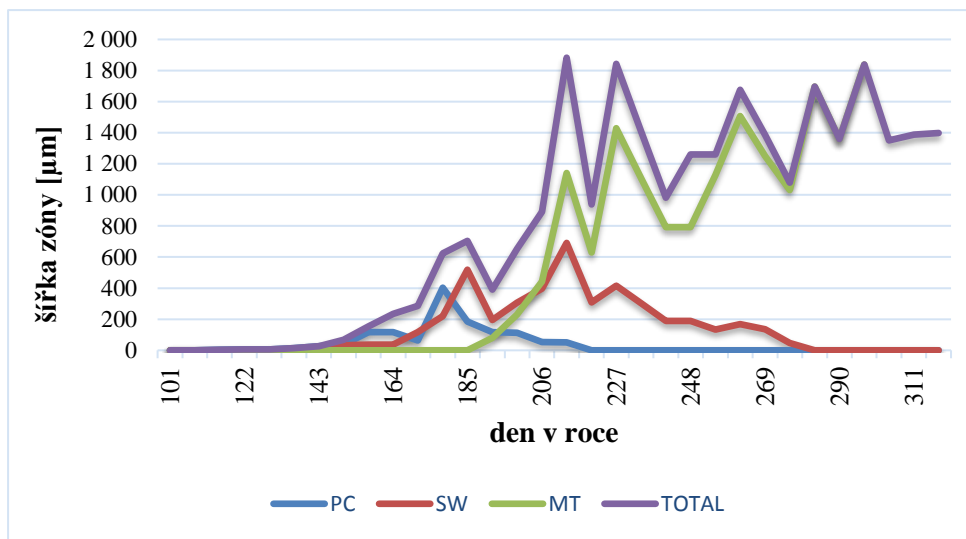
Postkambiální zónu, tedy fázi radiálního rozšiřování vzniklých buněk, bylo možné pozorovat již 18. 4. (DOY 108), při průměrné týdenní teplotě 9 °C. Fáze počátku tvorby sekundární buněčné stěny se datuje na 23. 5. (DOY 143), kdy byla průměrná teplota uplynulého týdne 12,5 °C. První buňky, procházející fází lignifikace, bylo možné pozorovat 4. 7. (DOY 185), za průměrné týdenní teploty 14,5 °C. K úplné lignifikaci buněk došlo 26. 9. (DOY 269), čímž byl také ukončen proces tvorby letokruhu a postupně také ukončena činnost kambia. Teplota v uplynulém týdnu se pohybovala okolo 9 °C.

5.1.2. Vzorníkový strom B4 2014

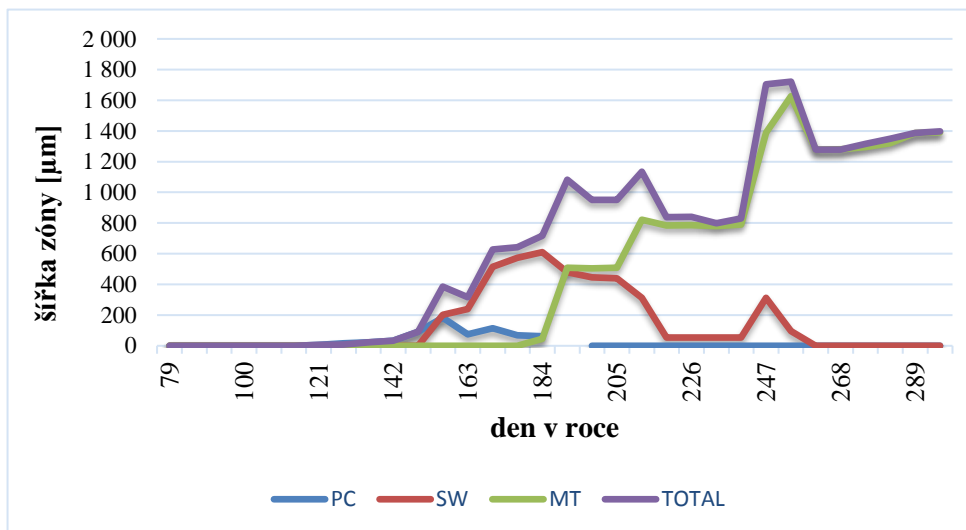
V latentní fázi bylo kambium tvořeno 4 buňkami. Začátek kambiální aktivity u tohoto stromu byl pozorován 27. 3. (DOY 86), kdy měla naměřená průměrná teplota ovzduší hodnotu 13,9 °C a počet buněk kambia se pohyboval v rozmezí 4—5 a následně se začal zvyšovat. Maximální počet buněk mělo kambium 15.5. (DOY 135), kdy byla průměrná teplota 9 °C. Poté již počet buněk začal klesat až do 3. 7. na hodnotu 5, přičemž teplota uplynulého týdne byla 15 °C a do latentní fáze se kambium opět dostalo 11. 9. se 4 buňkami kambia a průměrnou teplotou uplynulého týdne 16 °C.

K radiálnímu rozšiřování buněk začalo docházet 24. 4. (DOY 114), při průměrné týdenní teplotě 9,5 °C. Tvorba sekundární buněčné stěny začala probíhat 29. 5. (DOY 149), tedy v době nejvyšší četnosti buněk kambiální zóny, přičemž průměrná týdenní teplota byla 16 °C. První lignifikované buňky byly evidovány 26. 6. (DOY 177), za týdenní teploty 13 °C. Buňky byly plně lignifikovány k datu 11. 9. (DOY 254), v době, kdy docházelo k postupnému ukončování činnosti kambia při týdenní teplotě 16 °C.

Průběh diferenciacie buněčné stěny a aktivita kambiální zóny B4 2013 a 2014



Obrázek 21. Průběh diferenciacie buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B4 2013



Obrázek 22. Průběh diferenciacie buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B4 2014

5.2. Vzorníkové stromy B5 2013 a B5 2014

5.2.1. Vzorníkový strom B5 2013

V latentní fázi mělo kambium 3 buňky. Tento počet se začal navyšovat 11. 4. (DOY 101), až do 6. 6. (DOY 157), kdy kambium dosáhlo svého maximálního počtu 9 buněk. Při navyšování počtu buněk byla průměrná teplota předchozího týdne 1 °C a před dosažením maxima 10 °C. Následně začalo docházet ke snížení počtu buněk až do ustálení dne 19. 9. (DOY 262), s následným přechodem do latentní fáze s počtem buněk 3, přičemž teplota za uplynulý týden byla v průměru 10 °C.

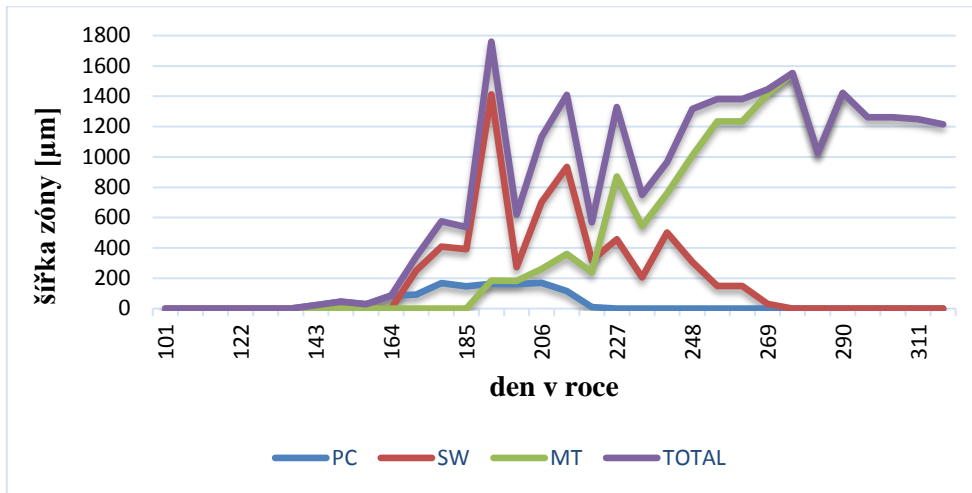
Fáze radiálního rozšiřování nastala 16. 5. (DOY 136) za průměrné týdenní teploty 12 °C. Téměř o měsíc později, 13. 6. (DOY 164) při průměrné týdenní teplotě 15 °C, se začala tvořit sekundární buněčná stěna. Tvorba začala ještě před tím, než činnost kambia dosáhla svého maxima. První lignifikované buňky se objevily 4. 7. (DOY 185), kdy byla průměrná teplota uplynulého týdne 14,5 °C, načež plně lignifikovaný letokruh byl zaznamenán 19.9. (DOY 262), při průměrné týdenní teplotě 10,5 °C.

5.2.2. Vzorníkový strom B5 2014

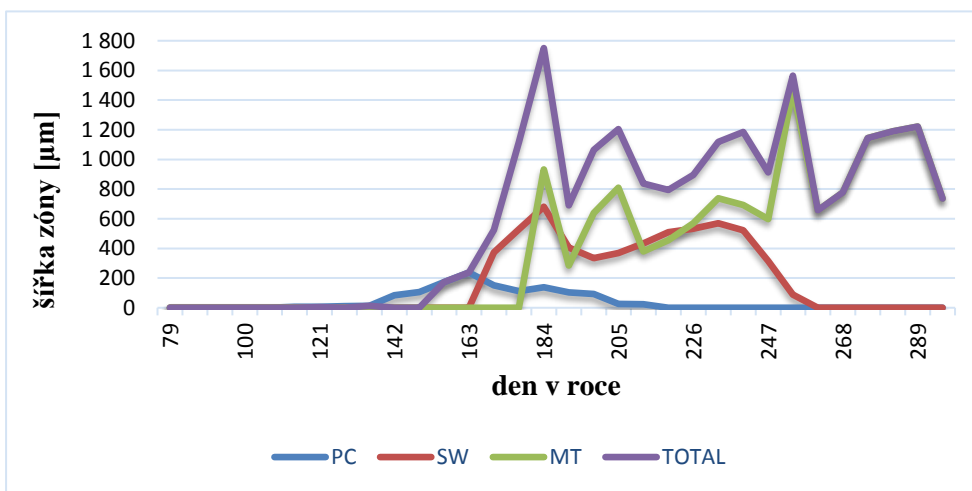
Během latentní fáze se v kambiální zóně nacházely 4 buňky, jejichž počet se začal zvyšovat 3. 4. (DOY 93) až do maximální hodnoty 9, přičemž okolní teplota se v průměru pohybovala okolo 10 °C. Maximální hodnoty kambium dosáhlo již 15. 5. (DOY 135). V maximální hodnotě setrvalo kambium až do 26.6. (DOY 177), při teplotách okolo 20 °C, načež následně započalo snížení aktivity, jež se ustálilo 18. 9. (DOY 261) a přešlo opět do latentní fáze, kdy se teplota opět pohybovala okolo 10 °C.

První fáze diferenciacce byla zaznamenána 24. 4. (DOY 114), při průměrné týdenní teplotě 9 °C. Dne 12. 6. (DOY 163) se začala tvořit sekundární buněčná stěna, při průměrné teplotě uplynulého týdne 19,5 °C. Fáze lignifikace buněk je datována na 26. 6.(DOY 177), za průměrné týdenní teploty 13 °C. K plné lignifikaci buněk došlo 11. 9. (DOY 254), při průměrné týdenní teplotě 16 °C. V tento den byl proces diferenciacce ukončen.

5.2.3. Průběh diferenciacce buněčné stěny a aktivity kambiální zóny B5 2013 a 2014



Obrázek 23. Průběh diferenciacce buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B5 2013



Obrázek 24. Průběh diferenciacce buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B5 2014

5.3. Vzorníkové stromy B6 2013 a B6 2014

5.3.1. Vzorníkový strom B6 2013

V latentní fázi mělo kambium 3 buňky a jejich počet se začal zvyšovat 11. 4. (DOY 101) a rostl až do 30. 5. (DOY 150), kdy bylo dosaženo maxima počtu buněk 8. Průměrná týdenní teplota v latentní fázi byla 1 °C a týden před dosažením maxima byla průměrná teplota 8 °C. K poklesu začalo docházet 13. 6., kdy průměrná týdenní teplota byla 15 °C. Pokles pokračoval až do 12. 9. (DOY 255), kdy došlo k ustálení, přičemž týdenní teplota začátku poklesu byla 13,5 °C. Kambium se opět dostalo do latentní fáze 10. 10. (DOY 283) s počtem buněk 3 a týdenní teplotou 7 °C.

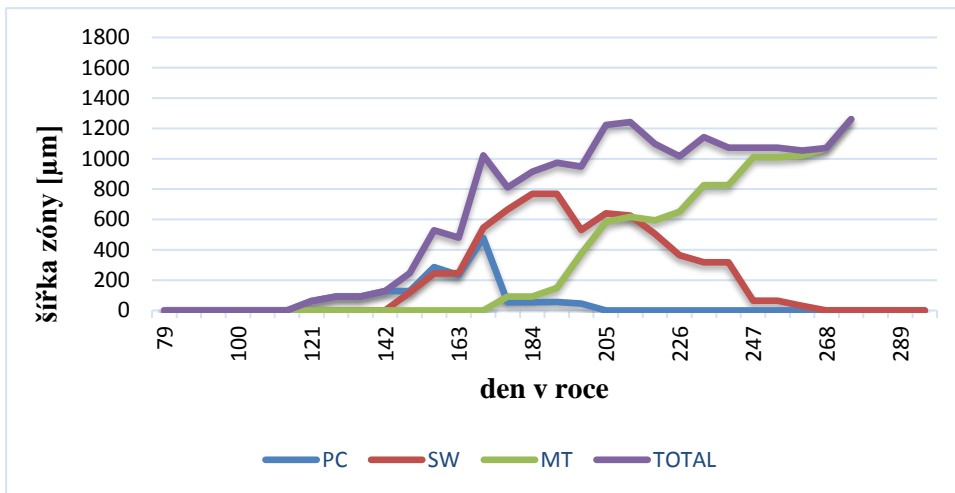
Fáze radiálního rozšiřování buněk zde započala 16. 5. (DOY 136), při teplotách 12 °C a pokračovala až do začátku tvorby sekundární buněčné stěny, která začala 13. 6. (DOY 164), tedy v období nejvyšší činnosti kambia s průměrnou týdenní teplotou 15 °C. První lignifikované buňky byly evidovány 11. 7. (DOY 192), při teplotách 18 °C a plně lignifikované buňky a tím i plně utvořený letokruh se u tohoto stromu datuje na 10. 10. (DOY 283), kdy průměrná teplota předchozího týdne byla 7 °C.

5.3.2. Vzorníkový strom B6 2014

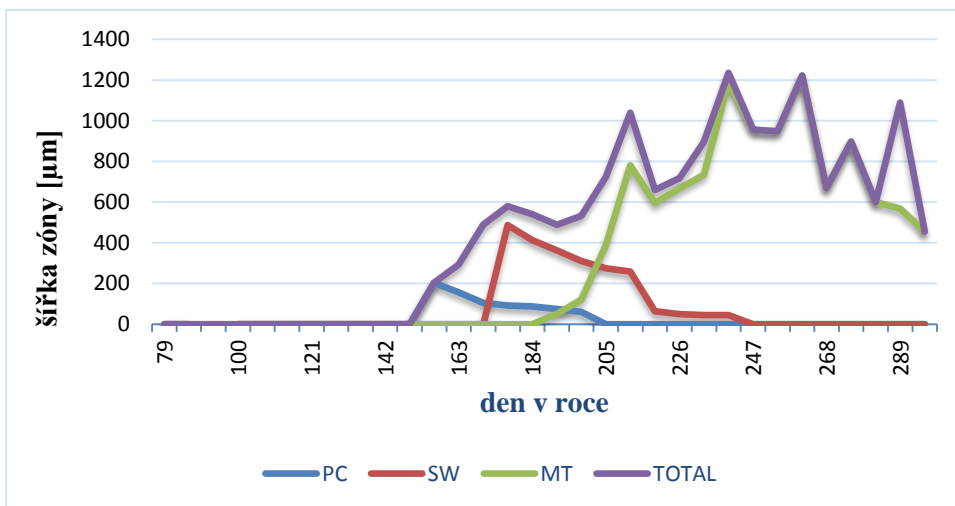
Kambiální zónu tvořily v latentní fázi 4 buňky. Ke zvýšené produkci začalo docházet 3. 4. (DOY 93), kdy se průměrná denní teplota pohybovala okolo 10 °C. Svého maxima dosáhlo kambium 19. 6. (DOY 170) s počtem 8 buněk a průměrnou denní teplotou 15 °C. Ve své maximální činnosti setrvalo kambium zhruba po dobu 2 týdnů, načež následně započalo snižování počtu buněk až 25. 9. (DOY 268) došlo k ustálení, které brzy přešlo k zastavení činnosti kambia a latentní fázi se 4 buňkami v kambiální zóně. Týden před ustálením byla teplota okolního prostředí 9,5 °C.

První fáze diferenciace buněk začala probíhat 29. 5. (DOY 149) a pokračovala až do 19. 6., kdy se u buněk začala tvořit sekundární buněčná stěna. Při tomto období byla průměrná denní teplota 12 °C. První lignifikované buňky bylo možné spatřit 3. 7. (DOY 184) při denní teplotě 16,5 °C. Úplná lignifikace buněk a tvorba letokruhu je datována na 28. 8. (DOY 240), kdy již zhruba týden nepřekračovaly průměrné denní teploty 13 °C.

5.3.3. Průběh diferenciacce buněčné stěny a aktivita kambiální zóny B6 2013 a 2014



Obrázek 25. Průběh diferenciacce buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B6 2013



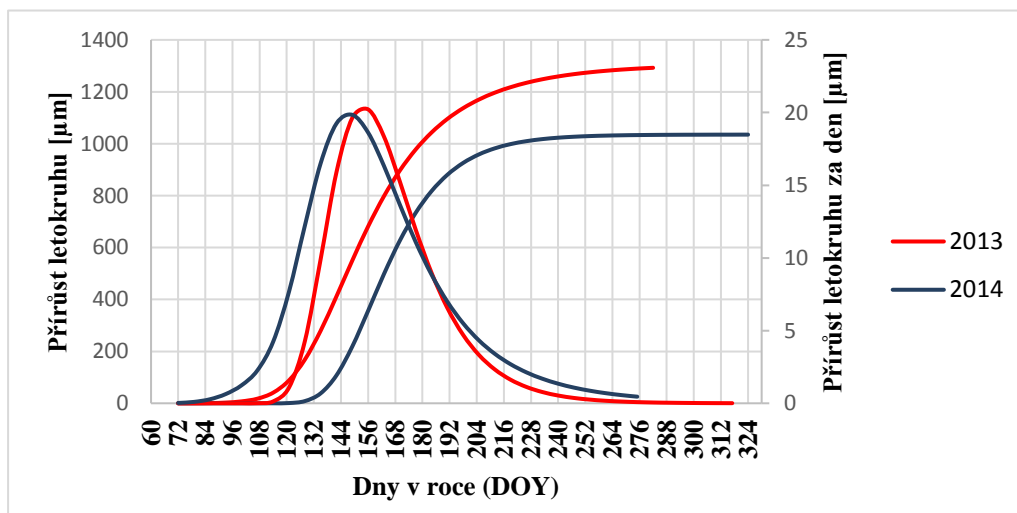
Obrázek 26. Průběh diferenciacce buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B6 2014

5.4. Aplikace Gompertzovy funkce

Získaná data radiálních přírůstů vzorníkových stromů (B4, B5, B6) byla proložena Gompertzovou funkcí, čímž vznikla křivka reprezentující rychlost růstu vzorníkového stromu v průběhu vegetačního období. Výsledky denního přírůstu dřeva pro rok 2014 jsou graficky znázorněny na obr. č. až obr. č. Gompertzovou funkcí byl stanoven celkový radiální přírůst, průměrný denní přírůst a doba potřebná pro vytvoření letokruhu. K radiálnímu přírůstu, u vzorníkových stromů B4 a B5 začalo docházet 24. 4. (DOY 114) a u vzorníkového stromu B6 až 4. 9. (DOY 149). Poté diferenciací buněk pokračovala charakterizovaná zvyšováním radiálního přírůstu a přechodem do dalších fází tvorby buněčné stěny, přičemž konec tohoto procesu je u B4 a B5 datován na 11. 9. (DOY 254) a u B6 na 28. 8. (DOY 240). Gompertzova funkce vyhodnotila, že pro tvorbu letokruhu bylo u vzorníkových stromů B4 a B5 potřeba 140 dní, kdežto u vzorníkového stromu B6 bylo potřeba 91 dní. Jednotlivé maximální přírůsty za den, průměrný denní přírůst a maximální přírůst letokruhu jsou zaznamenány v Tab.

Sledovaná hodnota	B4 2014	B5 2014	B6 2014	B4 2013	B5 2013	B6 2013
Maximální radiální přírůst [μm]	1721	1565	1235	1882	1760	1243
Průměrný denní přírůst [μm]	16	37	17	17	25	20
Počet dní tvorby letokruhu	140	140	91	168	133	147

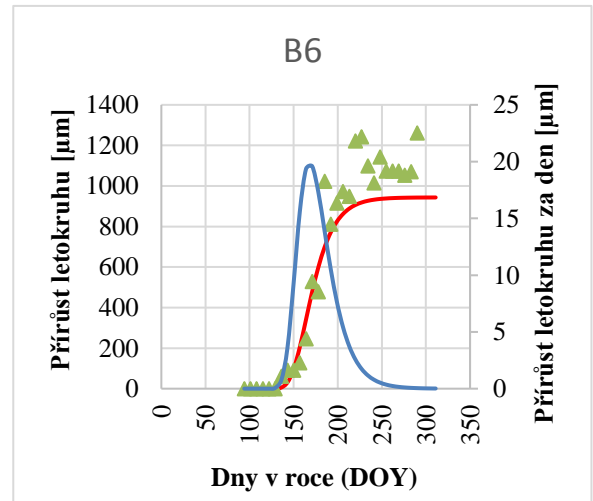
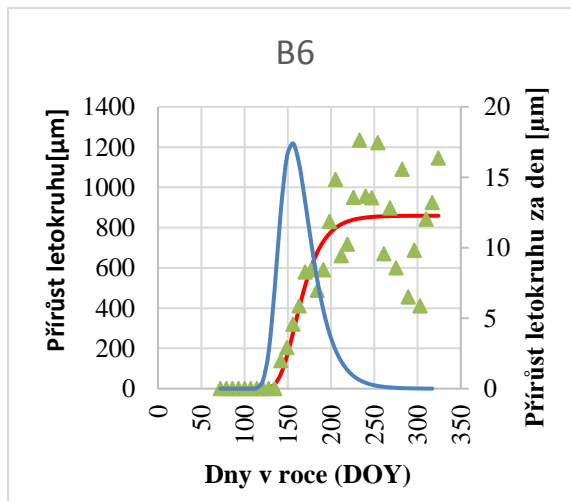
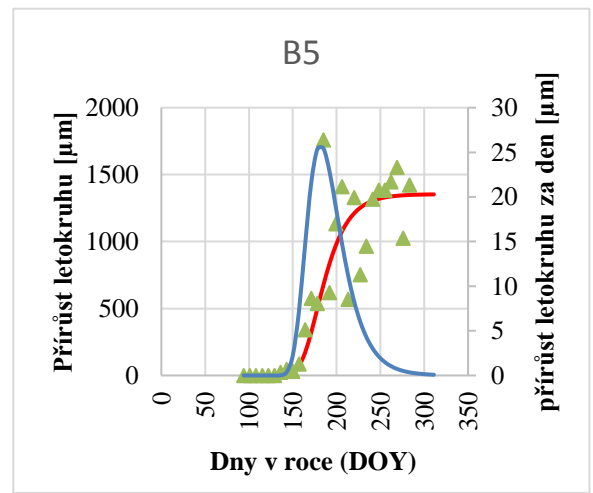
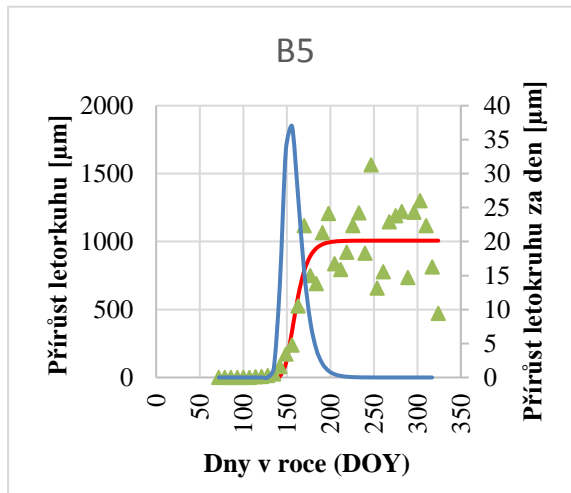
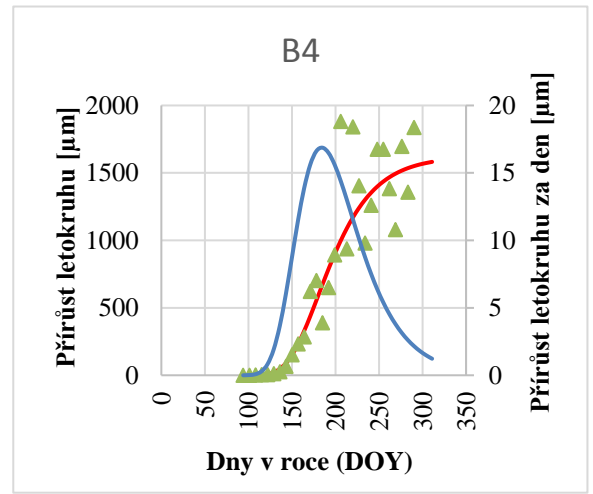
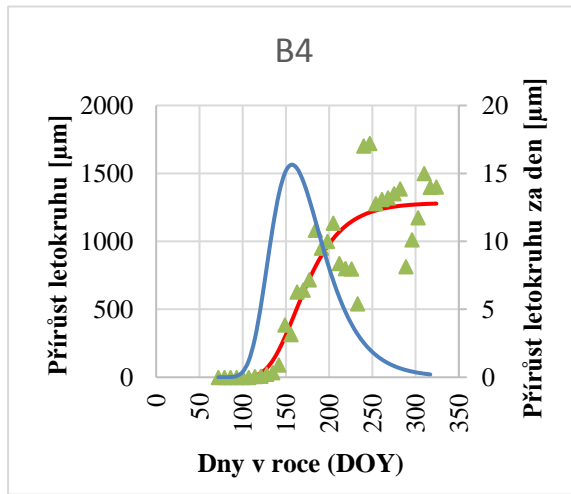
Tabulka 2. Souhrn jednotlivých přírůstů a počet dní potřebných pro tvorbu letokruhu



Obrázek 27. Průměr přírůstů vzorníkových stromů B4-B6 za roky 2013 a 2014

2014

2013



— Denní přírůst ▲ Reálné hodnoty — Gompertzova křivka

Obrázek 28. Grafy proložení dat Gompertzovou funkcí vzorníkových stromů B4 – B6 pro roky 2013 a 2014

6 Diskuse

První částí výzkumu bylo pozorování přechodu kambia z fáze dormance do aktivní činnosti (produkce buněk), kdy bylo důležité určit počátek kambialní aktivity, což je velmi obtížné, neboť je začátek činnosti značně ovlivněn klimatickými podmínkami, a to zejména teplotou okolního prostředí. Fajstavr (2013) ve své práci uvádí, že pro aktivaci kambia, je potřebná minimální průměrná denní teplota 5,34 °C. Kambialní aktivita u buků v roce 2013 začala 2. 5., při průměrné týdenní teplotě 1,5 °C a v roce 2014 započalo kambium, u těch samých buků, svou dělivou činnost 1. 5., kdy se teplota předešlého týdne pohybovala okolo 9 °C, což v obou případech poznatek Fajstavra (2013) nepotvrdilo. K podobným výsledkům, jako v této práci, dospěl Ondrouch (2013), neboť datoval počátek činnosti kambia u buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na výzkumné ploše Rájec–Domanka v roce 2010 na 6. 5. při průměrné teplotě 11,1 °C. Čufar et al. (2008) se studiem buku lesního také zabýval, a to v oblasti blízké Slovinskému městu Ljubljana (400 m n.m.), kdy ve své publikaci uvádí počátek činnosti kambia na druhý týden dubna. Určení počátku činnosti kambia u Čufara et al. (2008) je velmi nepřesné, neboť neuvádí teplotu ovzduší, při které aktivita kambia započala. Matovič (1975) se zabýval výzkumem tvorby dřeva jasanu úzkolistého (*Fraxinus angustifolia* Vahl.) a uvádí, že k činnosti kambia zde začíná docházet v době, kdy průměrné denní teploty se po delší dobu pohybují okolo 9 °C. Toto tvrzení bylo potvrzeno pouze u buků z roku 2014. Dle Prislana et al. (2011), dochází k aktivaci kambia, u dospělých buků na výzkumné ploše Panška–Reka (Slovinsko), od druhé půli dubna do první půli května. V této práci bylo dosaženo shodného výsledku s uvedeným literárním pramenem. Začátkem vegetačního období v roce 2013 bylo kambium tvořeno 3–5 buňkami a v roce 2014 mělo kambium 4–5 buněk. Podobný počet (3–5) buněk kambia u bukového porostu uvádí také Čufar et al. (2008). Gryc et al. (2011) prováděli výzkum smrku ztepilého (*Picea abies* (L) Karst.) na lokalitě Rájec–Němčice a v latentní fázi kambia zaznamenali 3–6 buněk, což je výsledek téměř srovnatelný.

Maxima své aktivity v roce 2013 dosahovalo kambium mladých buků od 30. 5. do 13. 6. při týdenních teplotách pohybujících se v rozmezí 8 – 10 °C. Oproti tomu v roce 2014 byla maximální produkce zaznamenána od 15. 5. do 26. 6., při průměrné týdenní teplotě vzduchu 14 °C. Ondrouch (2011) datuje největší činnost kambia mladých buků z roku 2010 od 27. 5. do 17. 6. 2010, přičemž podobné datum maximální aktivity kambia (21. 5.) uvádí také Čufar et al. (2008). Oba tyto prameny se shodují

s daty bukového porostu z roku 2013. Dalším, kdo pozoroval maximální činnost kambia koncem května až do půli června, byl Eschrich (1995). Po dosažení maxima své aktivity začal počet buněk v kambialní zóně opět klesat. Nejvíce dosáhlo kambium u vzorníkových stromů z let 2013 a 2014 počtu 9 buněk. Podobnou hodnotu (10 buněk) uvádí ve své publikaci také Čufar et al. (2008). Maximální činnost kambia je značně variabilní a může dojít, dle van der Werfa et al. (2007), k reaktivaci kambia, po poklesu jeho činnosti. Fajstavr (2013) ve své práci uvedl, že k dosažení maxima kambialní činnosti došlo na konci května 2012, načež začal zaznamenávat pokles buněk, což se však změnilo v půli června, ve které kambium opět dosáhlo maxima své produkce. K potvrzení tohoto poznatku v této práci nedošlo, neboť po dosažení maxima se činnost kambia vzorníkových stromů B4, B5 a B6 v roce 2013 i 2014 začala snižovat a snižovala se kontinuálně až do opětovné fáze dormance. Ukončení kambialní aktivity je jak pro rok 2013, tak 2014 datováno na přelom první a druhé půli září, kdy se v obou letech průměrná teplota uplynulých dní pohybovala okolo 14 °C. V roce 2013 probíhala činnost kambia buků, na výzkumné ploše Rájec – Němčice Dražanská vrchovina, po dobu 4,5 – 5 měsíců. Veteška (2014) uvádí, že kambium buku lesního, na lokalitě Rájec, během vegetačního období 2013, bylo aktivní po dobu 3 měsíců, což sám uvádí jako nejkratší dobu kambialní aktivity v porovnání s jinými výzkumy bukových porostů na stejné lokalitě. Naopak výsledků srovnatelných s touto prací dosáhl Prislán et al. (2013) na výzkumné ploše Panška reka ve Slovinsku, kdy uvedl, že činnost kambia buku zde trvala 4,5 měsíce. Ondrouch (2013) na lokalitě Rájec v roce 2010 vyzoroval konec aktivity kambia v době, kdy průměrná denní teplota klesla na 14 °C, přičemž u všech vzorníkových stromů let 2013 a 2014 bylo dosaženo shodného poznatku. Kambialní aktivita byla v letech 2013 a 2014 stanovena na 5 měsíců.

Počátek fáze radiálního rozšiřování (postkambialní zóny PC) mladého bukového porostu v roce 2013 byl patrný už 18.4., s průměrnou týdenní teplotou 12 °C, kdežto v roce 2014 byla u mladých buků fáze radiálního rozšiřování buněk pozorována od 24. 4, při průměrné týdenní teplotě 9 °C Fajstavr (2013) vyzoroval u mladého bukového porostu téměř stejné datum počátku fáze radiálního rozšiřování jako v roce 20014, a to 26.4., kdy ve stejném období začalo docházet k této fázi i u starého porostu. Matovič (1975) uvádí, že začátek tvorby letokruhu nastává, když je průměrná teplota 6–8 °C, což bylo v této práci ověřeno, neboť teploty při začátku tvorby letokruhu byly v letech 2013 i 2014 téměř srovnatelné s těmi uvedenými v literatuře.

Fáze tvorby sekundární buněčné stěny (SW) u mladých buků 2013 probíhala od 23. 5. (DOY 143) do 13. 6. (DOY 164) kdy se průměrná teplota toho období pohybovala v průměru okolo 15 °C. U mladých buků 2014 byl zaznamenáván počátek tvorby SW od 29. 5. (DOY 149) až do 19. 6. (DOY 170), přičemž průměrná teplota v těchto dvou týdnech se pohybovala okolo 18 °C. Čufar et al. (2008) uvádí datum tvorby SW ve Slovinsku na ploše Panška reka na dny 24. 4. – 2. 5., což je téměř měsíční předstih než u mladých buků v letech 2013 a 2014. Tento rozdíl je zapříčiněn rozdílnými stanovištními podmínkami (různé ekosystémy a klimatické podmínky) výzkumných ploch, o čemž hovoří také Gryc et al. (2013). Dále Gryc et al. (2013) uvádí počátek tvorby SW na lokalitě Rájec–Domanka na dobu 27. 5.– 3. 6., což je datum srovnatelné s počátkem tvorby SW mladého, bukového porostu z let 2013 a 2014. Tvorba sekundární buněčné stěny probíhala u buku v roce 2013 od konce května do první poloviny října a v roce 2014 od konce května do začátku září.

Fáze dřevnatění, v níž se nacházejí plně lignifikované a vyzrálé buňky započala u mladých buků v roce 2013 4. 7. (DOY 185) a 26. 6. (DOY 177) v roce 2014. Plně lignifikované buňky a kompletně vytvořený letokruh lze u mladého porostu buku 2013 pozorovat u všech tří stromů mezi 26. 9. (DOY 269) a 10. 10. (DOY 283), kdežto v roce 2014 lze kompletně vytvořený letokruh pozorovat již mezi 28. 8. (DOY 240) a 11. 9. (DOY 254) až téměř o měsíc později. K podobným výsledkům se došlo také u výzkumu plochy Rájec (2012), kdy byla plná lignifikace buněk stanovena na datum 30. 8.–13. 9. a letokruh byl kompletně dotvořen. Fáze lignifikace buněk probíhala u mladého porostu buku v roce 2013 po dobu 3,5 měsíce, ale v roce 2014 už jen 3 měsíce.

Vyhodnocení radiálního přírůstu mladého porostu buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) a stanovení rychlosti denního přírůstu v průběhu vegetačních období z let 2013 a 2014 bylo provedeno za pomoci Gompertzovy funkce. Touto funkcí se proložila získaná data (jednotlivé radiální přírůsty), kvůli odstranění zkreslení dat vlivem manipulace během procesu tvorby preparátů a následně došlo k vyhodnocení jednotlivých maximálních radiálních přírůstů. Z výsledků bylo zjištěno, že v roce 2013 byl maximální přírůst letokruhu u vzorníkových stromů zaznamenán od začátku června do půli srpna a pohyboval se v rozmezí 1243 – 1882 μm při průměrné teplotě tohoto období 19 °C. Maximální hodnota denního přírůstu byla pozorována od půli do konce června, přičemž velikost těchto přírůstů se pohybovala v rozmezí 17 – 25 μm při průměrné denní teplotě 10 °C. V roce 2014 byl maximální radiální přírůst u vzorníkových stromů

1235 – 1721 μm , a byl pozorován v období od konce července do konce října, přičemž průměrná teplota v celém tomto období byla 18 °C a nikdy neklesla pod hodnotu 6 °C. Maximální denní přírůst zde byl naměřen 16 – 37 μm , přičemž k němu došlo 5. 6. (DOY 156), při teplotě 12 °C, a to u všech tří vzorníkových stromů. Literární pramen Čufar et al. (2008) uvádí u zkoumání buku hodnotu maximálního radiálního přírůstu 2 552 μm , což je hodnota pro některé vzorníkové stromy z let 2013 a 2014 téměř dvojnásobná. Oproti tomu tatáž literatura uvádí maximální denní přírůst 26 μm , a to už je hodnota srovnatelná s výsledky této práce. Při srovnání dvou pozorovaných vegetačních období bylo zjištěno, že v roce 2013 byl vytvořen širší letokruh za delší dobu než tomu bylo v roce 2014.

7 Závěr

V průběhu vegetačních období v letech 2013 a 2014 byla pozorována činnost kambia, diference buněk a radiální přírůst mladého porostu buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na výzkumné ploše Rájec–Němčice Dražanská vrchovina.

Činnost kambia započala v obou letech začátkem dubna při průměrné teplotě vzduchu za uplynulý týden 11°C.

Kambium mělo v latentní fázi 4–5 buněk. Poté se počet buněk začal zvyšovat až bylo dosaženo maxima 9 buněk. Po dosažení maxima počet buněk opět klesal až dosáhl opět latentní fáze kambia. Délka činnosti kambia byla v průměru stanovena na 4,5–5 měsíců.

Dle vyhodnocení Gompertzovy funkce byl celkový radiální přírůst vzorníkových stromů stanoven v roce 2013 na průměrnou hodnotu 1628 μm a v roce 2014 na hodnotu 1507 μm . Maximální denní přírůst byl v roce 2013 v průměru 21 μm a v roce 2014 23 μm . Pro vytvoření kompletního letokruhu bylo v roce 2013 zapotřebí v průměru 149 dní a v roce 2014 124 dní.

Ze výsledků vyplývá, že v roce 2013 se vytvořil širší letokruh a tvořil se delší dobu než v roce 2014. V budoucnu by se výzkum měl podrobněji zaměřit na vztah mezi tvorbou jednotlivých částí letokruhu a vlivem teplotních změn společně se změnami úhrnu srážek, aby mohlo být zjištěno při jakých klimatických podmínkách se vytvoří největší možný letokruh.

8 Summary

The cambial activity, the cell differentiation and radial expansion of European beech (*Fagus sylvatica* L.) was observed during growing season on research area Rájec – Němčice in 2013 and in 2014.

Cambial activity begun in both years at the beginning of April with average air temperature 11 °C.

Cambium had 4 – 5 cells in the dormant phase. Thereafter the number of cells started to increase till the maximum of 9 cells was reached. When maximum was reached the number of cells started to decline till the dormant phase was reached again. The duration of cambial activity was averaged over 4,5 – 5 months.

According to evaluation of Gompertz function, the total radial growth of sample trees was set in 2013 on average value 1628 µm and in 2014 on value 1507µm. The maximum daily increase in 2013 was in average 21 µm and in 2014 it was 23 µm. For the creation of a complete growth ring in 2013, were in average 149 days needed and in 2014 were 124 days needed.

The results show, that in 2013 the wider growth – ring was created and it had been created for longer time than in 2014. In the future, the research should focus more closely to relationship between formation of individual parts of growth – ring and the influence of temperature changes together with changes in total rainfall, in order to find out in which climatic conditions, the wider growth – ring will be created.

9 Seznam literatury

- Balabán. (1955). *Nauka o dřevě, č.1 Anatomie dřeva*. Praha.
- ČUFAR, K. P. (2008). *Tree-ring variatinton, wood formation and phenology of beech (Fagus sylvatica L.) from a representative site in Slovenia*. Zvolen: SE Central Europe.
- ČUFAR, K., PRISLAN, P. (2008): Cambial activity and wood formation in beech (*Fagus sylvatica L.*) during the 2006 growth season. *Wood research* 53 (4): 12 s.
- Dušková, J. (1995): *Vybrané kapitoly z anatomie rostlin pro farmaceuty*. Univerzita Karlova, Praha, 34 s.
- Eschrich, W. (1995): *Funktionelle Pf lanzenanatomie*. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, 393 s.
- FAJSTAVR, M. 2013. *Analýza tvorby dřeva buku lesního (Fagus sylvatica L.) na buněčné úrovni ve vztahu k fenologickým pozorováním*. Diplomová práce. Brno: Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta. 137 s.
- GANDELOVÁ, L., HORÁČEK, P., ŠLZINGEROVÁ, J. 2009. *Nauka o dřevě*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 176 s
- GRYC, V., VAVRČÍK, H., GOMOLA, Š., *Variabilita vybraných vlastností dřeva buku lesního (Fagus syvatica L.)*. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculture Mendelianae Brunensis*. 2007. Sv. LV, č. 4, s. 29–35. ISSN 1211–8516
- 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., VICHROVÁ, G., 2011: *Monitoring of xylem formation in Norway Spruce in the Czech republic 2009*. *Wood research* 56 (4): 2011, s. 467–478
- GANDELOVÁ, L., HORÁČEK, P., ŠLZINGEROVÁ, J. 2009. *Nauka o dřevě*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně, 176 s
- HORÁČEK, P., ŠLEZINGEROVÁ J., GANDELOVÁ L., *Analysis of cambial activity and formation of wood in Quercus robur*. *Journal of Forestr Science*. 2003. sv. 49, c. 9, 412–418 s.
- HORÁČEK, P., ŠLEZINGEROVÁ J., GANDELOVÁ L., *Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (Picea abies /L./ Karst.)*. In: *Tree-ring analysis: biological, methodological and environmental aspects*. Wimmer R., Vetter R.E. (eds.). CABI Publishing, Wallingford, 1999. pp. 33–54.
- Chmelař, J. (1990). *Dendrologie s ekologií lesních dřevin 2. vydání*. Brno: Vysoká škola zemědělská Brno.

- Chovanec, D. K. (1977). *Nauka o dreve I*. Zvolen: Vysoká škola lesnická a drevarská.
- Jankovský, M. (1999). *Chemie dřeva*. Praha: Česká zemědělská univerzita.
- Jankovský, M. (1999). *Chemie dřeva*. Praha.
- Kubišta, V. (1998). *Buněčné základy životních dějů*. Praha.
- Matovič. (1975). *Činnost kambia a charakteristika jeho xylémových derivátů Fraxinus angustifolia Vahl. a Fraxinus excelsior*. Brno: Vysoká škola zemědělská Brno.
- Matovič. (1988). *Nauka o dřevě*. Brno: Vysoká škola zemědělská Brno.
- MANCHESTER, S. R., DILLHOFF, R. M. 2004. Fagus (Fagaceae) fruits, foliage and pollen from the middle Eocene of Pacific Northwestern North America, Canadian Journal of Botany 82:1509-1517
- Melcerová, A. (1985). *Chémie dreva*. Zvolen: Zvolen.
- Nekolová. (2002). *Listnaté dřeviny od A do Z. Díl I. (Acer-Kolkwitzia, Editor)* Praha.
- ONDROUCH, T. 2013. Monitoring tvorby dřeva buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na buněčné úrovni. Diplomová práce. Brno: Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta. 93 s
- ONDROUCH, T. 2011 Monitoring tvorby dřeva buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na buněčné úrovni. Bakalářská práce. Brno Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta. 46 s
- Panshin, A. J., Zeeuw De, 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.
- PRISLAN, P., SCHMITT, U., KOCH, G., GRICAR J., CUFAR, K. (2011): Seasonal ultrastructural changes in the cambial zone of beech (*Fagus sylvatica* L.) grown at two different altitudes. IAWA Journal, 32:
- POŽGAJ, A., CHOVANEC, D., KURJATKO, S., BABIAK, M., 1997: Štruktúra a vlastnosti dreva. 2. vyd. Bratislava: Príroda a.s. 485 s. ISBN 80-07-00960-4443-459 s.
- Šlezingerová. (1999). *Stavba dřeva-cvičení*. Brno: MZLU Brno.
- Šlezingerová, & Gandelová. (2012). *Stavba dřeva cvičení*. Brno: Mendelova univerzita v Brně Zemědělská 1, 613 00 Brno.
- ŠLEZINGEROVÁ, J., HORÁČEK, P., GANDELOVÁ, L., Nauka o dřevě. Učební texty MENDELU Brno 2004. 4 – 22, 57 – 67 s.
- Požgaj, A. C. (1997). *Štruktúra a vlastnosti dreva*. Bratislava: Príroda Bratislava.

- Procházka, S. (2006). *Botanika, morfologie a fyziologie rostlin*. Brno.
- Úradníček. (2004). *Lesnická dendrologie II (Angiospermae)*. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita.
- Úradníček. (2009). *Dřeviny České republiky*. Brno: MZLU Brno.
- ÚRADNÍČEK, L., CHMELAR, J. 1995. Dendrologie lesnická. Část 2, Listnáče (Angiospermae). 1. MZLU Brno, 119 s. ISBN 80-7157-169-5.
- ÚRADNÍČEK, L., CHMELAR, J. 1995. Dendrologie lesnická. Část 2, Listnáče (Angiospermae). 1. MZLU Brno, 119 s. ISBN 80-7157-169-5.
- VAVRČÍK, H., GRÝC, V., MENŠÍK, L., BAAR, J. 2013. Xylem formation in *Fagus sylvatica* during one growing season. *Dendrobiology*. 69–75 s.
- VETEŠKA, O. (2014) Monitoring tvorby dřeva buku lesního (*Fagus sylvatica* L.) na buněčné úrovni na výzkumné ploše Rájec – Holíkov. Bakalářská práce. Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta. 59 s
- Wagenführ, R. (1989). *Anatomie des Holzes unter besonderer Berücksichtigung der Holztechnik*. Leipzig: Fachbuchverlag .
- Werf van der, G.W., Sass-Klaassen, U., Mohren, G.M.J. (2007): The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia* 25: s. 103-112
- Wodzicky, T. J. (1971). *Mechanism of xylem differentiation in Pinus sylvestris L.*

10 Seznam obrázků

Obrázek 1 Oblast přirozeného výskytu buku lesního (von Wühlisch, 2008).....	11
Obrázek 2. Makroskopická stavba základních řezů dřeva buku lesního (Fagus sylvatica L.) P - příčný, R - radiální, T – tangenciální (Vavrčík et al., 2002)	16
Obrázek 3. Mikroskopická stavba základních řezů buku lesního (Fagus sylvatica L.) P -příčný, R - radiální, T - tangenciální (Vavrčík et al., 2002).....	20
Obrázek 4. Struktura buněčné stěny (Požgaj et al., 1997)	21
Obrázek 5. Schéma diferenciacie anatomických elementů a tvorby dřeva (Wodzicki, 1971).....	25
Obrázek 6. Graf klimatických podmínek výzkumné plochy Rájec-Drahanská vrchovina 2013	26
Obrázek 7. Graf klimatických podmínek výzkumné plochy Rájec-Drahanská vrchovina 2014	26
Obrázek 8. Nástroj sloužící k odběru vzorků ze struktury stromů zvaný Trephor	28
Obrázek 9. Vybavení pro označení příčných ploch vzorků, jejich zakrácení a uchování vzorků náhradních.....	29
Obrázek 10. tkáňový procesor.....	30
Obrázek 11. Přístroj LEICA EG 1120 a vyhřívaná pinzeta LEICA EG F.....	31
Obrázek 12. Vzorky v plastových kazetkách zafixované parafínem	33
Obrázek 13. Rotační mikrotom LEICA E 1120 a vodní lázeň LEICA EGF	33
Obrázek 14. Laboratorní sušárna	33
Obrázek 15. Kontejnery s chemikáliemi pro podvojně barvení a montovací médium Euparal..	34
Obrázek 16. Světelný mikroskop LEICA DMLS s digitální kamerou LEICA 280.....	36
Obrázek 17. Hotové trvalé, mikroskopické preparáty.....	36
Obrázek 18. Zobrazení preparátu pod světelným mikroskopem.....	36
Obrázek 19. Činnost kambia vzorníkových stromů B4, B5, B6 2013	38
Obrázek 20. Činnost kambia vzorníkových stromů B4, B5, B6 2014	38
Obrázek 21. Průběh diferenciacie buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B4 2013.....	40
Obrázek 22. Průběh diferenciacie buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B4 2014.....	40
Obrázek 23. Průběh diferenciacie buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B5 2013.....	42
Obrázek 24. Průběh diferenciacie buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B5 2014.....	42
Obrázek 25.Průběh diferenciacie buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B6 2013.....	44
Obrázek 26. Průběh diferenciacie buněčné stěny a činnosti kambia pro vzorníkový strom B6 2014.....	44
Obrázek 27. Průměr přírůstů vzorníkových stromů B4-B6 za roky 2013 a 2014.....	45
Obrázek 28. Grafy proložení dat Gompertzovou funkcí vzorníkových stromů B4 – B6 pro roky 2013 a 2014.....	46

11 Seznam tabulek

Tabulka 1. Uložení, typ a funkce jednotlivých anatomických elementů listnatých dřev (Šlezingerová et al., 2012)	16
Tabulka 2. Souhrn jednotlivých přírůstů a počet dní potřebných pro tvorbu letokruhu.	45