

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra zpracování dřeva a biomateriálů



Disertační práce

**Posouzení vlivu abiotických stresových faktorů na
anatomickou stavbu dřeva smrku v oblasti Klínovce**

Autor: Mgr. Martin Lexa

Školitel: doc. Ing. Aleš Zeidler, Ph.D.

Konzultant: Ing. Monika Vejpustková, Ph.D.

2021



Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DISERTAČNÍ PRÁCE

- Autor práce: Mgr. Martin Lexa
Studijní program: Lesní inženýrství
Obor: Zpracování dřeva a technika v lesním hospodářství
Vedoucí práce: doc. Ing. Aleš Zeidler, Ph.D.
Garantující pracoviště: Katedra zpracování dřeva a biomateriálů
Jazyk práce: Čeština
- Název práce: **Posouzení vlivu abiotických stresových faktorů na anatomickou stavbu dřeva smrku v oblasti Klínovce**
- Název anglicky: **Evaluation of impact of abiotic stress factors on wood anatomy of spruce from Klínovec area**
- Cíle práce: Cílem práce je posoudit vliv abiotických stresových faktorů na stavbu dřeva smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) KARST.) v oblasti Klínovce v Krušných horách. Na základě analýzy kvantitativních anatomických znaků zhodnotit v dlouhodobém časovém horizontu především dopad imisního zatížení a extrémních mrazů na strukturu dřeva. A dále posoudit potenciál jednotlivých hodnocených znaků jako indikátorů stresu.
- Metodika: V zájmové lokalitě Klínovce v Krušných horách odebrat vývrty z reprezentativních vzorníků smrku ztepilého. Pomocí mikrotomu zhotovit z vývrtů mikroskopické řezy a následně vytvořit trvalé preparáty. Preparáty nasnímat a pomocí nástrojů obrazové analýzy zhodnotit kvantitativní anatomické znaky v rámci jednotlivých letokruhů. Hodnoceny budou především tyto anatomické znaky: počet buněk v radiálním

směru, podíl letního dřeva, šířku lumenu a tloušťku buněčné stěny. Data zpracovat, statisticky vyhodnotit a interpretovat především v souvislosti s vlivem extrémních klimatických jevů.

Doporučený rozsah práce: 140 - 160 stran

Klíčová slova: stavba dřeva, smrk, stres, abiotické faktory, Krušné hory

Doporučené zdroje informací:

1. BOSSHARD, H. H. Holzkunde - Band 1. Basel und Stuttgart Birkhäuser Verlag, 1974. 224 s.
2. BOSSHARD, H. H. Holzkunde - Band 2. Basel und Stuttgart Birkhäuser Verlag, 1974. 312 s.
3. LARSON, P.R. The vascular cambium: development and structure. New York: Springer-Verlag, 1994. 725s.
4. SCHWEINGRUBER, F. H. Tree rings and environment dendroecology. Berne: Paul Haupt Publishers, 1996. 609 s.
5. SCHWEINGRUBER, F. H. Wood structure and environment. Springer Science & Business Media, 2007. 292s
6. TIMELL, T. E. Compression Wood in Gymnosperms, Volume I. Berlin, Springer Verlag, 1986. 705 s.
7. VAGANOV, E.A., HUGHES, M.K., SHASHKIN, A.V. Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments. Springer, Berlin, Heidelberg, 2006. 354 s.
8. WAGENFÜHR, R. Anatomie des Holzes. Leipzig Fachbuchverlag, 1989. 334 s.
9. WILSON, K.; WHITE, D. J. B. The Anatomy of Wood. London Stobart & Son Ltd., 1986. 209 s.

Předběžný termín: 2016/17 LS - FLD - SDZ

Elektronicky schváleno: 19. 12.
2015

doc. Ing. Milan Gaff, Ph.D.
Vedoucí ústavu

Elektronicky schváleno: 19. 12.
2015

doc. Ing. Miroslav Hájek, Ph.D.
Předseda oborové rady

"Prohlašuji, že jsem disertační práci na téma „Posouzení vlivu abiotických stresových faktorů na anatomickou stavbu dřeva smrku v oblasti Klínovce“ vypracoval samostatně s použitím uvedené literatury a na základě konzultací a doporučení školitele a školitele specialisty. Souhlasím se zveřejněním disertační práce dle zákona č. 111/1998 Sb. O vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby."

V Praze dne 30. 7. 2021

Podpis autora

Poděkování

Tímto bych rád poděkoval doc. Ing. Aleši Zeidlerovi, Ph.D. za vedení mé disertační práce. Rád bych také poděkoval Ing. Monice Vejpustkové, Ph.D. za konzultace a hodnotné připomínky. Za pomoc bych dále rád poděkoval Mgr. Alině Samusevich, Ph.D. Rovněž bych chtěl poděkovat laboratoři anatomie dřeva Univerzity v Padově za poskytnutí techniky a rad při zpracování vzorků, zejména Marcu Carrerovi a Danielemu Castagnerimu. V neposlední řadě bych také rád poděkoval mé rodině a partnerce za podporu během psaní práce i během studia. Vypracování disertační práce bylo umožněno díky finanční podpoře Interní grantové agentury Fakulty lesnické a dřevařské IGA FLD ČZU (A17_18, A20_17 a A16_16) a poskytnuté institucionální podpoře na dlouhodobý koncepční rozvoj výzkumné organizace MZe ČR – Rozhodnutí č. RO0116 (č. j. 10462/2016-MZE-17011).

Abstrakt

Anatomické parametry lze považovat za citlivý indikátor změn prostředí s vyšším než ročním rozlišením. Metody kvantitativní anatomie dřeva byly použity ke studiu dynamiky anatomických znaků dřeva pro růst smrku v oblasti tzv. „Černého trojúhelníku“, kde emise fosilních paliv způsobily v 70. a 80. letech 20. století jednu z celosvětově nejvyšších depozic znečišťujících látek (SO_2 , NO_x , F). Studijní oblast v okolí vrcholu Klínovce byla vybrána jako modelová oblast s ohledem na kombinaci drsného podnebí a dlouhodobého znečištění ovzduší. Řada anatomických rysů, jako je počet tracheid, plocha lumenu a tloušťka buněčné stěny spolu s šířkami letokruhů, byla zkoumána po celou dobu růstu vzorkovaných stromů. Ve výsledku jsme získali jedinečnou, více než sto let dlouhou řadu anatomických parametrů pokrývající období před, během a po extrémním znečištění ovzduší. Počty buněk a šířky letokruhů byly identifikovány jako nejcitlivější parametry, zatímco plocha lumenu a tloušťka buněčné stěny byly v období nejvyššího zatížení imisemi ovlivněny méně. Byly zkoumány čtyři lokality s různou expozicí vůči znečištění s předpokladem k rozdílné reakce anatomických znaků. Lokality se od sebe příliš neodlišovaly, nejvíce se lišila pouze lokalita Loučná se severní orientací. Ve druhé části výzkumu byla data ze všech lokalit spojena do jedné chronologie o dvaceti stromech a byla porovnávána s koncentracemi SO_2 , se srážkami a znečištěním. Byla využita metoda rozdělení letokruhů na určitý počet stejně širokých sektorů, pro které byly stanoveny průměrné hodnoty anatomických rozměrů tracheid – plochy lumene a šířky buněčné stěny. Tato metoda byla porovnána s klasickým přístupem, který pracuje s průměrnými hodnotami parametrů pro celý letokruh, respektive pro jarní a letní dřevo. Studie ukázala, že stromy reagovaly na zvýšenou koncentraci polutantů redukcí šířek letokruhů i hodnot anatomických parametrů. Dobrým indikátorem stresu se ukázal také poměr růstových indexů tlouštěk buněčných stěn jarního a letního dřeva.

Abstract

Anatomical parameters can be considered as a sensitive indicator of environmental changes with higher than annual resolution. Quantitative wood anatomy methods have been used to study the dynamics of wood anatomical traits for spruce growth in the so-called "Black Triangle" region, where fossil fuel emissions caused one of the world's highest deposition of pollutants (SO_2 , NO_x , F) in the 1970s and 1980s. The study area around the Klínovec hilltop was chosen as a model area due to the combination of harsh climate and long-term air pollution. A number of anatomical features, such as number of tracheids, lumen area and cell wall thickness, together with the widths of the annual rings, were examined throughout the growth of the sampled trees. As a result, we obtained a unique series of anatomical parameters spanning more than a century, covering the period before, during and after extreme air pollution. Looking at the year averages of the given parameters, cell numbers and tree ring widths were detected as the most sensitive parameters, while lumen area and cell wall thickness were only slightly affected during peak pollution concentrations. Four sites with different exposure to pollution were investigated with the assumption of different responses of anatomical features. The sites did not differ much from each other, with only the site at Loučná (north orientation). In the second part of the study, data from all sites were combined into one chronology of twenty trees and compared with SO_2 concentrations, precipitation and pollution. The method of dividing the annual rings into a number of equally wide sectors was used, for which average values of anatomical tracheid dimensions - lumen area and cell wall width - were determined. This method was compared with the classical approach, which works with the average values of parameters for the whole ring, respectively for earlywood and latewood. The study showed that the trees responded to increased pollutant concentrations by reducing both shoot widths and anatomical parameter values. The ratio of cell wall thicknesses growth index of earlywood and latewood also proved to be a good indicator of stress.

Obsah

1. Úvod.....	15
2. Cíle a hypotézy	17
2.1. Cíle	17
2.2. Hypotézy.....	17
3. Úvod do problematiky.....	18
3.1. Charakteristika lokality	18
3.1.1. Geologie a geomorfologie	18
3.1.2. Půdy.....	19
3.1.3. Biogeografie	19
3.1.4. Klima.....	20
3.1.5. Hydrologie.....	21
3.2. Charakteristika smrku ztepilého	21
3.3. Anatomická stavba dřeva jehličnanů.....	22
3.3.1. Popis anatomické stavby dřeva jehličnanů.....	22
3.3.2. Xylogeneze	24
3.4. Ovlivnění růstu stromu abiotickými faktory.....	26
3.4.1. Vliv teploty	27
3.4.2. Vliv dostupnosti vody	28
3.4.3. Vliv znečištění	28
3.4.4. Ovlivnění mikroskopické stavby dřeva znečištěním.....	30
3.4.5. Vliv další stresorů	31
3.5. Metody analýzy anatomické stavby dřeva.....	32
3.5.1. Metody analýzy struktury dřeva na mikroskopické úrovni.....	32
3.5.2. Vzorkování	33
3.5.3. Dendrochronologická část	34
3.5.4. Tvorba mikroskopických preparátů	36
3.5.5. Kvantifikace buněčné stavby.....	39
3.5.6. Rozdělení letokruhu na menší části.....	41
4. Metodika.....	42
4.1. Lokalita.....	42
4.2. Odběr a příprava vzorků.....	45
4.2.1. Terénní odběr vzorků	45
4.2.2. Dendrochronologická část.....	45

4.2.3.	Příprava preparátů	45
4.2.4.	Nasnímání preparátů	45
4.3.	Analýza vzorků	46
4.3.1.	Měření charakteristik xylému v programu ROXAS	46
4.4.	Zpracování a vyhodnocení dat	46
4.4.1.	Průměrné chronologie surových dat.....	46
4.4.2.	Aproximace věkových trendů vhodnými funkcemi.....	47
4.4.3.	Testování významných rozdílů	47
4.4.4.	Určení hranice mezi jarním a letním dřevem a vymezení sektorů.....	47
4.4.5.	Výpočet dat a odstranění věkového trendu.....	48
4.4.6.	Analýza hlavních komponent, korelace	49
5.	Výsledky	50
5.1.	Popis naměřených dat.....	50
5.1.1.	Absolutní hodnoty.....	50
5.1.1.	Chronologie absolutních dat	53
5.1.2.	Věkový trend.....	59
5.1.3.	Porovnání období bez imisního zatížení s obdobím s imisní zátěží	59
5.1.4.	Statistické rozdíly mezi plochami	60
5.2.	Chronologie parametrů pro všechny lokality	61
5.2.1.	Vzájemné korelace jednotlivých chronologií	64
5.3.	Vztah klimatu a imisí k anatomické stavbě dřeva.....	65
5.3.1.	SPEI index	65
5.3.2.	Korelace parametrů s SO ₂	66
5.3.3.	Odezva parametrů na klima a SO ₂	67
5.3.4.	Klouzavá korelace a klouzavá response funkce se srážkami	68
5.3.5.	Klouzavá korelace a klouzavá response funkce s teplotou	72
Diskuse		78
5.4.	Hlavní trendy měřených parametrů.....	78
5.4.1.	Šířka letokruhu a počet buněk	78
5.4.2.	Plocha lumene a tloušťka buněčné stěny.....	78
5.4.3.	Období největší imisní zátěže	79
5.4.4.	Poststresové období.....	79
5.4.5.	Významné roky	80
5.5.	Ovlivnění anatomické stavby v rámci jarního, letního dřeva a sektorů	80

5.5.1.	Vliv sucha	81
5.5.2.	Trendy anatomických parametrů v rámci jarního a letního dřeva a sektorů 81	
5.5.3.	Reakce parametrů jarního a letního dřeva na koncentraci SO ₂ a porovnání s parametrem tloušťky letokruhu	82
5.5.4.	Reakce anatomických parametrů v rámci sektorů a jarního a letního dřeva na klimatické parametry	82
5.5.5.	Porovnání rozdílů mezi zkoumanými plochami	83
5.5.6.	Benefity metody rozdělení letokruhů na sektory	84
6.	Závěr.....	85
7.	Přínos pro vědu a praxi.....	87
8.	Zdroje	88
9.	Přílohy	105
9.1.	Příloha č. 1 – odezva plochy lumene na teplotu (response funkce).....	105
9.2.	Příloha č. 2 – odezva tloušťky buněčné stěny na teplotu (response funkce)..	112
9.3.	Příloha č. 3 – odezva plochy lumene na sumu srážek (response funkce).....	119
9.4.	Příloha č. 4 – odezva tloušťky buněčné stěny na srážky (response funkce) ..	126

Seznam obrázků

Obr. 1: Buněčná stavba dřeva jehličnanů. (Huber 1961, upraveno)	23
Obr. 2: Stavba buněčné stěny tracheid jehličnanů: SL – střední lamela; P – primární stěna; S – sekundární stěna; (Chovanec 1980)	24
Obr. 3: Diferenciace tracheid jarního a letního dřeva: a – kambiální zóna; b – zóna radiálního rozšiřování; c – zóna dozrávání; d – plně diferenciované zralé buňky (Wodzicki 1971, upraveno)	25
Obr. 4: Příčný řez jalovcem obecným (<i>juniperus communis</i>): 1 - tracheidy letního dřeva; 2 - tracheidy jarního dřeva; 3 - vrstva aktivního kambia; 4 - floém (Lexa 2015).....	25
Obr. 5: Extrakce vývrtu pomocí přírůstového nebozezu (Haglöf Sweden AB 2021).....	34
Obr. 6: Princip křížového datování (Schweingruber 1983).....	35
Obr. 7: Sáňkový mikrotom	36
Obr. 8: Rotační mikrotom.....	37
Obr. 9: Krájení vzorku pomocí sáňkového mikrotomu (detail).....	38
Obr. 10: Náhled do programu ROXAS	40
Obr. 11: Poloha zájmové oblasti (Lexa et al. 2018).....	43
Obr. 12: Klimadiagram z Fichtelbergu - nejbližší meteorologické stanice. Nadmořská výška stanice je 1 213 m n. m., průměrná roční teplota je 2,9 °C, průměrný roční úhrn srážek je 1121 mm. Údaje v klimadiagramu jsou za období klimatického normálu 1980-2010	43
Obr. 13: Průměrné teploty a srážkové úhrny ze stanice Fichtelberg.....	44
Obr. 14: Průměrné roční a zimní koncentrace SO ₂ ze stanic Blatno a Měděnec	44
Obr. 15: Metoda rozdělení letokruhu na jarní a letní dřevo	48
Obr. 16: Vymezení sektorů v rámci letokruhu.....	48
Obr. 17: Typický obrázek anatomické stavby dřeva smrku během stresové periody.....	50
Obr. 18: Stavba dřeva smrku mimo stresovou periodu	50
Obr. 19: Graf průměrných absolutních hodnot tloušťek letokruhů pro porovnávaná období	51
Obr. 20: Graf průměrných absolutních hodnot počtu buněk v letokruhu pásu širokém 1 mm pro porovnávaná období	51
Obr. 21: Graf průměrných absolutních hodnot plochy lumenů pro porovnávaná období	52
Obr. 22: Graf průměrných absolutních hodnot tloušťek buněčné stěny pro porovnávaná období	52
Obr. 23: Průběh průměrných letokruhových chronologií (MRW) pro jednotlivé plochy (Lexa a kol. 2018)	54
Obr. 24: Krabicové grafy přírůstu pro jednotlivé chronologie (Lexa a kol. 2018).....	54
Obr. 25: Variabilita šířek letokruhů (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1930–2010 (Lexa a kol. 2018)	54
Obr. 26: Průběh průměrných chronologií počtu tracheid v radiálním směru (Nmm) pro jednotlivé plochy (Lexa a kol. 2018).....	55
Obr. 27: krabicové grafy počtů tracheid (v tisících) pro jednotlivé chronologie (Lexa a kol. 2018)	55

Obr. 28: Variabilita počtů tracheid (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1930–2010 (Lexa a kol. 2018).....	56
Obr. 29: Průběh průměrných chronologií plochy lumenů pro jednotlivé plochy (Lexa a kol. 2018).....	56
Obr. 30: Krabicové grafy plochy lumenů pro jednotlivé chronologie (Lexa a kol. 2018)	57
Obr. 31: Variabilita plochy lumenů (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1930–2010 (Lexa a kol. 2018)	57
Obr. 32: Průběh průměrných chronologií tloušťky buněčné stěny pro jednotlivé plochy	58
Obr. 33: Krabicové grafy plochy tloušťky buněčné stěny pro jednotlivé chronologie (Lexa a kol. 2018)	58
Obr. 34: Variabilita tloušťky buněčné stěny (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1930–2010 (Lexa a kol. 2018)	58
Obr. 35: Porovnání průběhu věkového trendu pro jednotlivé parametry (Lexa a kol. 2018).....	59
Obr. 36: Srovnání chronologií parametrů pro celý letokruh (Lexa a kol. 2021)	61
Obr. 37: Srovnání chronologií plochy lumene pro jarní dřevo, letní dřevo a celý letokruh	61
Obr. 38: Srovnání chronologií tloušťky buněčné stěny pro jarní dřevo, letní dřevo a celý letokruh.....	62
Obr. 39: Patnáctiletý klouzavý průměr hodnot tloušťky buněčné stěny pro jarní a letní dřevo	62
Obr. 40: Chronologie průměrné plochy lumene pro jednotlivé sektory.....	63
Obr. 41: Chronologie průměrné tloušťky buněčné stěny pro jednotlivé sektory	63
Obr. 42: Vztah mezi proměnnými.....	64
Obr. 43: Vzájemná korelace anatomických parametrů pro jarní a letní dřevo a celý letokruh a tloušťky přírůstků pro období 1891 – 2015	65
Obr. 44: 12-měsíční SPEI index	65
Obr. 45: Korelace parametrů s koncentrací SO ₂ ze stanic Blatno/Měděnec pro období 1970-2015 (Lexa a kol. 2021).....	66
Obr. 46: Zobrazení průběhu tloušťky letokruhů v závislosti na koncentracích SO ₂	67
Obr. 47: Odezva anatomických parametrů na teplotu a srážky pro nejdelší možné období srážkových dat, pro období před imisemi a imisní období a jejich odezva na teplotu, srážky a koncentrace SO ₂ pro nejdelší možné období dat SO ₂	68
Obr. 48: Klouzavá korelace chronologií s množstvím srážek (CRU) pro období 1891-2015 pro měsíce leden, únor, březen.....	70
Obr. 49: Klouzavá korelace chronologií s množstvím srážek (CRU) pro období 1891-2015 pro měsíce duben, květen a červen.....	71
Obr. 50: Klouzavá korelace chronologií s množstvím srážek (CRU) pro období 1891-2015 pro měsíce červenec a srpen.....	72
Obr. 51: Klouzavá korelace chronologií s teplotou ze stanice Fichtelberg pro období 1891-2015 pro měsíce leden, únor, březen.....	74
Obr. 52: Klouzavá korelace chronologií s teplotou ze stanice Fichtelberg pro období 1891-2015 pro měsíce duben, květen a červen.....	75

Obr. 53: Klouzavá korelace chronologií s teplotou ze stanice Fichtelberg pro období 1891-2015 pro měsíce duben, květen a červen.....	76
Obr. 54: Klouzavá korelace chronologií s letní teplotou ze stanice Fichtelberg pro období 1891-2015 pro průměrnou teplotu měsíců července a srpna	77

Seznam tabulek

Tab. 1: Charakteristika klimatických oblastí podle Quitta (1971).....	20
Tab. 2: Popis zájmových ploch	44
Tab. 3: Významné pozitivní (+) a negativní (-) roky (pointer years) jednotlivých parametrů	53
Tab. 4: Průměrné standardizované hodnoty MRW, LA, Nmm a CWT pro jednotlivé plochy před obdobím nejvyššího imisního zatížení, během něj a po něm a jejich procentuální změna vzhledem k období před nejvyšším imisním zatížením (Lexa et al. 2018).....	60

Seznam zkratek

CWT = tloušťka buněčné stěny (cell wall thickness)

EW = jarní dřevo (earlywood)

LA = plocha lumene (lumen area)

LW = letní dřevo (latewood)

MI = Morkův index (Mork's index)

MRW = tloušťka letokruhu (mean ring width)

Nmm = počet buněk v letokruhu

PCA = analýza hlavních komponent (principal component analysis)

RW = průměrná hodnota daného parametru pro celý letokruh (mean parameter value for whole ring)

1. Úvod

Klimatická změna se v poslední době projevuje hlavně narůstající frekvencí a intenzitou klimatických extrémů, což má vliv na zdravotní stav, produkci a kvalitu evropských lesů. Tzv. „Černý trojúhelník“ je region severních Čech a přilehlých oblastí Německa a Polska. Emise z fosilních paliv zde způsobily jednu z globálně nejvyšších depozic polutantů (Moldan a Schnoor 1992). Vrcholové partie Krušných hor byly dlouhodobě stresovány emisemi převážně oxidu siřičitého, také však oxidů dusíku. Spolu se zvyšující se četností a intenzitou extrémních klimatických jevů v posledních desetiletích (Allen et al. 2010) mohou tyto procesy významně ohrozit lesní ekosystémy. Již v roce 1978 byla situace tak kritická, že koncem tohoto roku a začátkem roku následujícího způsobil pokles teploty spolu s vysokými koncentracemi emisí úhyn přibližně 60 % smrkových porostů v pásmu mezi Klínovcem a Sněžníkem ve výšce nad 600 m (Peters et al. 1999; Kubelka 1992). Koncentrace SO₂ vrcholila na počátku 80. let, což mělo opět za následek rozsáhlé odumírání porostů smrku v Krušných horách (Kubelka 1992). Od počátku devadesátých let se zdravotní stav lesa díky odsíření uhelných elektráren začal postupně zlepšovat. Toto zlepšení však bylo přerušeno extrémním klimatickým průběhem zimy 1995/1996 v kombinaci s vysokými koncentracemi znečišťujících látek, které se na hřbetu kumulovaly vlivem dlouhodobého jihovýchodního směru větru, což vedlo opět k akutnímu poškození lesa (Lomský a Šrámek 2004; Lomský et al. 2013). S rychlým poklesem emisní zátěže v 90. letech se začal zdravotní stav přežívajících porostů zlepšovat (Fiala et al. 2002; Hůnová et al. 2004). Konkrétně smrky po této hluboké přírůstové depresi začaly rychle regenerovat (Sander et al. 1995; Kroupová 2002), přičemž koncem 90. let tloušťkový přírůst dokonce převýšil hodnoty z předstresového období (Rydval a Wilson 2012; Kolář et al. 2015). Až na některé studie (Wimmer 2002; Samusevich et al. 2017), máme jen málo informací o tom, jaký dopad mělo extrémní znečištění na anatomickou stavbu dřeva.

Na rozdíl od prosté šířky letokruhu mohou být data o rozměrech a počtech tracheid využívána i s vyšším než ročním rozlišením (Fonti et al. 2010). Jedním z přístupů získání vyššího než ročního rozlišení je rozdělení letokruhu na jarní a letní dřevo. Podmínky a faktory, které ovlivnily vznik tracheid v těchto dvou obdobích v rámci roku, mohou být

odlišné (Ziaco et al. 2014; Olano et al. 2012; Park a Spiecker 2005). Problémem je, že existuje velké množství metod identifikace hranice mezi jarním a letním dřevem, jako je například prosté použití hodnoty Morkova indexu (Denne 1989), určení pomocí sumy buněk před a za hranicí jarního a letního dřeva za využití Morkova indexu (Park et al. 2006) či rentgenová densitometrie (Koubaa et al. 2002). Ačkoli mohou tato data přinést nové výsledky (Samusevich et al. 2017), může se poloha hranice určená pomocí jednotlivých metod lišit, a ne vždy musí respektovat přirozenou hranici mezi jarním a letním dřevem. Hlavním problémem některých dřevin, který se týká i dřeva zkoumaného smrku, je totiž pozvolnost přechodu mezi jarním a letním dřevem (Park et al. 2006).

Novým přístupem je pak rozdělení každého letokruhu na určitý počet stejně širokých sektorů, v rámci kterých jsou vypočítány průměrné hodnoty parametrů anatomické stavby – nejčastěji plochy lumene a tloušťky buněčné stěny. Korelační funkce jsou pak pro environmentální data počítány v rámci těchto sektorů a je tedy možné zjistit, která část letokruhu byla zkoumanými procesy nejvíce ovlivněna (Carrer et al. 2017; Pacheco et al. 2017; Castagneri et al. 2017).

Z důvodu dostupnosti environmentálních dat a objemu zkoumaných dat se práce omezuje na vliv teploty, srážek, sucha a koncentrace SO_2 v ovzduší jako hlavních stresorů.

2. Cíle a hypotézy

2.1. Cíle

- Posoudit vliv abiotických stresových faktorů na stavbu dřeva smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) KARST.) v oblasti Klínovce v Krušných horách.
- Na základě analýzy kvantitativních anatomických znaků zhodnotit v dlouhodobém časovém horizontu především dopad imisního zatížení a extrémních mrazů na strukturu dřeva.
- Posoudit potenciál jednotlivých hodnocených znaků jako indikátorů stresu.
- Zjistit, jak se od sebe liší reakce anatomické stavby dřeva smrku na lokalitách s předpokládaným rozdílem v expozici vůči zdrojům znečištění.

2.2. Hypotézy

- Imise SO₂ mají dopad na rozměry tracheid – plochu lumene a tloušťku buněčné stěny, a na jejich počet
- Reakce tracheid na zkoumaných plochách se bude lišit podle expozice k imisím
- Předpokládáme narušení růstové odezvy anatomických znaků tracheid na klima imisní kalamitou
- Rozdělení letokruhu na menší části nám umožní prozkoumat vztahy, které by při pohledu na celý letokruh nebyly patrné

3. Úvod do problematiky

3.1. Charakteristika lokality

3.1.1. Geologie a geomorfologie

Krušné hory jsou typickým kerným pohořím. Rozkládají se podél hranice České republiky s Německem na severozápadě Čech a jihu Saska. Délka horského pásma je 130 kilometrů, šířka přibližně 40 kilometrů, na české straně však pouze 6 – 19 kilometrů. Nejvyššími vrcholy jsou Klínovec (1 244 m n. m.), německý Fichtelberg (1 214 m n. m.) a Božídarský Špičák (1 116 m n. m.). Krušné hory jsou jako geomorfologický celek součástí Krušnohorské hornatiny. Dále se dělí na Klínoveckou a Loučenskou hornatinu. Klínovecká hornatina, ve které se nachází zájmové plochy, se poté dále rozděluje na Přebuzskou hornatinu, Jáchymovskou hornatinu, Jindřichovickou vrchovinu a Krajkovskou pahorkatinu. Jáchymovská hornatina, do které patří Klínovec, se dělí ještě na další čtyři okrsky – z nichž Klínovec patří do Vykmanovské hornatiny. Nejstarší usazeniny a vyvřeliny, kterými jsou Krušné hory tvořeny, vznikaly už ve starohorách. Krušné hory vznikly během Kadomského vrásnění na konci starohor a na počátku prvohor, kdy byly mořské sedimenty pokrývající oblast Českého masivu vytlačeny a přeměněny na krystalické břidlice, tedy hlavně ruly, svory a fylity. Toto vrásnění vytvořilo antiklinorní horské pásmo. V jeho středu se nacházely ruly a v obalových částech fylity a svory. Po tomto vrásnění byl povrch dlouhé období denudován. Dále následovalo koncem prvohor varijské vrásnění, kdy vznikl tzv. krušnohorský pluton pronikáním žulového magmatu do okolních hornin. Během tohoto období se také vytvářely rudné žíly obsahující železo, stříbro, mangan, cínovec a olovo. Třetihorní zlomová tektonika způsobila vlivem alpinského vrásnění vznik silných poklesů na jihovýchodní straně Krušných hor. Vznikl Krušnohorský a Mariánskolázeňský zlom. Pohyby na zlomových liniích umožnily vznik jezer, jako je například Komořanské, ve vzniklých depresích. To způsobilo vznik směrem na českou stranu příkrým svahem jednostranně ukloněného kerného pohoří. Vytvořily se také Chebská, Sokolovská a Mostecká pánev. Po ukončení tektonické činnosti probíhala silná vulkanická činnost, která v průběhu čtvrtohor doznívala a pomalu doznívá až dodnes (Škvor 1975).

3.1.2. Půdy

Převládajícím půdním druhem jsou půdy písčitohlinité až hlinitopísčité. Na některých stanovištích se vyskytují i půdy organické a skalnaté. Jen výjimečně můžeme narazit na půdy písčité či jílovité. Z půdních typů převládají kambizemě, která zaujímají 34 % lesní půdy a vyskytují se v pahorkatinách a vrchovinách a kryptopodzoly, které zaujímají 24 % lesní půdy a jsou vázány na 6. a 7. lesní výškový stupeň. Dále se v oblasti v menší míře vyskytují podzoly v 8. a 7. lesním výškovém stupni ve formě humusoželezitých a rašelinových podzolů, pseudogleje na náhorních plošinách, v nižších polohách také gleje. Dále se na malých plochách vyskytují litozemě a rankery a organozemě (ÚHUL 1999).

Hloubka půdy byla kvůli kalamitě způsobené znečištěním na značných plochách snížena manipulací buldozery, a to hlavně na plochách náhorních plošin, horských hřbetů a vrcholů (ÚHUL 1999).

3.1.3. Biogeografie

Dle Culka (1996) se Krušné hory řadí podle biogeografické regionalizace ČR do podprovincie hercynské a regionu 1.58 Ašského a 1.59 Krušnohorského. Květena je v krušných horách převážně uniformní, převažující je středoevropská lesní flóra středních a vyšších poloh. Charakteristickými druhy jsou například třtina chloupkatá, věsenka nachová, či zimolez černý (ÚHUL 1999). Význačnými druhy jsou žebrovice různolistá, koprník štetinolistý, sítinka ostrokvětá, hrachor lnolistý či krabilice zlatá. Dle Mikyšky (1968) jsou nejvyšší polohy v okolí vrcholu Klínovce tvořeny jeřábovými smrčínami.

Kvůli rozsáhlému odlesnění v důsledku imisní zátěže došlo ke změnám v rozšíření mnoha druhů. Jedná se například o ústup borůvky a rozšíření třtiny chloupkaté. Pravděpodobně původní lesní společenstva se zachovala na vrchovištních rašeliníštích. V oblasti jsou zastoupeny geografické stupně kolinní a suprakolinní, které tvoří smíšené listnaté lesy, submontánní, ve kterém se nachází optimum bukových lesů, montánní, který je tvořen smíšeným lesem smrku, jedle a buku, supramontánní, kde převažují smrkové lesy a subalpínský s horskými smrčínami a klečí. Původní smíšené pralesovité porosty byly kvůli intenzivní těžbě rud vykáceny a nahrazeny smrkovými

monokulturami. Ty byly poškozeny imisní kalamitou a z velké části odtěženy (ÚHUL 1999).

3.1.4. Klima

V oblasti hřebene Krušných hor je drsnější podnebí, které se vyznačuje studenou zimou a krátkým létem, které trvá jen několik týdnů. Převládající směr větru je severozápadní, větry jsou studené a vlhké. Podle Quitta (1971) se na území Krušných hor nacházejí chladné oblasti CH4, CH6 a CH 7 a mírně teplé oblasti MR2, MT3, MT4 a MT7. Oblast Klínovce spadá do kategorie CH4 a okolní oblast do kategorie CH6, tyto kategorie popisuje tab.1. Noční mrazíky se vyskytují i v průběhu letních měsíců.

Tab. 1: Charakteristika klimatických oblastí podle Quitta (1971)

Charakteristika	MT2	MT3	MT4	MT7	CH4	CH6	CH7
počet letních dnů	20-30	20-30	20-30	30-40	0-20	10-30	10-30
poč. dnů s prům. teplotou 10°C a více	140-160	120-140	140-160	140-160	80-120	120-140	120-140
počet mrazových dnů	110-130	130-160	110-130	110-130	160-180	140-160	140-160
počet ledových dnů	40-50	40-50	40-50	40-50	60-70	60-70	50-60
průměrná teplota v lednu	-3 - -4	-3 - -4	-2 - -3	-2 - -3	-6 - -7	-4 - -5	-3 - -4
průměrná teplota v červenci	16 - 17	16 - 17	16-17	16-17	12-14	14-15	15-16
průměrná teplota v dubnu	6-7	6-7	6-7	6-7	2-4	2-4	4-6
průměrná teplota v říjnu	6-7	6-7	6-7	7-8	4-5	5-6	6-7
Prům. poč. dnů se srážkami 1 mm a více	120-130	110-120	110-120	100-120	120-140	140-160	120-130
srážkový úhrn ve vegetačním období	450-500	350-450	350-450	400-450	600-700	600-700	500-600
srážkový úhrn v zimním období	250-300	250-300	250-300	250-300	400-500	400-500	350-400
počet dnů se sněhovou pokrývkou	80-100	60-100	60-80	60-80	140-160	120-140	100-120
počet dnů zamračených	150-160	120-150	150-160	120-150	130-150	150-160	150-160
počet dnů jasných	40-50	40-50	40-50	40-50	30-40	40-50	40-50

Množství srážek za rok na hřebenech je 1 000 – 1 200 mm, v nižších polohách na české straně je to méně, na německé více, protože je návětrná. Podle hodnot dešťového faktoru je oblast velmi vlhká. V oblasti podkrušnohorských pánví je tzv. srážkový stín způsobený Krušnými horami, v těchto místech spadne cca 500 mm srážek ročně (ÚHUL 1999).

Důležitým faktorem jsou v Krušných horách inverze. Ty se uplatňují jak na úrovni mikroreliefu, tak na úrovni mezoreliefu a makroreliefu. První dvě zmíněné vznikají na náhorní plošině v pokleslinách terénu a uzavřených údolích za jasného počasí, kdy se

v noci vzduch rychle ochlazuje, stéká do nižších poloh a vytlačuje lehčí teplejší vzduch. Tyto inverze většinou dosahují do výšky několika decimetrů až metrů. V Krušných horách se však vyskytují i inverze o mocnostech stovek metrů, kdy je oblast podkrušnohoří vyplněna vlhkým vzduchem a mlhou, tyto situace se vyskytují zejména během zimního období za stabilní anticyklonální situace. Při východním proudění během těchto inverzních situací vznikají námrazy, které u smrku za příznivých podmínek rekrystalizují na ledovku a mají hmotnost až 50 hmotnostních dílů ledovky na 1 hmotnostní díl větve smrku. Nad 650 m n. m. se ledovka a námraza vytváří velmi často. Namrzá teplý vlhký vzduch, který je prosycen vodními parami a kouřem z emisí. Nejohroženější jsou stromy v 6. a 7. výškovém stupni. Tyto situace poškozují dřeviny, ty mají otrhané jehličí i letorosty, olámané větve a vrcholové zlomy. Tím, že mají námrazy zvýšený obsah škodlivých sloučenin z imisí a zvýšenou kyselost, dochází k poškození povrchu asimilačních orgánů a ke zvýšení zátěže pŮd během tání (ÚHUL 1999).

3.1.5. Hydrologie

Krušné hory spadají do úmoří Severního moře a do povodí Labe, kde ho odvodňují řeky Ohře, Bílina a německá řeka Mulda. Jsou rozvodím mezi Čechami a přilehlou oblastí Německa a vyskytují se na nich převážně krátké horní toky, kvůli čemuž silně erodují terén a vytvářejí úzké terénní zářezy. Díky velkému spádu a dostatečné vodnatosti bývaly řeky často využívány jako zdroj energie (ÚHUL 1999).

3.2. Charakteristika smrku ztepilého

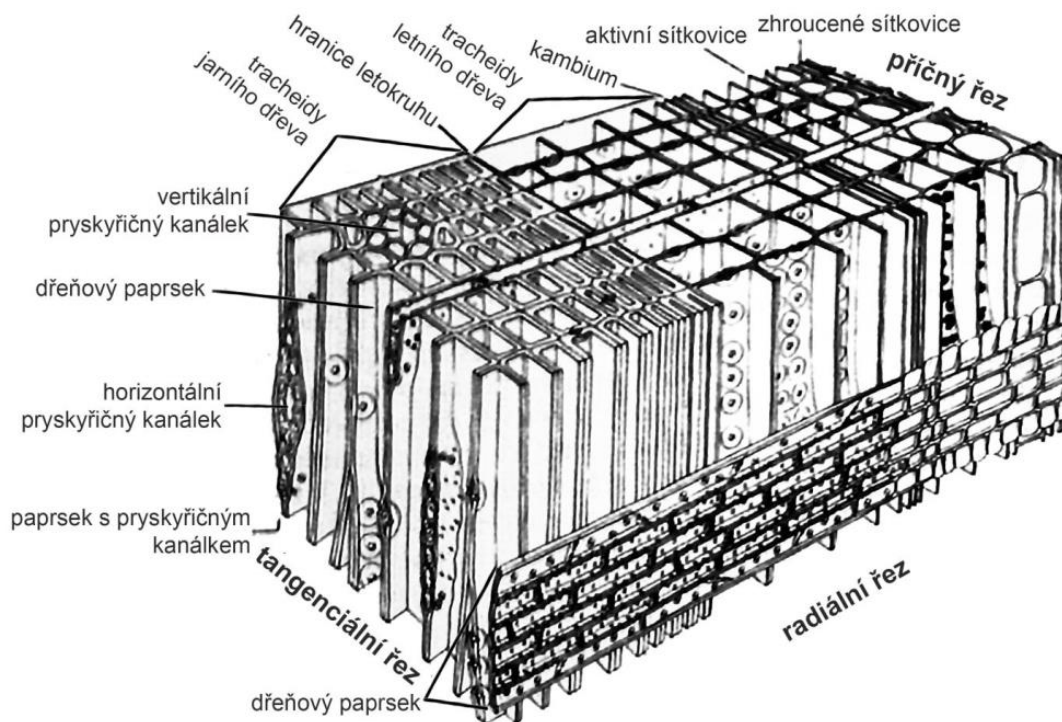
Smrky jsou stálezelené jehličnaté dřeviny, v dospělosti dosahující výšky 20 – 60 m. Vyskytují se v temperátní a boreální zóně a dožívají se až 650 let (Úradníček 2009). V České republice se přirozeně vyskytují ostrůvkovitě v pahorkatinách, původně zabíraly 11 % celkové plochy lesa. Dnes se vyskytují hlavně v podobě smrkových monokultur a zabírají až 58 % plochy lesa (Národní inventarizace lesů). Je to světlomilná až polostinná dřevina, nemá vysoké nároky na živiny, ale zato má vysoké nároky na půdní a vzdušnou vlhkost. Má přímý kmen a pravidelné přeslenité větvení. Má plošný kořenový systém rozložený při povrchu, a proto často trpí vývraty (Chmelař 1990). Borka je

z počátku světle hnědá a tenká, později šedne a odlupuje se v tenkých šupinách (Musil a Hamerník 2007). Kvete v dubnu až květnu, samičí květy jsou asi 6 cm dlouhé, vzpřímené, mají zelenou nebo fialovou barvu a jsou umístěny v horní části koruny, zatímco samčí květy jsou 2,5 cm dlouhé, mají žlutavě červenou barvu a bývají ve střední části koruny. Smrk v porostu začíná plodit od zhruba 60. roku a plodí zhruba po 4 až 5 letech. Šišky mají velikost 8–20 cm a jsou 3–4,5 cm široké. Otevrou se na podzim prvního roku a poté, co vypadnou semena, odpadávají celé. Jehlice mají čtyřhranný průřez a délku zhruba 2 cm. Šišky poskytují velké množství semen s několikaletou klíčivostí – semena jsou 2 – 5 mm dlouhá, mají tmavě hnědou barvu a jsou opatřena lžičkovitě upevněnými křídly (Úradníček 2009). Smrk je naší hospodářsky nejvyužívanější dřevinou. Používá se v truhlářství, stavebnictví, nábytkářství, papírenství, na výrobu hudebních nástrojů atd. (Gandelová et al. 2002).

3.3. Anatomická stavba dřeva jehličnanů

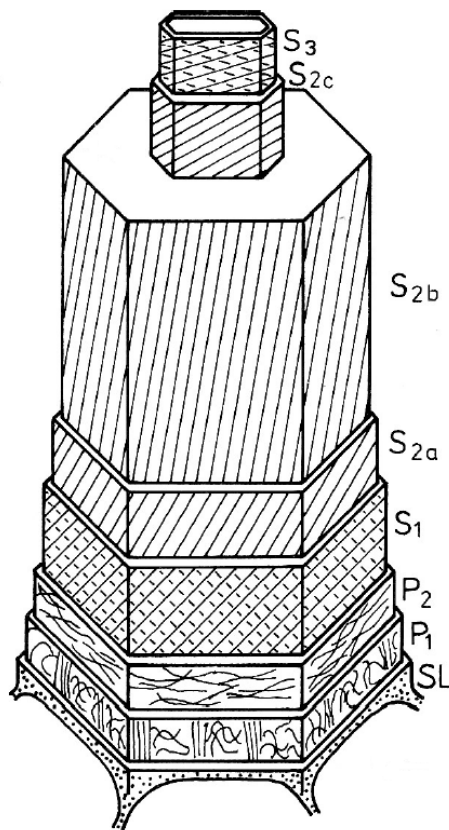
3.3.1. Popis anatomické stavby dřeva jehličnanů

Smrk patří mezi jehličnaté dřeviny, které jsou jednou z vývojových skupin nahosemenných rostlin. Tyto dřeviny mají oproti dřevinám listnatých stromů (krytosemenné) jednodušší a pravidelnější anatomickou stavbu, na které se podílí méně anatomických elementů. Toto dřevo se pro svou jednodušší stavbu také nazývá jako homoxylní (Kozłowski et al. 1997). Na příčném řezu, který je metodou kvantitativní anatomie nejčastěji hodnocen, můžeme v rámci xylému pozorovat v podstatě pouze tracheidy a parenchymatické buňky, přičemž drtivou většinu hmoty dřeva představují právě tracheidy. O to jednodušší a lépe interpretovatelné je hodnocení jejich stavby. Co se parenchymatických buněk týče, tak se ve dřevě vyskytují buďto rovnoběžně s osou kmene jako podélný dřevní parenchym a vertikální pryskyřičné kanálky, nebo kolmo k ose kmene jako v dřeňových paprcích a horizontálních pryskyřičných kanálcích. V těchto dřevinách se nevyskytují cévy (tracheje) (Šlezingerová a Gandelová 1998).



Obr. 1: Buněčná stavba dřeva jehličnanů. (Huber 1961, upraveno)

Jednotlivé zralé lignifikované tracheidy jsou tvořeny dvěma částmi. Buněčnou stěnou a lumenem, což je jejich vodivá část, která slouží pro vedení zejména vody, organických a anorganických látek směrem k vrcholu rostliny. Buněčná stěna je tvořena několika vrstvami. Jedná se o střední lamelu (SL), což je mezibuněčná hmota spojující jednotlivé tracheidy, primární stěnu (P) a sekundární stěnu (S). Střední lamela a primární stěna se od sebe odlišují hlavně strukturně, chemickým složením jsou si podobné. Jsou tvořeny zejména ligninem a nižším procentem celulózy, primární a sekundární stěna se pak odlišují spíše chemicky, sekundární stěna má vyšší zastoupení celulózy, sekundární stěna je dále tvořena třemi vrstvami, které se mezi sebou liší orientací vláken nazývaných se fibrily. Největší podíl na stavbě této stěny má střední vrstva (Šlezingerová a Gandelová 1998).

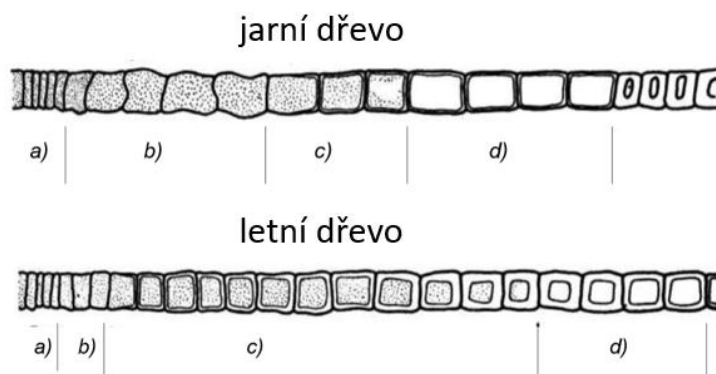


Obr. 2: Stavba buněčné stěny tracheid jehličnanů: SL – střední lamela; P – primární stěna; S – sekundární stěna; (Chovanec 1980)

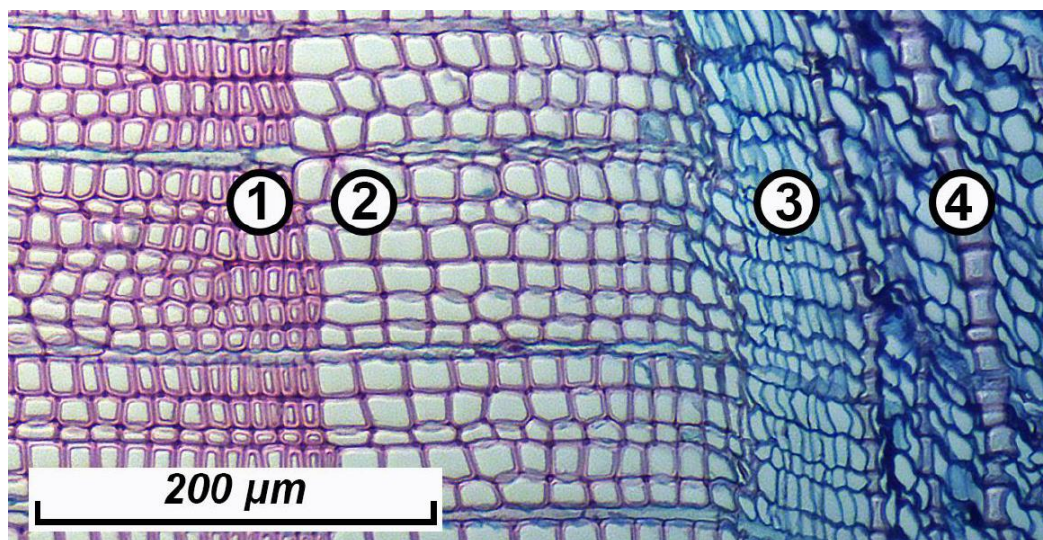
3.3.2. Xylogeneze

Tracheidy vznikají činností kambia, což je úzká vrstvička buněk tvořící plášť celého stromu oddělující xylém a floém, neboli dřevo a lýko. Na příčném či radiálním řezu můžeme pozorovat, že se jedná o vrstvu pouze několika jednotek buněk. Tato vrstvička buněk ve své aktivní fázi během vegetačního období produkuje směrem vně (centrifugálně) floém (lýko) a směrem dovnitř (centripetálně) xylém (dřevo), přesněji řečeno sekundární floém (deuterofloém) a sekundární xylém (deuteroxylém), tedy otevřené cévní svazky (Vaganov et al. 2006). Tracheidy tedy vznikají diferenciací buněk kambiální zóny. Tato diferenciace může být rozdělena do tří fází. V první fázi tzv. radiálního rozšiřování buňka získává svůj tvar a velikost, je živá a obsahuje cytoplasmu s organelami a je tvořena střední lamelou a primární stěnou (Šlezingerová a Gandelová 1998). Pro zvětšování tracheid během diferenciace je řídicím faktorem turgor, který je ovlivněn osmotickým potenciálem buňky v kambiální zóně (Kleinig et al. 1999; Dünisch et al. 1996). Ve druhé fázi se tvoří tři vrstvy sekundární

buněčné stěny, čímž dochází k fixaci jejího tvaru a ve třetí fázi buňka lignifikuje a postupně odumírá. Druhá a třetí fáze se společně nazývají jako fáze dozrávání buněk. Tvořící se letokruh je tedy možné rozdělit na tři zóny – zónu dělicích se mateřských buněk dřeva v kambiální zóně, diferenciáční zónu (druhá a třetí fáze diferenciace) a zónu zralého dřeva obsahující hotové odumřelé buňky (Šlezingerová a Gandelová 1998).



Obr. 3: Diferenciace tracheid jarního a letního dřeva: a – kambiální zóna; b – zóna radiálního rozšiřování; c – zóna dozrávání; d – plně diferenciované zralé buňky (Wodzicki 1971, upraveno)



Obr. 4: Příčný řez jalovcem obecným (*juniperus communis*): 1 - tracheidy letního dřeva; 2 - tracheidy jarního dřeva; 3 - vrstva aktivního kambia; 4 - floém (Lexa 2015)

Proporce vznikajících tracheid však během růstové sezony v našich podmínkách, kde dochází ke střídání ročních období, nemají konzistentní charakter. Na jejím počátku se tvoří tzv. jarní tracheidy, které vytvářejí tzv. jarní neboli časné dřevo (earlywood), a na jejím konci tzv. letní tracheidy, které vytvářejí tzv. letní neboli pozdní dřevo (latewood). Tracheidy jarního dřeva mají tenkou stěnu, jsou na podélných řezech kratší a mají zašpičatělé či zaoblené zakončení (Sperry et al. 2006; Vaganov et al. 2006). Jejich lumen je větší a mají hlavně vodivou funkci – vedou vodu a rozpuštěné minerální látky od kořenů směrem k vrcholu stromu. Naopak letní tracheidy mají tlustou buněčnou stěnu, menší plochu lumene, na podélném řezu jsou delší a mají ostře zašpičatělé konce (Šlezingerová a Gandelová 1998). Tyto tracheidy mají hlavně opornou funkci. Jarní tracheidy zůstávají živé jen několik dní poté, zatímco letní mohou zůstat živé až 2–3 měsíce a po celou tuto dobu mohou jejich buněčné stěny tloustnout (Schweingruber 2016). Rozdíl mezi jarním a letním dřevem je pozorovatelný již na makroskopické úrovni. V závislosti na druhu dřeviny bývá přechod mezi jarním a letním dřevem buďto ostrý nebo pozvolný. Konkrétně u smrku je pak tento přechod závislý i na konkrétním letokruhu – u některých letokruhů je ostrý a u některých pozvolný. Pro definici hranice mezi jarním a letním dřevem se používá později popsáný Morkův index (Denne 1989).

3.4. Ovlivnění růstu stromu abiotickými faktory

Anatomie xylemu je i přes svou druhovou specifičnost vždy závislá na prostředí, ve kterém se daný jedinec vyskytuje. Aktivita kambia je regulována jak interními, tak externími faktory. Interními faktory jsou myšleny stimulační a inhibiční faktory pomocí hormonů, externími pak zejména environmentální procesy (Wimmer, 2002). Externí faktory můžeme rozdělit na biotické a abiotické. Mezi biotické patří například napadení škůdci či zvěří. Existuje mnoho abiotických faktorů ovlivňujících růst dřevin. Mezi tyto faktory patří teplota, množství dopadajícího světla, doba slunečního svitu, převládající směr větru a jeho síla, dostupnost živin a půdní vláhy, omezenost prostoru dostupného pro kořenový systém, mechanická poškození rostlin či koncentrace znečišťujících látek v ovzduší a prostředí. Hlavním faktorem ovlivňujícím variabilitu šířky letokruhů bývá nejčastěji teplota (Schweingruber 1996a). Pro přírůsty je velmi důležitý dobře známý

princip limitujících faktorů, který tvrdí, že biologický proces, jako je růst, nemůže probíhat rychleji, než mu dovolí nejvíce limitující faktor. Stejně faktory mohou být do určité míry limitující pro celé období růstu, avšak jejich úroveň a doba trvání se mohou lišit v rámci jednotlivých let (Fritts 1976). Dle Cooka (1985) se na vzniku letokruhového signálu podílejí dílčí environmentální faktory, a to jak přirozené, tak antropogenní. Cookův model je dle Wimmera (2002) možné vztáhnout i na anatomické parametry měřené v rámci letokruhů. Letokruhový signál je funkcí věkového růstového trendu, klimatu, výskytu disturbančních faktorů v rámci lesního porostu (např. vývraty stromů), výskytu disturbančních faktorů majících původ mimo lesní porost (znečištění prostředí, přemnožení hmyzích škůdců mající za následek defoliaci) a náhodné chyby způsobené dalšími procesy (Wimmer 2002).

3.4.1. Vliv teploty

Ve většině případů bývá tedy hlavním limitujícím faktorem klima. Ovšem v poslední době se ukazuje, že vztah klima – přírůst často není lineární. Pokud je na dané lokalitě limitujícím faktorem například teplota, tak se při jejím růstu budou zvyšovat i přírůsty, ale jen do určitého bodu. Poté růst teploty může naopak znamenat zmenšování přírůstů. Citlivost stromů ve vyšších nadmořských výškách, což je případ této práce, je často limitována teplotou, a proto k ní letokruhový signál obvykle vykazuje vysokou sensitivitu. Data z lesů umístěných ve vyšších nadmořských výškách ukazují, že stromy nejsou schopny zachytit trend globálního oteplování v posledních padesáti letech a vykazují ztrátu citlivosti ke klimatu (D'Arrigo a Smerdon 2008; Wilmking et al. 2020).

Denní růstová odezva jehličnanů je závislá spíše na minimálních, než na maximálních denních teplotách (Richardson a Dinwoodie 1960; Deslauriers et al. 2003). Nízké teploty brání distribuci zdrojů v tělech rostlin (Rossi et al. 2008). Dle Rossiho a kol. (2008) musí být minimální denní teploty vyšší než 4 – 5 °C alespoň po dobu 3 měsíců, aby byly stromy schopny přežít. Dle Paulsena a Körnera (2004) je minimální délka růstové sezony 94 dnů. Růstové období se zjednodušeně vymezuje jako souvislý blok s průměrnými denními teplotami vyššími než 5 °C (Rossi et al. 2008; Blok et al. 2011). Aktivita kambia je koordinována s fotoperiodou a tvorba xylenů je koncentrována do první části sezony a kulminuje koncem června, kdy je doba

slunečního svitu nejdelší (Antonova a Stasova 1997; Heinrichs et al. 2007). Omezením produkce nových tracheid během léta je zajištěn dostatek času pro diferenciaci a lignifikaci stěn tracheid letního dřeva. V hraničních oblastech výskytu stromů trvá kambiální aktivita 2 – 2,5 měsíce a diferenciaci tracheid 100 – 110 dní (Rossi et al. 2008). Dle Körnera (2003) probíhá v rozmezí teplot 10 – 25 °C dělení buněk téměř konstantní rychlostí. Dělení buňky v tomto rozmezí teplot trvá cca 50 hodin. Pokud je však teplota snížena na 5 – 10 °C, dělení buněk zabere trojnásobnou dobu, tedy 150 hodin a při teplotě 1 – 2° C se doba dělení buněk již blíží k nekonečnu.

3.4.2. Vliv dostupnosti vody

Důležitým faktorem tvorby dřeva je také dostupnost vody. Snížená dostupnost vody omezuje v důsledku snížení buněčného turgoru syntézu auxinů a karboxyhydrátů a kambium tedy vytváří menší počet buněk než obvykle (Wimmer a Vetter 1999; Kramer 1962). V důsledku sníženého turgoru dochází i ke zmenšení radiálního růstu v zóně radiálního rozšiřování. Kromě zmenšených rozměrů lumenů mají vytvořené buňky i tenčí buněčné stěny (Abe et al. 2003).

3.4.3. Vliv znečištění

Tato práce se soustředí hlavně na působení imisní zátěže. Nejčastěji zastoupené znečišťující sloučeniny jsou oxid siřičitý (SO₂), oxidy dusíku (NO_x), oxid uhelnatý (CO), těkavé organické látky (VOC) a rozptýlené pevné částice (Karppinen et al. 1998). Imise se do kontaktu s rostlinami dostávají skrze atmosférickou depozici, a to buď přímo, anebo skrze půdu či vodu v ní obsaženou. Existují dva typy depozice, a to suchá a mokrá (Hůnová et al. 2004). Suchá depozice je souborem procesů absorpce plynů a depozice aerosolových částic. Pro plyny a malé částice probíhá pomocí turbulentní difuze, její podstatnou částí je také gravitační sedimentace prachových částic, tzv. prašný spád, který je významný ve znečištěných oblastech a v oblastech s nízkými srážkovými úhrny. U rostlin dochází k záchytu částic a plynů pomocí průduchů (Závodský 1985). Oproti tomu je mokrá depozice mnohem rychlejším a epizodním procesem. Je závislá na srážkové činnosti (Černý 1985). Rozlišujeme mezi vertikální (déšť, sníh) a horizontální (mlha, námraza) mokrou depozicí. Srážky z ovzduší odstraňují jak pevné

prachové částice, tak plyny. Koncentrace ve srážkové vodě obvykle nebývají vysoké, pokud však k depozici dojde v inverzní vrstvě atmosféry, koncentrace se rapidně zvyšují (Moldan 1991). Depozice probíhající kvůli uvolnění emisí v důsledku používání fosilních paliv bývá také nazývána jako kyselá depozice. Přírodním zdrojem těchto emisí však může být také sopečná činnost, která však v našich podmínkách nemá významnou roli (Černý 1985).

Konkrétně oxidy síry a dusíku vznikají především při spalování uhlí a ropy během výroby elektřiny, tavením rudy obsahující síru a při výrobě produktů na bázi síry. Kyselé deště však jen zřídka zabíjí stromy přímo. Místo toho je oslabují tím, že poškozují jejich asimilační aparát, tedy listy či jehlice a omezují jejich růst. Omezují také příjem živin, neboť při nižších hodnotách pH půdy se většina makroživin stává pro organismus nedostupnými. Omezují také přísun základních prvků, jako je například hořčík (Lomský et al. 2013). Nedostatek živin se projevuje na jehlicích či listech nejčastěji jejich úbytkem a žloutnutím (Lomský et al. 2012). Kromě poškození jehlic se u postižených stromů objevuje i poškození sekundárních kořenů (Vacek et al. 2015). Kyselé deště také usnadňují vyplavování prospěšných látek a živin z půdy a zároveň se zvyšuje riziko uvolňování látek, jako je například hliník, které jsou pro rostliny toxické. Nadměrné množství dusíku a jeho sloučenin může zpomalit růst stromu a zvýšit acidifikaci půdy (Norstedt et al. 2001).

Dalším zdrojem poškození rostlin může být přízemní ozon (O_3). Ten se obvykle nevypouští přímo do ovzduší, ale vzniká ve spodních vrstvách zemské atmosféry chemickou reakcí, kdy těkavé organické sloučeniny (VOC) reagují s dusíkem (NO_x) za přítomnosti tepla a slunečního záření. Ozon se do stromů dostává přes stomata na listech či jehlicích, reaguje s listovými tkáněmi a inhibuje fotosyntézu. U listnatých stromů je běžným příznakem fialové skvrnitě zbarvení na horních plochách listů. U jehličnatých jsou příznaky žluté skvrny na jehlicích, zkrácení jehlic a jejich vypadávání. Ozon také narušuje transport sacharidů do listů a zvyšuje koncentraci cukrů v listech, což může vést k napadení hmyzem. Zatímco poškození vysokými koncentracemi ozonu stromy přímo nezabíjí, může být jednou z příčin zhoršení jejich zdravotního stavu. (Impacts of air pollution on the urban stress sp 657).

Vysoké koncentrace znečišťujících látek v ovzduší se projevují také na úrovni interních faktorů ovlivňujících růst rostlin, a to konkrétně změnou polárního transportu hormonu auxinu, který je růstovým akcelerátorem, na buněčné úrovni v kambialní zóně. To znamená, že diferenciaci derivátů kambia může být přímo ovlivněna zvýšenou koncentrací imisí (Kurczyńska et al. 1997).

3.4.4. Ovlivnění mikroskopické stavby dřeva znečištěním

Data získaná pomocí kvantifikace rozměrů tracheid a jejich statistického zpracování nám mohou poskytnout informace o prostředí, ve kterém probíhal růst zkoumaného porostu (Wimmer a Grabner 1997; Olano et al. 2012; Ziaco et al. 2014). Tyto anatomické charakteristiky však mohou na stres reagovat rozdílným způsobem než jenom prostá šířka letokruhu, což z nich činí potenciálně vhodné proxy pro dendroekologické studie (Kozłowski et al. 1991; Schweingruber 1996b; Wimmer 2002; Vaganov et al. 2006). Anatomické rozměry tracheid jsou v podstatě kompromisem mezi požadavky na podporu stromu, ukládání zásob a transport vody a metabolitů během měnících se environmentálních podmínek (Olano et al. 2012; Chave et al. 2009). Podle Wimmera (2002) se charakteristiky, které mohou být měřeny či počítány, dělí na kontinuální a diskontinuální. Ke kontinuálním charakteristikám patří šířka letokruhu, podíl pozdního dřeva, hustota dřeva, podíl dřeňových paprsků a jejich výška, tloušťka buněčné stěny, průměr buňky, délka libriformních vláken atd. Z diskontinuálních charakteristik se jedná o výskyt a rozmístění pryskyřičných kanálků, mrazových letokruhů, radiálních trhlin, fluktuací hustoty, falešných letokruhů, hojivého pletiva či kompresního dřeva (Wimmer, 2002). K modifikaci anatomických parametrů může docházet i vlivem imisní zátěže (Wimmer a Halbwachs 1992; Kurczyńska et al. 1997; Samusevich et al. 2017; Vejputková et al. 2017). Dle Vacka a kol. (2013) jsou jehličnany k této imisní zátěži citlivější. Dle Wimmera (2002) se stromy rostoucí v prostředí s vysokou koncentrací SO₂ se vyznačují sníženou hustotou dřeva, a tedy zmenšením proporcí buněčných stěn. Dle Evertseny a kol. (1986) stromy postižené imisemi SO₂ vykazují kromě rapidního snížení přírůstků také snížený podíl letního dřeva. V některých studiích však spolu se snížením přírůstu nebylo pozorováno snížení hustoty dřeva (Grill et al. 1979; Greve 1987).

Dle studie Myškow (2019), která zkoumala tři lokality, byly v nejvíce znečištěné z nich zmenšeny velikosti buněk v období největšího znečištění o přibližně 10 μm (24–29 %), avšak rozměry tracheid pozdního dřeva zůstaly nezměněny. Celkově také dochází k redukci šířek letokruhů a počtu produkovaných buněk. Rajput (2008) pozoroval u stromů pod vlivem znečištění opožděnou iniciaci kambiální aktivity, Kurczyńska (1997) dokonce pozorovala snížené množství kambiálních buněk na počátku růstové sezony. Poškození stromu během zimního období totiž může prodloužit dobu regenerace a odsunout tak počátek aktivace kambia, a tudíž zkrátit vegetační sezonu (Kurczyńska et al. 1997). Rajput (2008) a Dünisch (1996) pozorovali ve stresem postižených oblastech rozdíl ve struktuře a rozložení buněčných derivátů. Dunisch (1996) konkrétně zjistil, že u těžce poškozených porostů byla produkce xylému snížena o více než 80 % a že se snížila tloušťka buněčných stěn, což však nemělo vliv na hustotu dřeva. U těžce poškozených stromů pozoruje redukci radiálního průměru u tracheid jarního dřeva, avšak v souladu se studií Myškow (2019) nepozoruje rozdíly v pozdním dřevě. Protože je zvětšování tracheid během diferenciaci řízeno turgorem, kvůli opožděné iniciaci kambiální aktivity pak již buňky nedokáží naplno využít osmotického potenciálu a nedorůstají takových rozměrů jako v oblastech bez znečištění (Kleinig et al. 1999; Dünisch et al. 1996). Mnohé studie také poukazují na nezměněnou či zkrácenou délku tracheid během epizod silného znečištění (Eckstein et al. 1981; Aszmutat a Knigge 1987; Nimman a Knigge 1989) a zvýšené množství dvojteček na radiální straně tracheid (Liese et al. 1975; Eckstein et al. 1981; Von Schneider a Halb wachs 1989). Ve stromech postižených znečištěním se také nachází zvýšené množství pryskyřičných kanálků (Wimmer 2002; Fink 1986; Nimman a Knigge 1989).

Kromě optickým mikroskopem analyzovatelných parametrů znečištění ovlivňuje také submikroskopickou strukturu. Úhel mikrofibril v sekundární stěně u postižených stromů bývá menší než obvykle, což znamená, že je šroubovice celulózových mikrofibril v buněčných stěnách strměji orientovaná vzhledem k podélné ose (Wimmer 2002).

3.4.5. Vliv další stresorů

Pokud se chceme věnovat vlivu klimatu, musíme ideálně vyloučit vliv disturbančních faktorů jako jsou například svahové procesy, expozice silnému větru

či lidské zásahy. Pokud odebíráme vývrt ze stromu, který se nachází ve svahu, odebíráme jej ze stran stromu, které jsou orientovány po vrstevnici, abychom se vyhnuli výskytu tzv. reakčního dřeva. U jehličnanů se výskyt reakčního dřeva projevuje jako tzv. tlakové dřevo, které se tvoří na spodní straně kmene a jehož účelem je napřímít strom do původní svislé polohy. Tento typ dřeva je možné rozpoznat již makroskopicky, protože je nahnědlé a je dobře barevně odlišeno od svého okolí. Na mikroskopickém příčném řezu je možno pozorovat charakteristicky kulaté tracheidy s mezibuněčnými prostory (Šlezingerová a Gandelová 1998; Wardrop a Dadswell 1957). Měli bychom se také pokusit vyloučit ovlivnění kompeticí, a to výběrem úrovnových stromů, popřípadě vyloučit evidentně poškozené stromy s nahnilým kmenem.

Specifickou kategorií tvoří poškození mrazem, kdy dochází k poškození kambia, které následně produkuje traumatickou tkáň v podobě chaoticky uspořádaných buněk s nestejnou velikostí a zohýbanými dřeňovými paprsky (Schweingruber et al. 2007).

3.5. Metody analýzy anatomické stavby dřeva

3.5.1. Metody analýzy struktury dřeva na mikroskopické úrovni

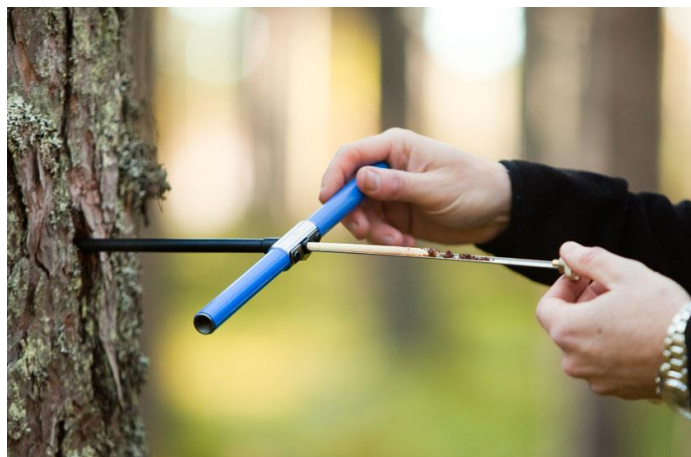
Ačkoli historie identifikace dřevin na základě jejich anatomie sahá až do sedmnáctého století (Kisser et al. 1967), první pokusy o kvantifikaci buněčné stavby se objevily až ve druhé polovině 20. století zejména pro jehličnaté dřeviny díky jejich jednodušší anatomické stavbě (Ifju a Chimelo 1978). V dnešní době máme již poměrně vyvinutou metodiku kvantifikace anatomické stavby xylemu, ačkoli nové metody, zejména ty, které by mohly zjednodušit tento časově a výpočetně náročný proces, jsou stále vyvíjeny.

Pokud chceme analyzovat anatomickou stavbu dřeva, máme v podstatě dvě možnosti. Buďto zvolíme metodu tzv. microcoringu a následné vyhodnocení xylogeneze, kdy budeme v krátkých pravidelných intervalech (nejčastěji týdenních) odebírat pomocí nástroje zvaného Trephor části podkorního letokruhu a na následně zhotovených mikroskopických preparátech zkoumat změny v množství aktivních mabiálních buněk

a aktuálně kambiem produkovaných buňkách xylému a floému (Plomion et al. 2001). Výhodou této metody je, že přesně víme, kdy která buňka byla vytvořena a můžeme tedy přesně zjišťovat její ovlivnění danými parametry. Kromě analýzy xylému také možnost analyzovat i floém. Nevýhodou je časová náročnost při organizaci odběrů a výrobě preparátů a nemožnost tuto analýzu provádět pro období v minulosti. Pomocí kvantitativní anatomie dřeva (Quantitative Wood Anatomy) se naproti tomu můžeme pokoušet zjišťovat vliv faktorů na buněčnou stavbu dřeva ve kterémkoli období v minulosti, pro které máme dostupné dostatečně zachovalé dřevo. Nevýhodou je to, že na to, kdy byla daná buňka vytvořena, můžeme usuzovat jen pomocí vztahu změn parametrů buněk během roku se zkoumanými faktory. Tato práce využívá druhou zmíněnou metodu, a proto si podrobně popíšeme, jak funguje.

3.5.2. Vzorkování

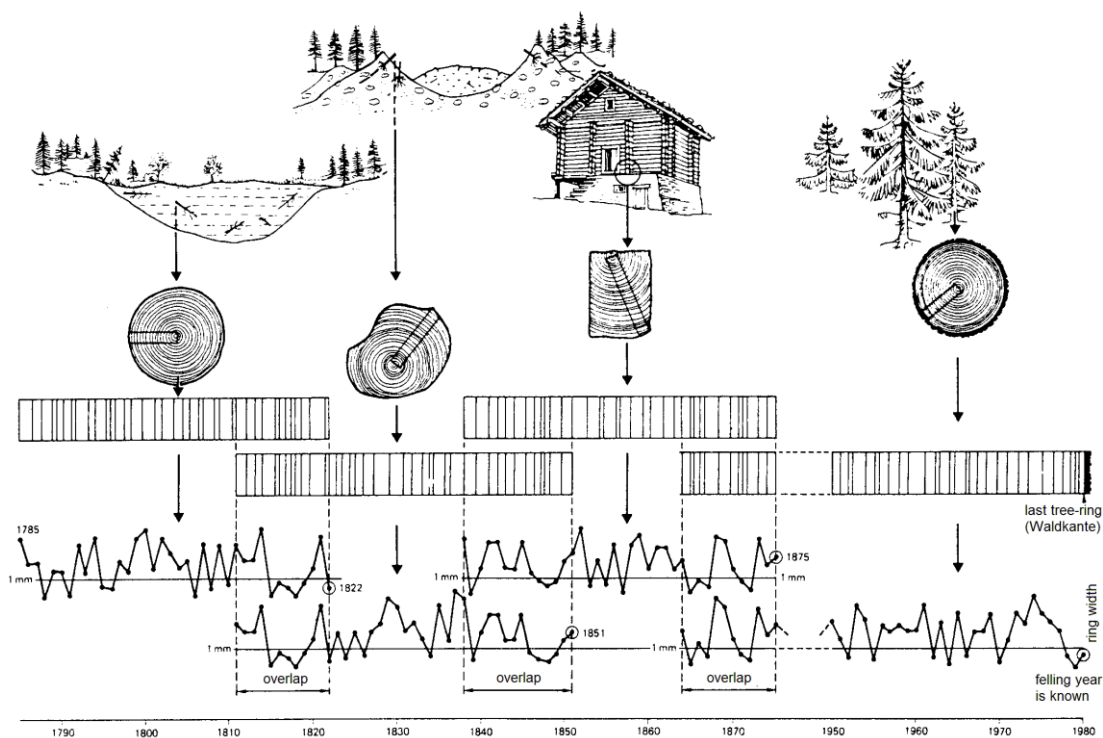
Pro odběr vzorků je vzhledem ke studované problematice důležitý správný výběr biomu, stanoviště a růstové formy rostliny. Je důležité vybrat si takové stanoviště, na kterém bude studovaný faktor pro danou rostlinu limitní (Fritts 1976). Pro studium teploty si budeme vybírat stromy rostoucí na stanovišti, kde jsou limitovány teplotou, tedy nejčastěji v horských oblastech, pro studium srážek, zamokření půdy či změny hladiny podzemních vod si vybereme stanoviště limitované množstvím vody – při studiu výskytu povodní v minulosti například stromy v okolí řeky, pro studium svahových procesů stromy v horských oblastech například v sesuvných oblastech, pro studium vlivu větru si budeme vybírat stromy na okraji porostu. Pro studium znečištění zase v oblastech s kumulovaným znečištěním. Podle účelu také můžeme zvolit různou část stromu (kořeny, větve, kmen). Dřevo můžeme vzorkovat buďto z živých stromů, nebo z odumřelých stromů - historických objektů a nástrojů, z rašelinišť, či dokonce ve zuhelnatělé či zkamenělé (mineralizované) formě (Gärtner a Schweingruber 2013). Pro extrakci vzorku můžeme použít běžné nářadí jako jsou nožiky, pilky, pily či motorové pily. Nejčastěji používáme tzv. přírůstový nebozez, kterým odebereme vývrt. Tento nebozez musí být dobře naostřený, aby ve vývrtnu nevznikaly trhliny a vývrt se nekroutil (Gärtner a Schweingruber 2013).



Obr. 5: Extrakce vývrtnu pomocí přírůstového nebozezu (Haglöf Sweden AB 2021)

3.5.3. Dendrochronologická část

Dendrochronologie je datovací metoda založená na analýze letokruhů dřeva. Omezuje pouze na měření tloušťek přírůstků dřeva, tedy šířek letokruhů. Tato metoda je založena na principu tzv. křížového datování. Díky ní jsme schopni zjistit stáří daného letokruhu s přesností na jeden rok a jsme schopni se dostat až tisíce let do minulosti (Schweingruber et al. 2007). Tuto metodu je možné pro datování využít například v archeologii, ekologii či geomorfologii. Kromě samotného datování je díky dendrochronologií získaným datům možné studovat i samotné datované procesy pomocí subdisciplín dendrochronologie jako jsou dendroklimatologie, dendroekologie či dendrogeomorfologie a to zkoumáním vztahů získaných chronologií k daným environmentálním faktorům. Ani kvantitativní anatomie dřeva se bez této metody neobejde. Abychom mohli zjišťovat vztahy mezi dimenzemi hodnocených tracheid a environmentálními faktory, musíme využít dendrochronologii pro přiřazení letopočtů jednotlivým letokruhům.



Obr. 6: Princip křížového datování (Schweingruber 1983)

Nejprve je tedy nutné přírůstovým nebo zezem odebrat vývrt, či odebrat celý kotouč z kmene, nebo jen jeho výseč. Na takto odebraném vzorku se pomocí mikroskopu se záměrným křížem, který je nad posuvným měřicím stolem, naměří tzv. letokruhová série – tedy posloupnost letokruhů začínající buďto od kůry nebo od dřevě. Vzorek je také možno nascanovat ve vysokém rozlišení a šířky letokruhů změřit na tomto scanu v počítači. Pokud se podíváme na letokruhové série stromů ze stejné či nedaleké oblasti, zjistíme, že mají nápadně podobný průběh, což je způsobeno tím, že rostou ve stejných či podobných podmínkách. Pokud ve stejné oblasti máme vzorky, které byly odebrány ze živých stromů a známe tedy kalendářní rok posledního letokruhu, je možné datovat i ostatní letokruhy. Metoda křížového datování spočívá v tom, že když poté získáme vzorek z mrtvého stromu či historického objektu, tak pokud se doba jeho růstu částečně překrývala s dobou růstu vzorkovaného živého stromu, můžeme na sebe jejich letokruhové křivky navázat. Tímto způsobem je možné se dostat stovky až tisíce let do minulosti. Když letokruhové série křížově datujeme a zprůměrujeme, získáme chronologii. Pro tvorbu chronologie je potřeba mít desítky až stovky naměřených

letokruhových sérií (Schweingruber 1996b). Pro účely křížového datování využíváme specializované programy, jako jsou například PAST, CDendro či COFECHA. Pro tvorbu chronologií potom Arstan či CDendro.

3.5.4. Tvorba mikroskopických preparátů

Analyzovat anatomii dřeva můžeme buďto přímo na povrchově upraveném dřevě nebo na mikroskopických preparátech – ty mohou být dočasné nebo trvalé. Možným způsobem povrchové úpravy je seříznout povrch v příčném řezu žiletkou či mikrotomem a vetřít do lumenů buněk křídový prášek, nebo nabarvit tento řez lihovou fixou a tento křídový prášek do něj vetřít po zaschnutí (Gärtner a Schweingruber 2013). Po nasnímání povrchu pod mikroskopem či binolupou můžeme měřit anatomické charakteristiky. Tato metoda se používá hlavně pro cévice listnatých dřevin, které mají velké lumény (Tumajer 2018), ale v poslední době se používá také pro jehličnany.

Mikroskopické preparáty nám však poskytují kvalitnější a přesnější data. Pro výrobu mikroskopického preparátu je potřebný mikrotom. Máme několik typů mikrotomů, ale hlavní dva typy jsou sáňkový mikrotom (sledge microtome) a rotační mikrotom (rotary microtome). U sáňkového mikrotomu se buďto vzorek pohybuje upevněný v čelistech po kolejnici oproti noži, nebo se po kolejnici pohybuje nůž oproti pevně uchycenému vzorku. Existují dokonce speciální typy mikrotomů pro řezání celých vývrtů (Gärtner a Schweingruber 2013). U rotačního mikrotomu se vzorek také pohybuje oproti noži, ale nepohybujeme vzorkem přímo, ale pomocí kličky na boku mikrotomu, takže je chod stabilnější a rovnoměrnější.



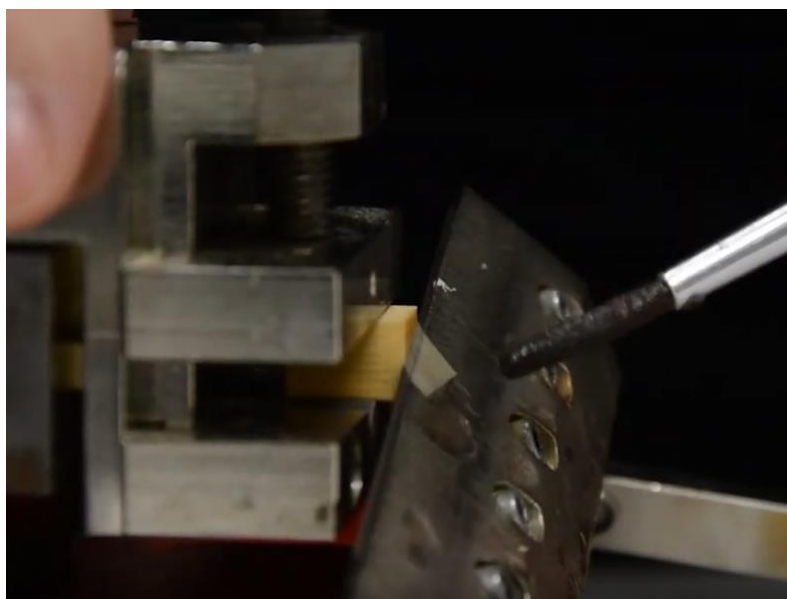
Obr. 7: Sáňkový mikrotom



Obr. 8: Rotační mikrotom

Pokud je to potřebné, tak nejprve dřevinu změkčíme namočením do vody, povařením ve vodě, či považením ve směsi vody s glycerolem, pokud je vzorek naopak moc měkký, použijeme ethanol. Poté pomocí mikrotomu vzorek zkoumané dřeviny nakrájíme na plátky o tloušťce 10–60 μm , podle účelu a druhu dřeviny. Pro účely kvantitativní anatomie je to obvykle 10–20 μm . Zvolená tloušťka by měla být co nejkonzistentnější, protože změna tloušťky preparátu ovlivňuje měření tloušťky buněčných stěn (von Arx et al. 2016). Pro kvalitní anatomické řezy je naprosto nutné mít kvalitní a ostrý nůž či žiletku bez jakýchkoliv defektů, což je u výměnných čepelí možno zajistit jejich častou výměnou. Dále je nutné mít vzorek správně orientován, již malá odchylka může mít za následek zkreslení měření rozměrů anatomických parametrů (von Arx et al. 2016). Takto vyrobené preparáty již například pro účely identifikace dřeviny můžeme přímo pozorovat pod mikroskopem. Pokud chceme zvýšit kontrast, použijeme barvivo. Pro dřevo je nejčastěji používanou kombinací mix Safraninu a Astra blue 1:1. Safranin se váže na lignin, takže lignifikované buněčné stěny budou červené, zatímco nelignifikované budou modré. Dalšími používanými barvivy jsou například toluidinová modř či kresolová fialová (Schweingruber et al. 2007; Gärtner a Schweingruber 2013). Dále je nutné barvivo vymýt z lumenů a mezibuněčných prostor alkoholem, což se provádí buďto vzestupnou alkoholovou řadou, nebo jen 96% alkoholem. Pro identifikaci odvodnění vzorku na něj ještě kápneme xylen, pokud by měl

mléčnou barvu, je vzorek nedostatečně odvodněn. Nakonec vzorek zakápneme pryskyřicí – buďto Kanadským balsamem anebo syntetickou pryskyřicí (Eukitt, Euparal, BioMount, ...), přikryjeme podložním sklem a necháme zaschnout (většinou minimálně 12 hodin zatížené magnety v sušárně při 60 °C) (Schweingruber et al. 2007). Pokud zpracováváme méně kvalitní vzorky dřeva nebo příliš měkké dřeviny, je vhodné zvolit proceduru s impregnací dřeviny parafinem, která se provádí před krájením nad mikrotomu, popřípadě použít šrob (Schneider a Gärtner 2013).



Obr. 9: Krájení vzorku pomocí sáňkového mikrotomu (detail)

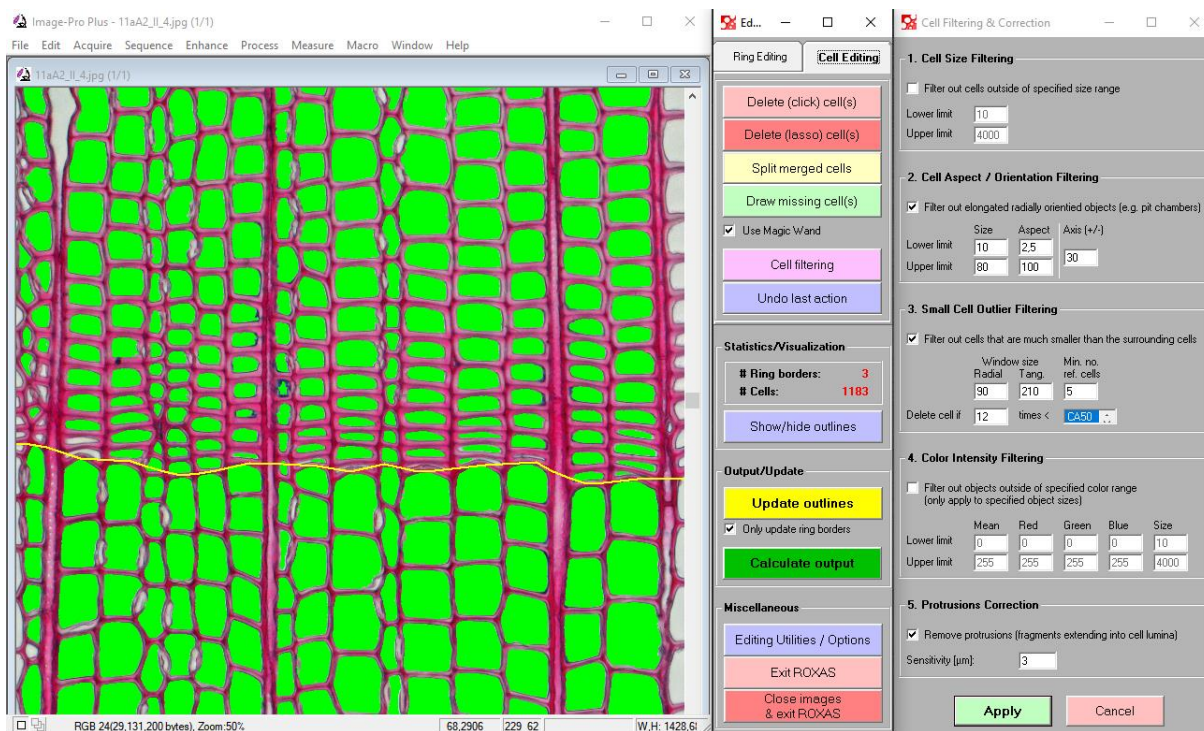
Takto vytvořené preparáty nasnímáme pomocí mikroskopu. Buďto manuálně a anatomii hodnotíme na jednotlivých snímcích, nebo snímky můžeme spojit pomocí programů umožňujících skládání kompozitních snímků, jako jsou například Photoshop, PTgui, Microsoft Image Composite Editor či AutoStich (von Arx et al. 2016). Můžeme také kompozitní snímek nasnímat pomocí mikroskopu s motorizovaným stolem nebo na speciálním mikroskopickém automatizovaném scanneru.



Obr. 1: Mikroskop s motorizovaným stolcem

3.5.5. Kvantifikace buněčné stavby

Pro měření rozměrů buněk můžeme použít buďto specializované nebo nesespecializované programy. Mezi nesespecializované patří např. NIS elements či ImageJ. V nich můžeme měřit rozměry tracheid a zjišťovat jejich počty buďto ručně, nebo pomocí prahování. Nejúčinnější je však použít vysoce specializované programy, jako jsou WinCELL (Regent Instruments inc., Québec, Kanada) a ROXAS (von Arx, www.wsl.ch/roxas). Tyto programy jsou schopné automatické detekce tracheid, jejich lumenů a stěn, ROXAS navíc umí automaticky detekovat i letokruhy. Samozřejmě je zde nutná jistá dávka manuálního inputu – ta ovšem záleží na kvalitě vzorku, čím je kvalitnější, tím lépe je software schopen jej automaticky analyzovat.



Obr. 10: Náhled do programu ROXAS

Konkrétně ROXAS, který byl využit v této práci běží jako nadstavba programu Image-Pro Plus. Program ROXAS umožňuje pokročilou analýzu anatomické struktury dřeva. Naměřená data jsou ukládána do listů excelu. Základním výstupem z programu jsou průběhy hranic letokruhů a poloha, tvar a plocha lumenů buněk. Z těchto základních parametrů potom program vypočítává cca dalších 50 parametrů, jako jsou tloušťka letokruhu, hustota tracheid na plochu, hydraulická vodivost, absolutní a relativní radiální vzdálenost tracheidy od počátku letokruhu, tloušťka buněčné stěny atd. Typická analýza v tomto programu se tedy sestává ze tří částí: 1) automatická analýza ROXASu, 2) manuální editace, 3) automatický výpočet outputu do Excelovského listu (von Arx a Carrer 2014). Co se manuální editace týče, jedná se hlavně o upravení pozic letokruhů, vymazání struktur, které nejsou tracheidami a doplnění programem nerozpoznaných tracheid. K promazání struktur, které nejsou tracheidami (například propojení tracheid), slouží pokročilé filtrování – buňky nefiltrujeme pouze podle jejich velikosti, ale i podle jejich protažení, orientace a velikosti vzhledem k nejbližším buňkám. Samozřejmě stále můžeme buňky mazat ručně (von Arx a Carrer 2014).

3.5.6. Rozdělení letokruhu na menší části

Máme několik možností, jak můžeme získaná letokruhová data rozdělit na detailnější rozlišení. Buďto zvolíme možnost, kdy využíváme X-tý percentil velikosti buněk (von Arx a Carrer 2014) či určitý počet největších buněk (Pandey et al. 2018), nebo se pokoušíme najít či vytyčit jednu či více hranic, které nám letokruh rozdělí na více částí, které můžeme odděleně analyzovat a zkoumat jejich vztah k environmentálním faktorům. Jednou z nejčastěji vytyčovaných hranic je hranice mezi jarním a letním dřevem. Nejčastěji je pro tento účel používán Morkův Index (Denne 1989). Ten se počítá jako podíl čtyřnásobku průměrné radiální tloušťky buněčné stěny ku radiálnímu rozměru lumenu. Pokud je tento index vyšší nebo roven 1, patří buňka k letnímu dřevu a pokud nižší, tak ke dřevu jarnímu. Problémem je, že v případě fluktuací density bychom takových hranic našli v rámci letokruhu několik. Existuje celá řada definic a metod určení hranice mezi jarním a letním dřevem. Můžeme použít prostý vizuální odhad, rentgenovou densitometrii či metody zahrnující Morkův index (Samusevich et al. 2020). Samusevich a kol. (2020) například navrhuje pro smrk používat modifikovanou hodnotu Morkova indexu 0,83. Další možností je rozdělit letokruh na určitý počet stejně širokých sektorů (Carrer et al. 2018; Puchi et al. 2020), či nejprve letokruh rozdělit na jarní a letní dřevo a na sektory dělit tyto dvě části (Castagneri et al. 2018). Následnou korelací například s daty o teplotě či jiném environmentálním faktoru s vysokým rozlišením můžeme zpětně zjistit, ve které části sezony bylo formování buněk daného sektoru ovlivněno.

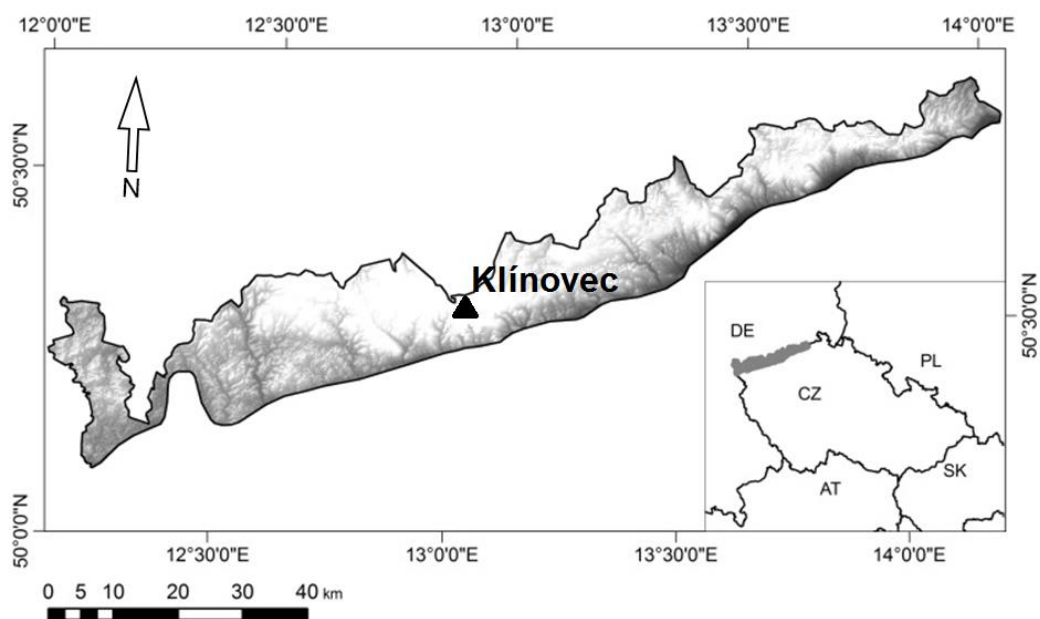
4. Metodika

4.1. Lokalita

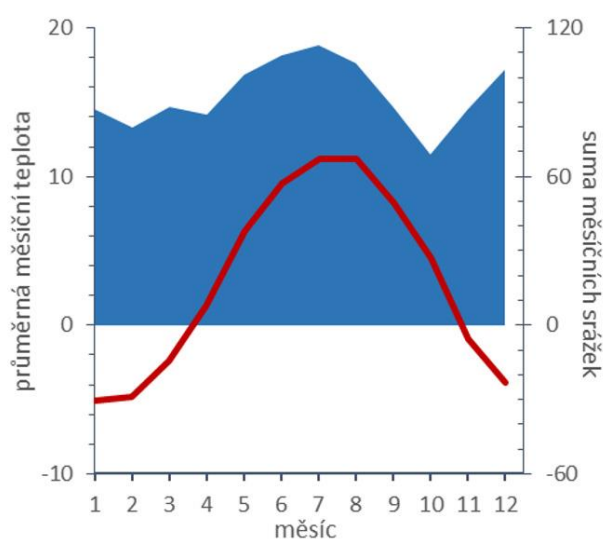
Jako vhodná studijní lokalita byl zvolen nejvyšší vrchol Krušných hor – Klínovec (1244 m n.m.). Důvodem je jednak existence starých smrkových porostů, které přežily imisní kalamitu, a jednak možnost na relativně malém území studovat porosty s různou expozicí vůči největším zdrojům polutantů v oblasti. Klimatické poměry lokality charakterizuje klimadiagram z nejbližší meteorologické stanice na Fichtelbergu na obr. 12 a časová řada teplot a srážek na obr. 11, která ukazuje průměrnou roční a letní teplotu (červen-srpen) a roční a letní sumu srážek (červen-srpen).

Na obr. 14 můžeme vidět průměrnou roční a zimní koncentraci SO₂ v ovzduší reprezentovanou spojenou řadou měření z blízkých stanic Blatno a Měděnec. Největším zdrojem polutantů v okolí jsou hnědouhelné elektrárny Tušimice a Prunéřov spalující hnědé uhlí, které byly spuštěny v letech 1964 a 1967. Tyto elektrárny byly v rámci první vlny ekologizace uhelných zdrojů v letech 1996–1999 kompletně odsířeny. Dle zprávy ČEZu (ČEZ 2010) se podařilo snížit úroveň koncentrace SO₂ oproti stavu z počátku 90. let o 92 %, NO_x o 50 %, tuhé znečišťující látky (TZL) o 93 % a CO o 77 %.

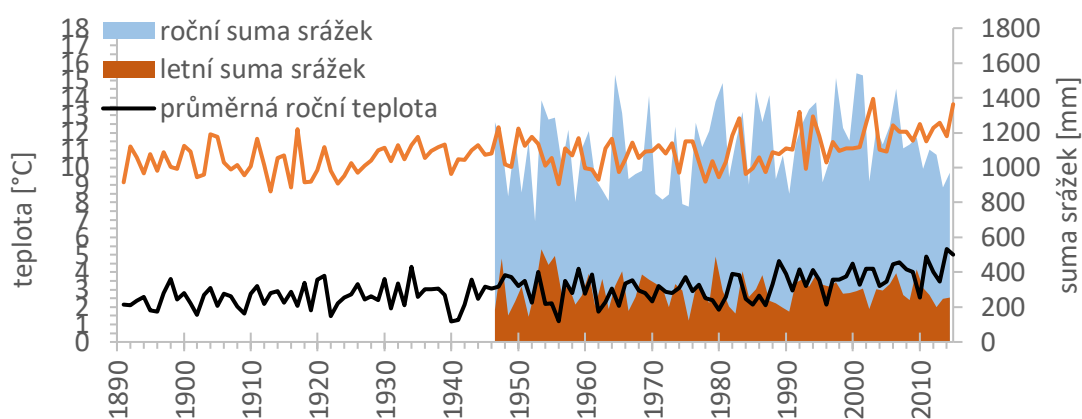
Na svazích Klínovce byly vybrány tři plochy v nadmořské výšce okolo 1000 m, čtvrtá, srovnávací plocha, se nacházela v blízkosti samotného vrcholu Klínovce v nadmořské výšce 1230 m (tab. 2). U plochy Suchá 1 na JV svahu Klínovce předpokládáme přímou exponovanost k oběma největším zdrojům polutantů v oblasti – tepelným elektrárnám Prunéřov a Tušimice. Plochy Suchá 2 (JZ expozice) a Loučná (S expozice) byly exponované k těmto zdrojům méně. Plocha na vrcholu Klínovce je pak specifická tím, že se často nachází nad vrstvou inverze, v níž se v období vysoké imisní zátěže kumulovaly znečišťující látky. Inverzní situace jsou v zimním období v Krušných horách velmi časté a mohou přetrvávat až několik týdnů. Plocha Klínovec proto paradoxně patří v našem výběru k plochám s nižší imisní zátěží (Lexa et al. 2018).



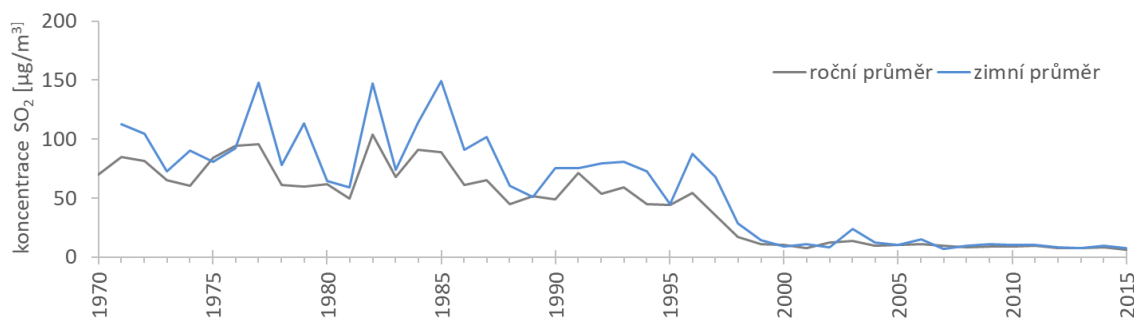
Obr. 11: Poloha zájmové oblasti (Lexa et al. 2018)



Obr. 12: Klimadiagram z Fichtelbergu - nejbližší meteorologické stanice. Nadmořská výška stanice je 1 213 m n. m., průměrná roční teplota je 2,9 °C, průměrný roční úhrn srážek je 1121 mm. Údaje v klimadiagramu jsou za období klimatického normálu 1980-2010



Obr. 13: Průměrné teploty a srážkové úhrny ze stanice Fichtelberg



Obr. 14: Průměrné roční a zimní koncentrace SO₂ ze stanic Blatno a Měděnec

Tab. 2: Popis zájmových ploch

Plocha	Souřadnice [WGS84]		Nadmořská výška	Expozice	Věk porostu	Číslo porostu
	zem. šířka / latitude	zem. délka				
Suchá 1	N 50°23'13"	E 12°59'07"	1 030	JV	160	273C16/2/1p
Suchá 2	N 50°22'41"	E 12°57'51"	1 009	JZ	170	37D16
Loučná	N50°24'23"	E 12°58'14"	1 013	S	180	267A17/1p
Klínovec	N 50°23'40"	E 12°58'07"	1 230	-	120	36B16/2c

4.2. Odběr a příprava vzorků

4.2.1. Terénní odběr vzorků

Pro křížové datování bylo přírůstovým nebozezem v prsní výšce (130 cm) odebráno celkem 40 vývrtů z 20 stromů. Bylo dbáno na to, aby byly vzorkovány úrovňové stromy. Na všech plochách bylo vzorkováno vždy pět jedinců, z každého byly odebrány dva vývrty na protilehlých stranách kmene. Průměr nebozezu byl 5 mm.

4.2.2. Dendrochronologická část

Šířky letokruhů byly změřeny na měřicím stole “TA” measurement system (Velmex Inc., Bloomfield, NY, USA) s přesností na 0,001 mm. Jednotlivé vývrty byly srovnány navzájem metodou křížového datování v programu PAST 5.1. Tímto postupem byly konkrétním letokruhům přiřazeny odpovídající kalendářní roky. Pro následnou tvorbu trvalých mikroskopických preparátů byl použit jeden vývrt z každého stromu, celkově tedy 20 vývrtů.

4.2.3. Příprava preparátů

Vývrty byly nejprve rozděleny na části dlouhé 4–5 cm tak, aby je bylo možné umístit na podložní sklo. Rotačním mikrotomem (Leica, Heidelberg, Germany) byly vytvořeny příčné řezy o tloušťce 12 μm , které byly umístěny na podložní sklo, obarveny směsí safraninu a astra blue, dehydrovány vzestupnou alkoholovou řadou zakončenou xylenem a zafixovány na podložní sklo montovacím médiem (Eukitt, BiOptica, Milan, Italy) (Castagneri et al. 2017). Bylo důležité dbát na to, aby tloušťka všech preparátů byla stejnoměrná, neboť může ovlivňovat hodnoty naměřených parametrů, zejména pak hodnoty tloušťky buněčných stěn (von Arx et al. 2016).

4.2.4. Nasnímání preparátů

Následně byly preparáty nasnímány pomocí motorizovaného mikroskopu Nikon Ni-E při stonásobném optickém zvětšení. Pro snímání byl použit program NIS-Elements. Pro získání ostřejších snímků bylo využito modulu EDF, pomocí kterého lze kombinovat snímky pořízené v různých polohách osy Z. Každý snímek byl zachycen v minimálně pěti různých polohách. Byl nasnímán vždy co nejlépe zaostřený snímek a poté dva snímky

s vyšší a dva s nižší ohniskovou vzdáleností objektivu, ta se vždy měnila o 7,5 μm . Z těchto snímků byl vytvořen kompozitní snímek, který obsahoval pouze nejostřejší oblasti ze všech snímků. Tento postup pomáhá eliminovat rozostření způsobené mírným zvlněním preparátu na podložním skle. Šířka snímků byla přibližně 3600 pixelů, což odpovídá 1,25 mm na preparátu.

4.3. Analýza vzorků

4.3.1. Měření charakteristik xylému v programu ROXAS

Mikroskopické snímky byly analyzovány pomocí programu ROXAS v3.0.1 (von Arx a Carrer 2014), pro nastavení programu pro smrk byl použit stejný soubor, jaký používá Castagneri et al. (2015). Byly měřeny a analyzovány tyto parametry: šířka letokruhu (MRW), plocha lumenu tracheid (LA) a průměrná tloušťka buněčné stěny v radiálním směru (CWT). Dopočítán byl parametr počet tracheid v letokruhu v pásu širokém 1 mm s osou v radiálním směru (Nmm), a to z počtu tracheid na jednotku plochy a šířky letokruhu. Co se šířky letokruhu týče, jedná se vždy o průměrnou šířku letokruhu pro celý snímek. Měření nebylo omezeno pouze na určité časové období či na určitou sekvenci letokruhů, ale byly měřeny celé letokruhové série. Celkově byly analyzovány anatomické parametry v 2948 letokruzích.

4.4. Zpracování a vyhodnocení dat

4.4.1. Průměrné chronologie surových dat

Letokruhy měřené na mikroskopických preparátech byly přiřazeny k jednotlivým kalendářním rokům na základě srovnání s letokruhovými sériemi daných vývrťů měřených na měřicím stole. Prostým zprůměrováním byly pro každou plochu vypočteny průměrné chronologie anatomických parametrů a byl vytvořen jejich krabicový diagram. Zároveň byly z dat ze všech ploch vypočteny pro každý parametr průměrné hodnoty a hodnoty popisující variabilitu parametrů v desetiletých periodách od roku 1930, aby bylo zachyceno období před, během a po působení imisního zatížení. Dále byly určeny negativní a pozitivní významné roky, tzv. „pointer years“. Jedná se o roky, kdy alespoň v polovině všech sérií daný letokruh vykazoval minimálně o 30 % rozdílné hodnoty

oproti průměrné hodnotě za poslední tři roky. Byla použita metodika dle SCHWEINGRUBERA (1990), kritéria však byla zmírněna (Schweingruber používá 50% rozdíl). Dále byly identifikovány roky, ve kterých byl přítomen mezidenní pokles teplot o alespoň 14 °C během zimního období (teplotní zvraty).

4.4.2. Aproximace věkových trendů vhodnými funkcemi

Data shromážděná ze všech ploch byla využita pro analýzu charakteru věkového trendu v časových řadách anatomických parametrů. Trend v časových řadách byl aproximován pomocí vhodných přírůstkových funkcí – parametry MRW a pomocí Chapman-Richardsovy funkce (Zhao-gang a Feng-ri 2003) a parametry LA a CWT pomocí Hughershoffovy funkce (Fang et al. 2010). Následně byly vypočteny hodnoty indexů jako poměr naměřené a aproximované hodnoty. Pro jednotlivé plochy byly vypočteny průměrné hodnoty indexů buněčných charakteristik pro období před hlavním stresovým obdobím (1921-1970), během něj (1971-1990) a po něm (1991-2015) a jejich procentuální změna.

4.4.3. Testování významných rozdílů

Pomocí jednofaktorové Anovy bylo testováno, zda mezi plochami s různou expozicí existují významné rozdíly v anatomických parametrech ve stresovém období. Pro analýzu byly použity průměrné řady indexů anatomických parametrů pro danou plochu. Bylo testováno jak období růstu, období před imisním zatížením (1931 – 1960) a období imisního zatížení (1971 – 1990). Období byla vybrána tak, aby nezasahovala do přechodů mezi obdobími bez imisí a s imisemi. Pokud byl výsledek Anovy signifikantní, byl následně aplikován Tukeyho test mnohonásobných srovnání k detekci významných rozdílů mezi jednotlivými plochami.

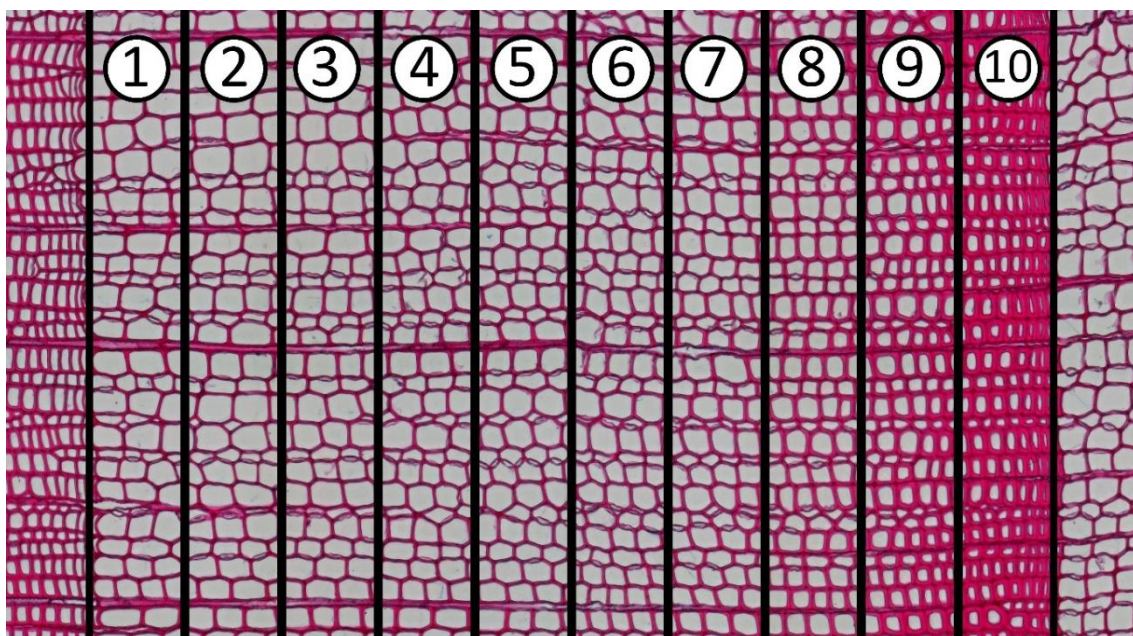
4.4.4. Určení hranice mezi jarním a letním dřevem a vymezení sektorů

Pro nalezení jedné hranice mezi jarním a letním dřevem byl každý letokruh rozdělen na sto stejně širokých sektorů a pro každý z nich byla vypočtena průměrná hodnota Morkova indexu (MI), který se vypočítá jako podíl čtyřnásobku radiální tloušťky buněčné stěny a radiálního průměru lumenu (Denne 1989). Následně byl vypočten klouzavý průměr MI o délce devíti sektorů a dále bylo zajištěno, aby tato hodnota pouze

rostla a to tak, že pokud byla hodnota klouzavého průměru nižší než předchozí, byla namísto ní zapsána předchozí hodnota. Za jarní dřevo byly považovány všechny sektory, u kterých byla vypočtená hodnota MI menší nebo rovna 1, viz obr. 15. Kromě jarního a letního dřeva bylo na základě relativní vzdálenosti buněk od počátku letokruhu vymezeno v rámci každého letokruhu deset stejně širokých sektorů číslovaných po směru růstu dřeva (obr. 16).

sektor	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85
morkův index	0.7	0.8	0.7	0.8	0.8	0.8	0.9	1.1	1.1	0.8	1	0.9	1.1	1.3	1.5	1.1
klouzavý průměr					0.8	0.8	0.8	0.9	0.9	1	1	1.1				

Obr. 15: Metoda rozdělení letokruhu na jarní a letní dřevo



Obr. 16: Vymezení sektorů v rámci letokruhu

4.4.5. Výpočet dat a odstranění věkového trendu

Pro každý letokruh (RW), jeho jarní a letní dřevo a pro všech deset sektorů každého stromu byla vypočtena průměrná hodnota LA a CWT. Data parametrů z jednotlivých sérií byla standardizována funkcí spline o délce 100 let a byly vypočteny průměrné standardní chronologie ze všech 20 stromů pomocí balíčku dplR (Bunn 2008) v programu RStudio. Dále byl pro každou chronologii vypočten parametr sensitivity, charakterizující rozkolísanost datové řady, jako průměrná absolutní procentuální změna

hodnoty daného parametru pro letokruh oproti hodnotě pro předchozí letokruh. Pro znázornění rozdílů v dlouhodobém trendu CWT jarního a letního dřeva, byl vypočítán patnáctiletý klouzavý průměr chronologií CWT a zobrazen v grafu.

4.4.6. Analýza hlavních komponent, korelace

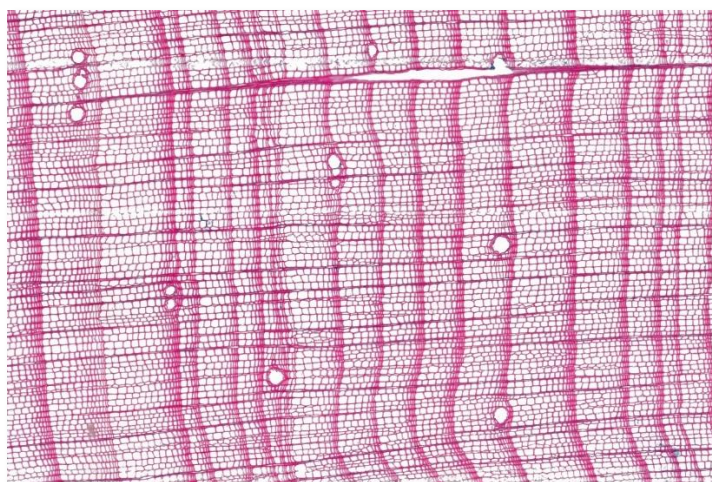
Pomocí software XLSTAT byla provedena PCA analýza pro všechny chronologie parametrů pokrývající společné období 1870-2015. Získané chronologie byly dále korelovány s teplotou, srážkami a koncentrací SO₂ v ovzduší. Pro teplotu byla ze stanice Fichtelberg dostupná časová řada s měsíčními průměry od roku 1891, pro srážky byla dostupná staniční data od roku 1947 a gridová data CRU TS 4.04 (Climatic Research Unit 2021) od roku 1901 a pro SO₂ byly dostupné denní koncentrace od roku 1971, které byly získány kombinací dat ze stanic Blatno a Měděnec. Z měsíčních průměrů maximálních a minimálních denních teplot byla vypočtena potenciální evapotranspirace a po jejím odečtení od srážek také SPEI index. Pomocí response funkce byla vypočítána odezva jednotlivých parametrů na teplotu, srážky, SPEI index a koncentrace SO₂, a to v období 1902-2015 (maximální období pro srážková data), 1971–2015 (maximální období SO₂ dat), 1931-1960 (období bez zatížení imisemi) a 1971-1990 (období zatížení imisemi). Chronologie parametrů byly korelovány s řadou SO₂ pro nejdelší možné období. Pro ilustraci vztahu koncentrace imisí k MRW byla vypočtena inverzní funkce k MRW a zobrazena v grafu spolu s imisemi (hodnoty byly přepočteny na Z-skóre). Pro ověření stability vztahu klima – přírůst v čase byly počítány klouzavé korelace s třicetiletým oknem v kroku po pěti letech a response funkce s třicetiletým oknem v kroku po pěti letech, a to jak pro jednotlivé plochy zvlášť, tak pro všechny dohromady. Tyto korelace a response funkce byly počítány pomocí balíčku Treeclim (Zang a Biondi 2015) v programu RStudio.

5. Výsledky

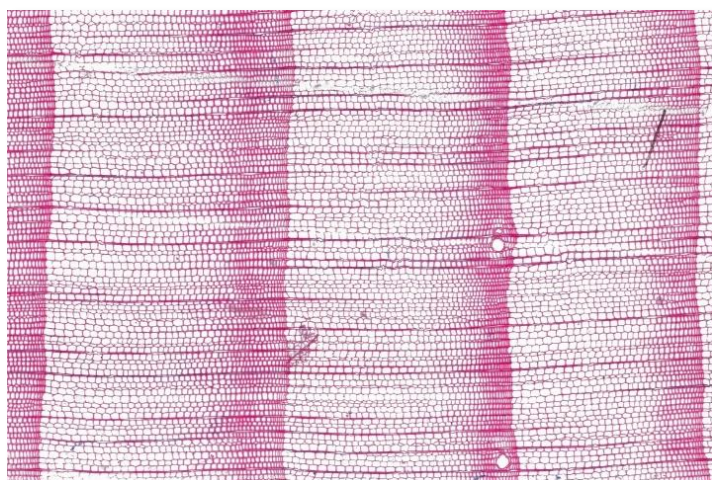
5.1. Popis naměřených dat

5.1.1. Absolutní hodnoty

Na obr. 17 můžeme vidět, jak vypadají typické letokruhy zformované během období nejvyššího imisního zatížení ve srovnání s letokruhy zformovanými mimo stresovou periodu (obr. 18). Na první pohled je patrné rapidní snížení tloušťek letokruhů, která mají během stresové periody mnohdy jen několik buněk v jedné řadě a také snížení počtu buněk, které letokruh tvoří.

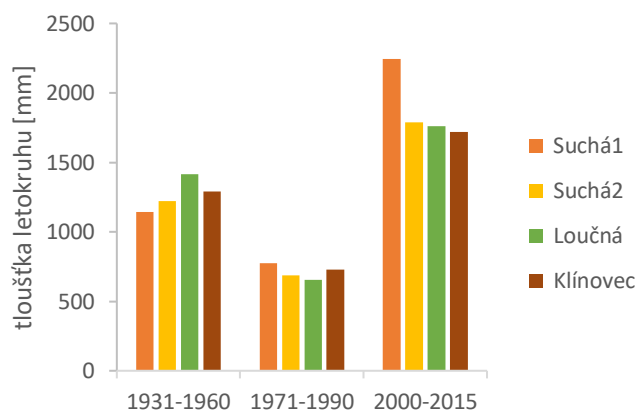


Obr. 17: Typický obrázek anatomické stavby dřeva smrku během stresové periody

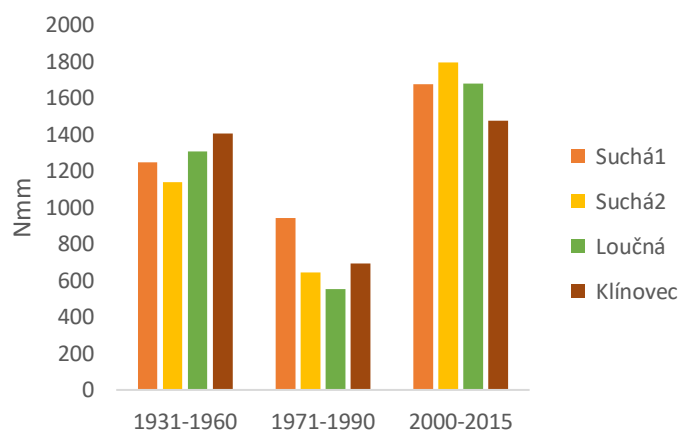


Obr. 18: Stavba dřeva smrku mimo stresovou periodu

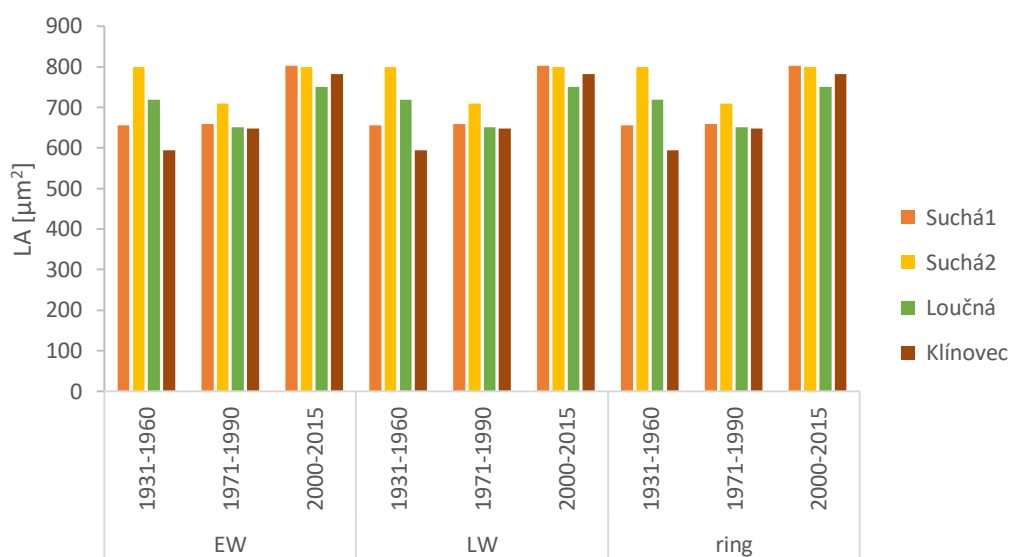
Následující grafy na obr. 19 – 22 ukazují srovnání průměrů absolutních naměřených hodnot pro jednotlivé lokality. Je patrné, že k největšímu poklesu hodnot během období imisního zatížení došlo u parametrů MRW a Nmm. Mírný pokles je také patrný u tloušťky buněčné stěny letního dřeva.



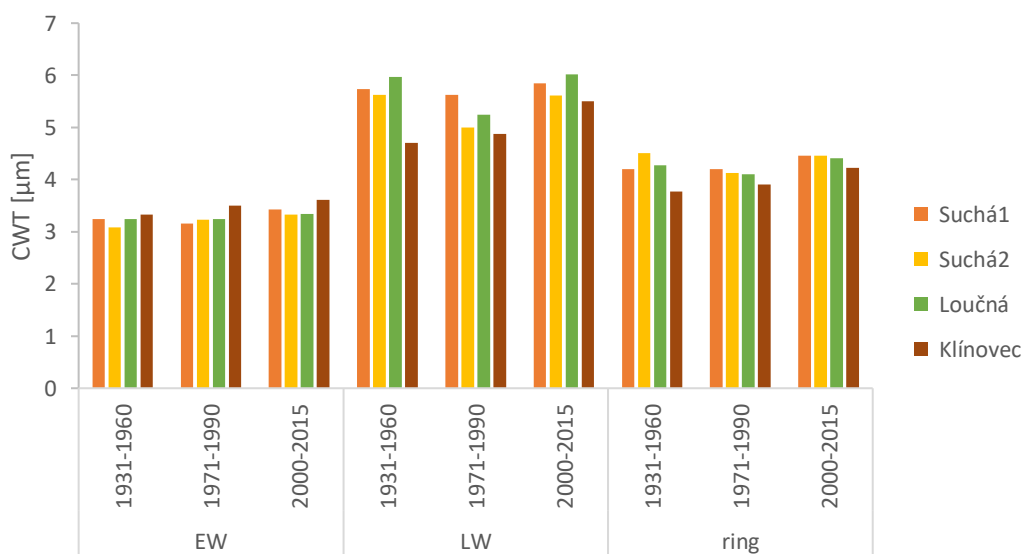
Obr. 19: Graf průměrných absolutních hodnot tlouštěk letokruhů pro porovnávaná období



Obr. 20: Graf průměrných absolutních hodnot počtu buněk v letokruhu pásu širokém 1 mm pro porovnávaná období



Obr. 21: Graf průměrných absolutních hodnot plochy lumenů pro porovnávaná období



Obr. 22: Graf průměrných absolutních hodnot tloušťek buněčné stěny pro porovnávaná období

Největší mezidenní poklesy teplot během zimního období (alespoň o 14°C) se vyskytly v zimách 1936/37, 1938/39, 1939/40, 1946/47, 1955/56, 1978/79, 1981/82 a 2002/03. Shodný následující negativní rok je rok 1956, s ročním zpožděním pak roky 1948 a 1980.

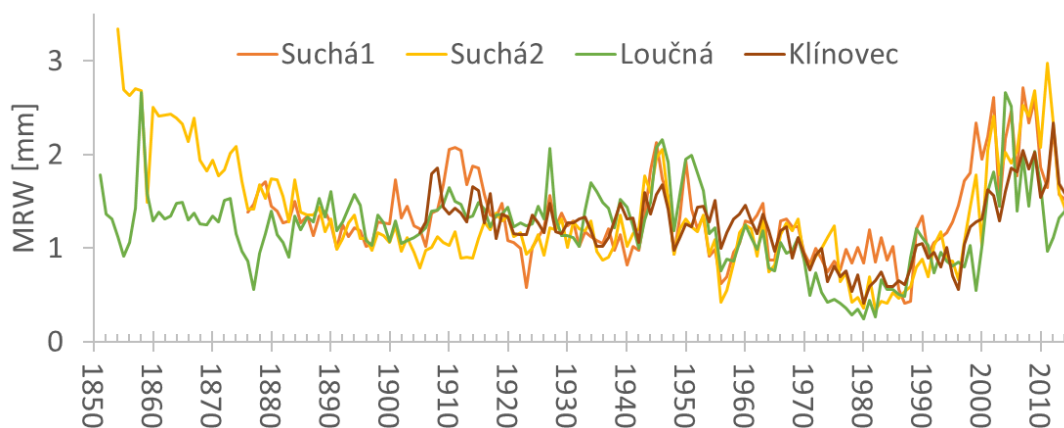
Tab. 3: Významné pozitivní (+) a negativní (-) roky (pointer years) jednotlivých parametrů

MRW	+	1943	1945	1959	1988	1989	1990	1998	1999	2002
	-	1948	1956	1978						
Nmm	+	1943	1988	1990	2001					
	-	1948	1956	1978	1980	1996				
LA	+									
	-									
CWT	+									
	-									

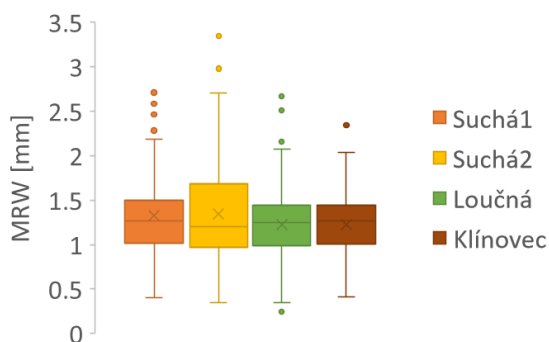
Nejvyšší průměrná tloušťka ročních přírůstků dřeva byla na lokalitě Suchá 2 a to 1,33 mm. Naopak nejnižší průměrné přírůsty byly naměřeny na ploše nacházející se přímo na vrcholu Klínovce, a tedy nejvyšší nadmořské výšce, zároveň se jedná o lokalitu s nejmladšími stromy. Průměrná tloušťka letokruhu byla 1,22 mm. Nejstarší datovaný letokruh pochází z roku 1834 a nejstarší letokruh použitý k měření anatomických charakteristik je z roku 1839 a je ze stromu rostoucího na ploše Suchá 1. Nejvyššího průměrného stáří dosahovali zkoumaní jedinci na ploše Loučná, a to 171 let, naopak nejnižšího stáří dosahovali jedinci na ploše poblíž vrcholu Klínovce, a to 113 let, kde se zároveň nacházel nejmladší datovaný jedinec o stáří 103 let.

5.1.1. Chronologie absolutních dat

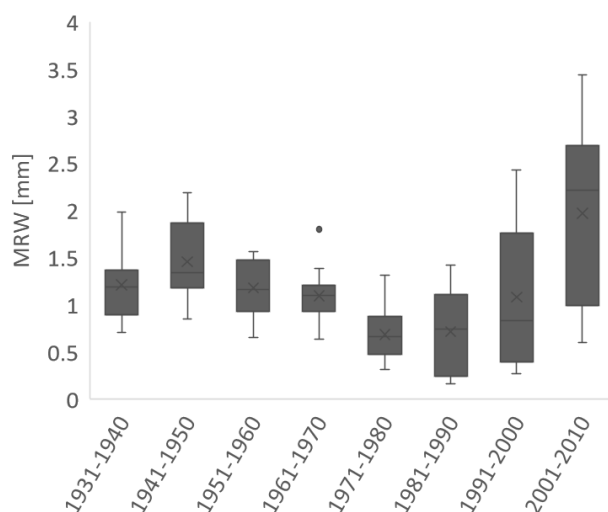
Na všech vzorkovaných plochách byla naměřena lokální minima MRW v letech 1948 a 1956, jak můžeme vidět na obr. 23. Dále je patrný pokles MRW od druhé poloviny šedesátých let 20. století. Následně hodnoty strmě stoupají od konce 80. let. Tento vzestup je na všech plochách kromě plochy Suchá 2 přerušen lokálním minimem z roku 1996. Dle krabicového diagramu na obr. 24 se navíc odlišuje plocha Suchá 2, která má zároveň největší rozptyl hodnot. Na obr. 25 si můžeme povšimnout zvýšené variability mezi plochami od 80. let. Negativní významné roky byly zaznamenány v letech 1948, 1956 a 1978, pozitivní významné roky pak v letech 1943, 1945, 1959, 1988, 1989, 1990, 1998, 1999 a 2002.



Obr. 23: Průběh průměrných letokruhových chronologií (MRW) pro jednotlivé plochy (Lexa a kol. 2018)

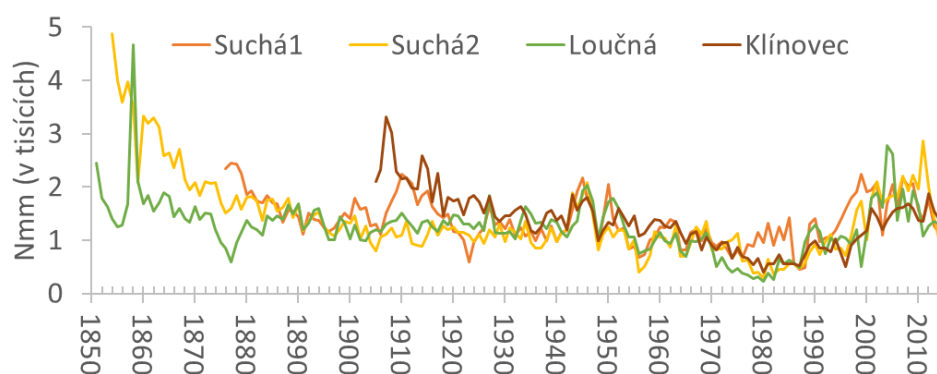


Obr. 24: Krabicové grafy přírůstu pro jednotlivé chronologie (Lexa a kol. 2018)

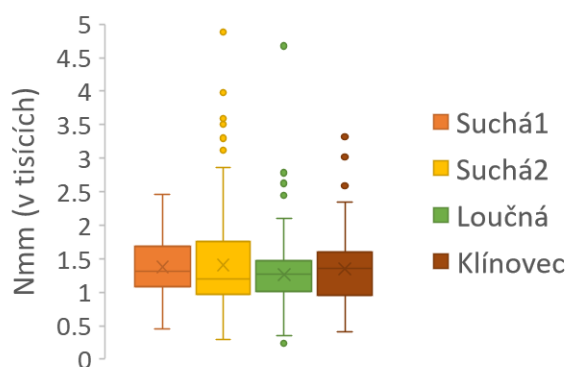


Obr. 25: Variabilita šířek letokruhů (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1930–2010 (Lexa a kol. 2018)

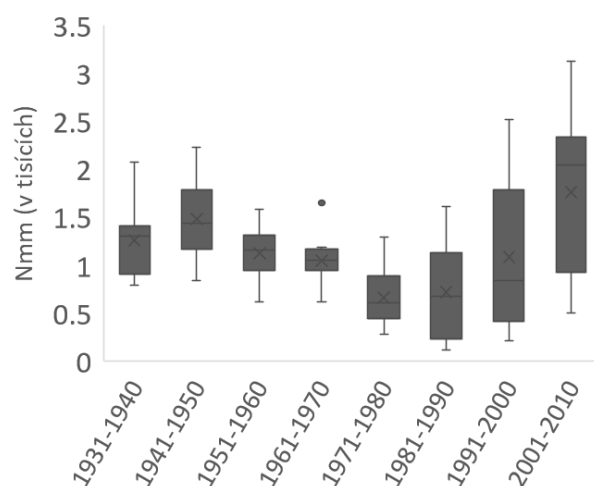
Průběh chronologií počtu buněk v radiálním směru je velmi podobný průběhu letokruhových chronologií (obr. 26). Nejvyšší variabilita Nmm byla zaznamenána u plochy Suchá 2 (Obr. 27). V časových řadách Nmm je možné pozorovat pokles hodnot v 70. a 80. letech a jejich prudký nárůst v 90. letech. Rovněž lze pozorovat zvýšenou variabilitu v posledních třech dekadách (obr. 28). Negativní významné roky však byly zaznamenány ve více případech než u prostých šířek letokruhů. Jedná se o roky 1948, 1956, 1978, 1980 a 1996. Pozitivní významné roky byly zaznamenány naopak v menším počtu případů, konkrétně v letech 1943, 1988, 1989, 1990 a 2001.



Obr. 26: Průběh průměrných chronologií počtu tracheid v radiálním směru (Nmm) pro jednotlivé plochy (Lexa a kol. 2018)

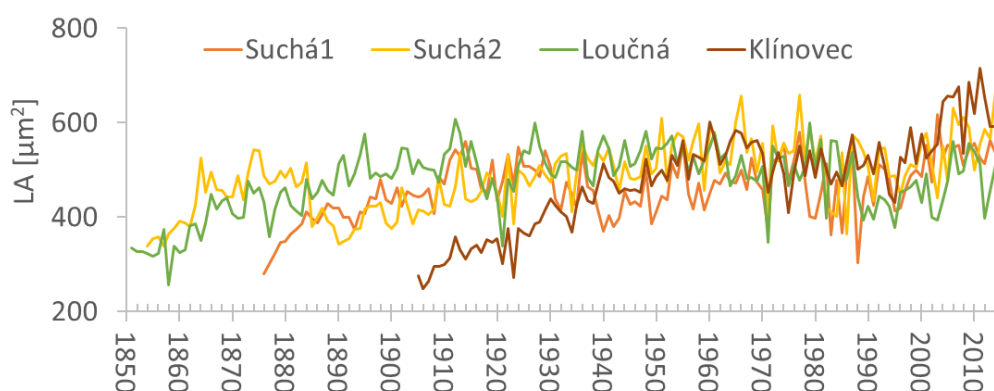


Obr. 27: krabicové grafy počtů tracheid (v tisících) pro jednotlivé chronologie (Lexa a kol. 2018)

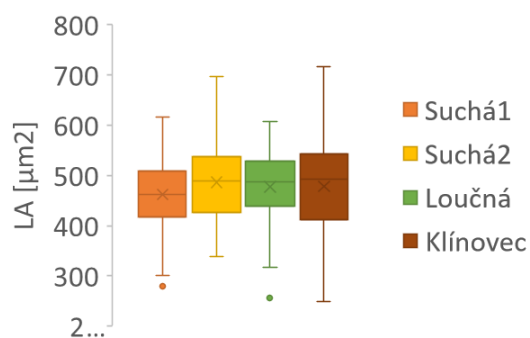


Obr. 28: Variabilita počtů tracheid (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1930–2010 (Lexa a kol. 2018)

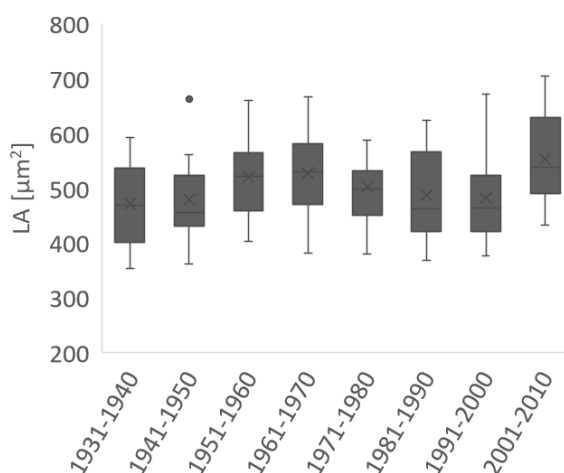
Chronologie plochy lumenů vykazují na všech zkoumaných plochách spolu se stoupajícím věkem stromů vzestupný trend, to znamená, že plocha lumenů se s věkem stromu zvyšuje, což můžeme vidět na obr. 29, který popisuje průběh chronologií. Nejnižší průměrná LA byla naměřena na ploše Suchá 1 (obr. 30). Zejména na ploše poblíž vrcholu Klínovce je patrný vzestup hodnot od konce 90. let. V řadách je patrný graduální vzestup hodnot během několika prvních dekád, jejich mírný pokles v 70. letech a poté výrazný vzestup v poslední dekádě (obr. 31). V časových řadách LA nebyly identifikovány žádné významné roky.



Obr. 29: Průběh průměrných chronologií plochy lumenů pro jednotlivé plochy (Lexa a kol. 2018)

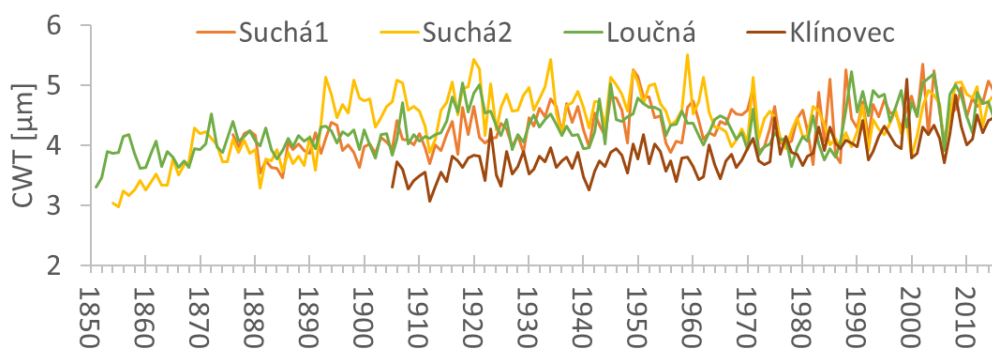


Obr. 30: Krabicové grafy plochy lumenů pro jednotlivé chronologie (Lexa a kol. 2018)

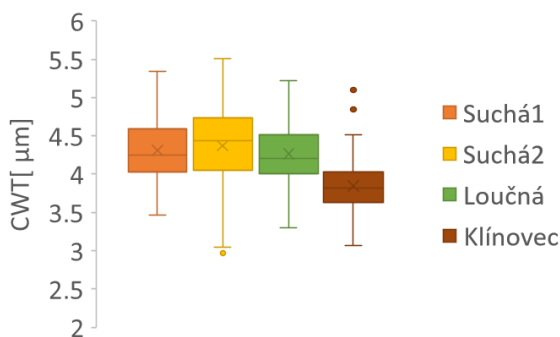


Obr. 31: Variabilita plochy lumenů (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1930–2010 (Lexa a kol. 2018)

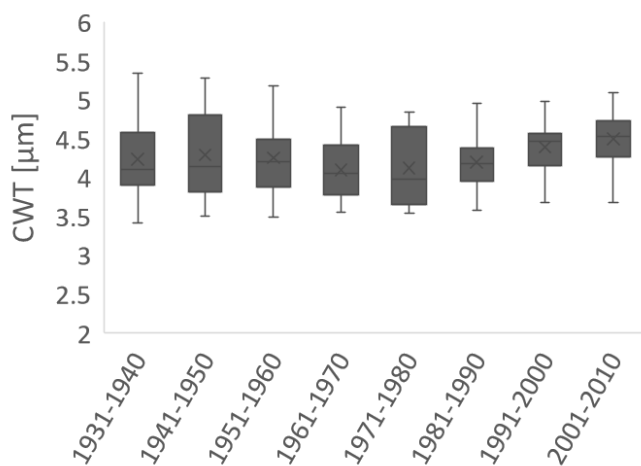
Podobně jako LA také CWT vykazuje na všech plochách vzestupný trend se stoupajícím věkem. Imisní zátěž se v časových řadách CWT projevila pouze mírným poklesem v 70. letech (obr. 32). Z obr. 33 je vidět značný rozdíl v tloušťkách buněčných stěn mezi plochami. Svým průměrem i variabilitou se nejvíce odlišuje plocha Klínovec. Na obr. 34 je zjevné snížení průměrných hodnot CWT, avšak i zvýšení variability mezi jednotlivými sériemi v 70. letech. Zajímavý je vzestup hodnot v poslední hodnocené dekádě (obr. 34). V časových řadách nebyly odhaleny žádné významné roky.



Obr. 32: Průběh průměrných chronologií tloušťky buněčné stěny pro jednotlivé plochy



Obr. 33: Krabicové grafy plochy tloušťky buněčné stěny pro jednotlivé chronologie (Lexa a kol. 2018)

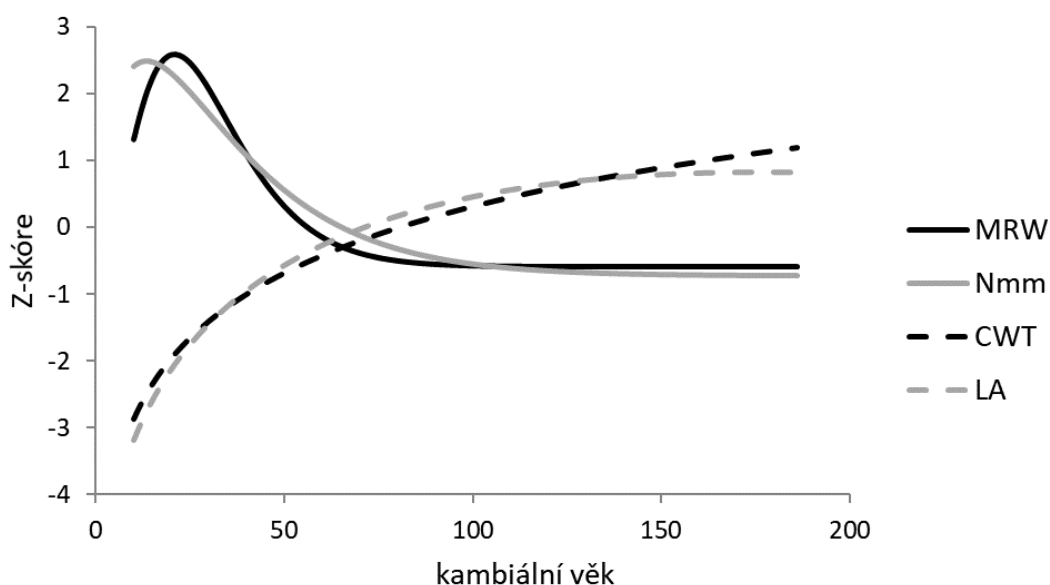


Obr. 34: Variabilita tloušťky buněčné stěny (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1930–2010 (Lexa a kol. 2018)

5.1.2. Věkový trend

U zkoumaných parametrů byly zaznamenány dva typy věkového trendu (obr. 35).

U parametrů MRW a Nmm se jedná o klesající trend, který nejlépe aproximuje Hegershoffova funkce. Naproti tomu MCA a CWTrad s věkem stoupají a tento trend nejlépe popisuje Chapman-Richardsova funkce. Věkový trend je možné odstranit pomocí těchto funkcí, nebo pomocí funkce spline.



Obr. 35: Porovnání průběhu věkového trendu pro jednotlivé parametry (Lexa a kol. 2018)

5.1.3. Porovnání období bez imisního zatížení s obdobím s imisní zátěží

Oproti porovnání průměrů absolutních měřených hodnot ukazuje porovnání průměrů standardizovaných hodnot během období nejvyššího imisního zatížení pokles hodnot téměř u všech sledovaných parametrů, a to na všech lokalitách (tab. 4). Výjimkou je pouze tloušťka buněčné stěny pro jarní a letní dřevo. K jejímu poklesu však došlo, pokud se podíváme na letokruhové průměry. V poststresovém období je u parametrů MRW a Nmm patrný vysoký nárůst hodnot po období imisí, a to dokonce nad hodnoty před imisním zatížením.

Tab. 4: Průměrné standardizované hodnoty MRW, LA, Nmm a CWT pro jednotlivé plochy před obdobím nejvyššího imisního zatížení, během něj a po něm a jejich procentuální změna vzhledem k období před nejvyšším imisním zatížením (Lexa et al. 2018)

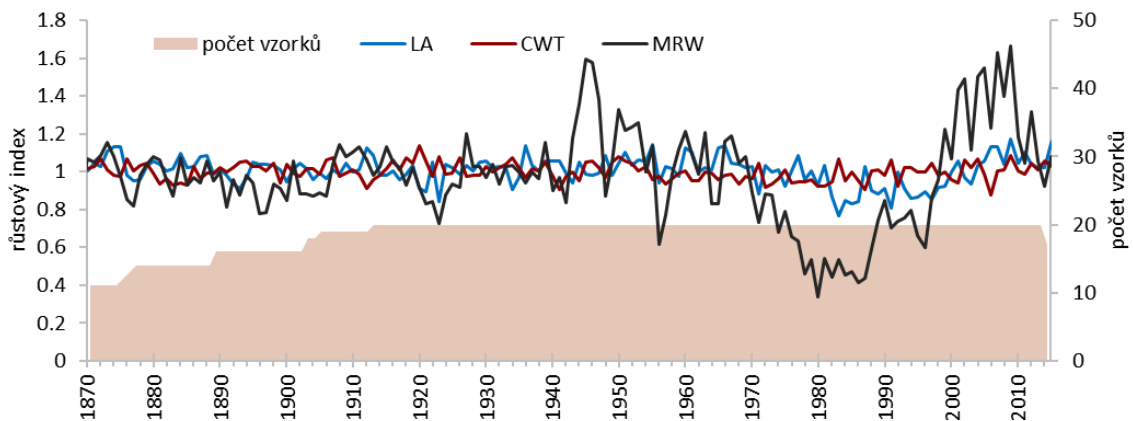
	Klínovec			Loučná			Suchá1			Suchá2		
	1931-1960	1971-1990	2000-2015	1931-1960	1971-1990	2000-2015	1931-1960	1971-1990	2000-2015	1931-1960	1971-1990	2000-2015
LAEW	1.06	0.95	1.12	1.08	0.79	1.15	1.02	0.96	1.10	1.07	0.86	1.13
LAEW [%]	100.00	89.77	106.12	100.00	73.05	106.00	100.00	93.96	107.71	100.00	80.40	105.10
LALW	1.03	0.97	1.09	1.06	0.94	1.07	1.06	0.91	1.06	1.06	0.91	1.06
LALW [%]	100.00	94.27	105.33	100.00	88.23	101.13	100.00	85.68	99.99	100.00	85.68	99.99
LAring	1.03	0.97	1.08	1.05	0.93	1.10	1.03	1.01	1.08	1.04	0.98	1.03
LAring [%]	100.00	94.00	105.19	100.00	88.03	104.31	100.00	98.77	105.14	100.00	94.51	98.69
CWTEW	0.99	1.01	1.03	0.98	1.02	1.05	1.05	1.03	1.06	1.01	1.00	1.01
CWTEW [%]	100.00	102.27	103.96	100.00	104.46	107.43	100.00	98.38	101.03	100.00	98.37	99.44
CWTLW	1.01	1.00	1.03	1.01	0.97	1.01	1.05	1.05	0.98	1.03	1.01	0.99
CWTLW [%]	100.00	99.04	102.10	100.00	96.02	100.19	100.00	100.38	93.39	100.00	98.33	96.10
CWTring	1.01	1.00	1.03	1.02	1.00	1.04	1.05	1.04	1.01	1.03	0.96	1.03
CWTring [%]	100.00	99.34	102.02	100.00	98.74	101.94	100.00	98.56	96.44	100.00	93.42	99.57
MRW	1.07	0.70	1.18	1.12	0.58	1.23	1.07	0.71	1.22	1.12	0.64	1.21
MRW [%]	100.00	65.65	110.70	100.00	51.63	109.28	100.00	66.28	114.26	100.00	56.97	107.97
Nmm	1.05	0.74	1.20	1.14	0.59	1.23	1.03	0.81	1.09	1.14	0.61	1.18
Nmm [%]	100.00	69.95	113.59	100.00	51.68	107.56	100.00	78.17	105.40	100.00	52.99	103.55

5.1.4. Statistické rozdíly mezi plochami

Pro celé období růstu se od sebe liší pouze lokality Suchá 1 a Suchá 2 ($\alpha = 0,05$) pro parametr CWTEW. Pro období před imisní zátěží (1931 – 1960) existují statisticky významné rozdíly ($\alpha = 0,05$) pro parametr CWTEW, kdy se lokalita Suchá 1 odlišuje od lokalit Loučná a Klínovec a pro parametr CWTring, kdy se lokalita Suchá 1 odlišuje od lokality Klínovec. V období imisní zátěže (1971–1990) se pro parametr CWT LW odlišují ($\alpha = 0,05$) lokality Loučná a Klínovec od lokality Suchá 1, pro parametr CWTring lokality Suchá1 a Suchá2 a pro parametr Nmm se odlišují lokality Suchá1 a Loučná. Lokalitou, která se nejvíce odlišuje od ostatních je tedy Suchá 1 s JV orientací svahu.

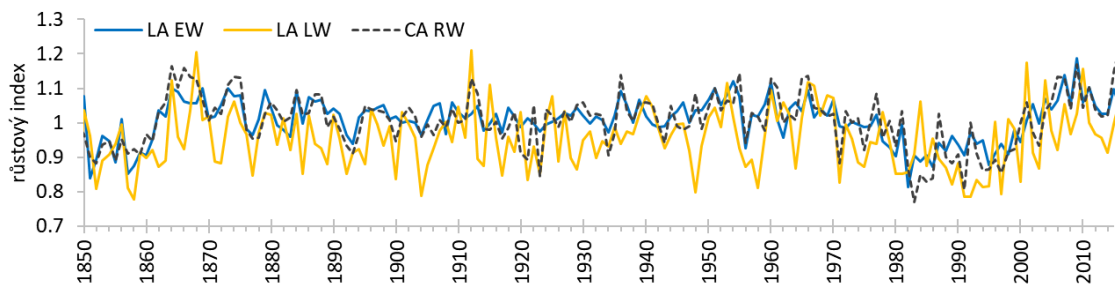
5.2. Chronologie parametrů pro všechny lokality

Nejsilnější reakce na stres z imisní zátěže v 80. letech 20. století je na první pohled patrná u MRW, kde můžeme od konce šedesátých let pozorovat rapidní pokles hodnot a také zvýšenou variabilitu (obr. 36). Anatomické parametry LA a CWT vykazují nesrovnatelně menší reakci na tento stres. Mírný pokles je patrný pouze u LA.



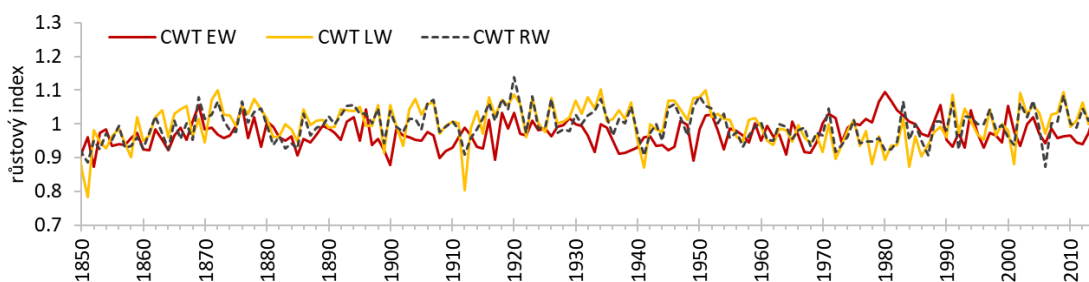
Obr. 36: Srovnání chronologií parametrů pro celý letokruh (Lexa a kol. 2021)

Průběh chronologií LA jarního a letního dřeva je velmi podobný, avšak chronologie LA letního dřeva vykazuje vyšší variabilitu (obr. 37). Zatímco sensitivita pro jarní dřevo je 4,1 %, pro letní dřevo je to 9,4 %. Při samostatném znázornění chronologií LA je patrný pokles hodnot ve stresovém období.

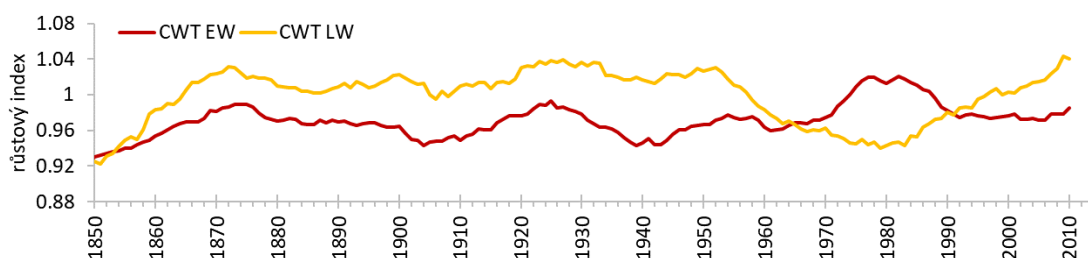


Obr. 37: Srovnání chronologií plochy lumene pro jarní dřevo, letní dřevo a celý letokruh

Chronologie CWT vykazují podobnou rozkolísanost, liší se však svým průběhem. Ačkoli není patrný žádný pokles CWT ve stresovém období, chronologie CWT pro EW ve svém průběhu prakticky nikdy mimo stresovou periodu nepřekročuje chronologii CWT pro LW (obr. 38). Pro lepší znázornění jsou na obr. 39 byl vypočítán patnáctiletý klouzavý průměr obou chronologií. Zde můžeme lépe vidět překřížení průběhu chronologií CWT pro jarní a letní dřevo od poloviny šedesátých let zhruba do počátku let devadesátých.

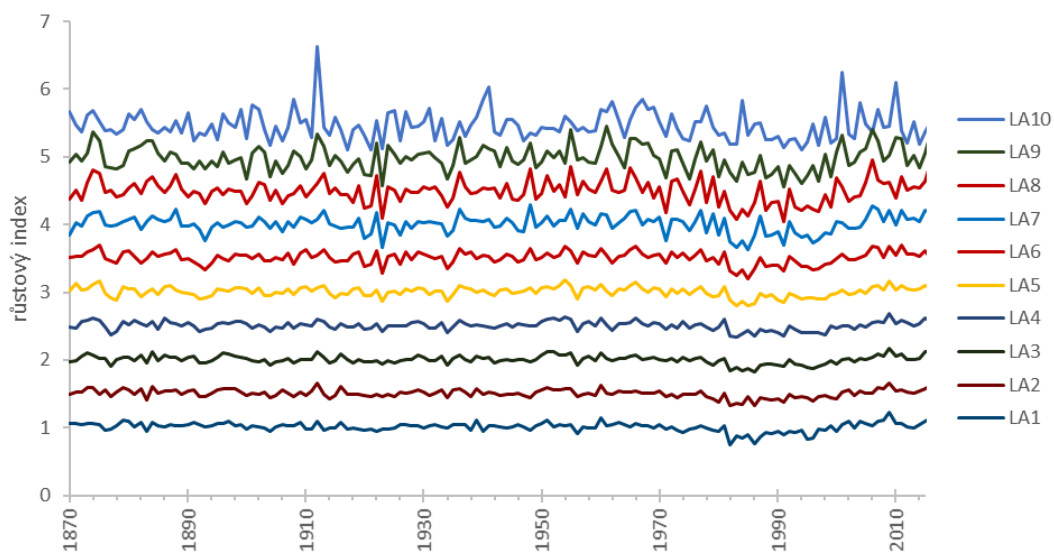


Obr. 38: Srovnání chronologií tloušťky buněčné stěny pro jarní dřevo, letní dřevo a celý letokruh



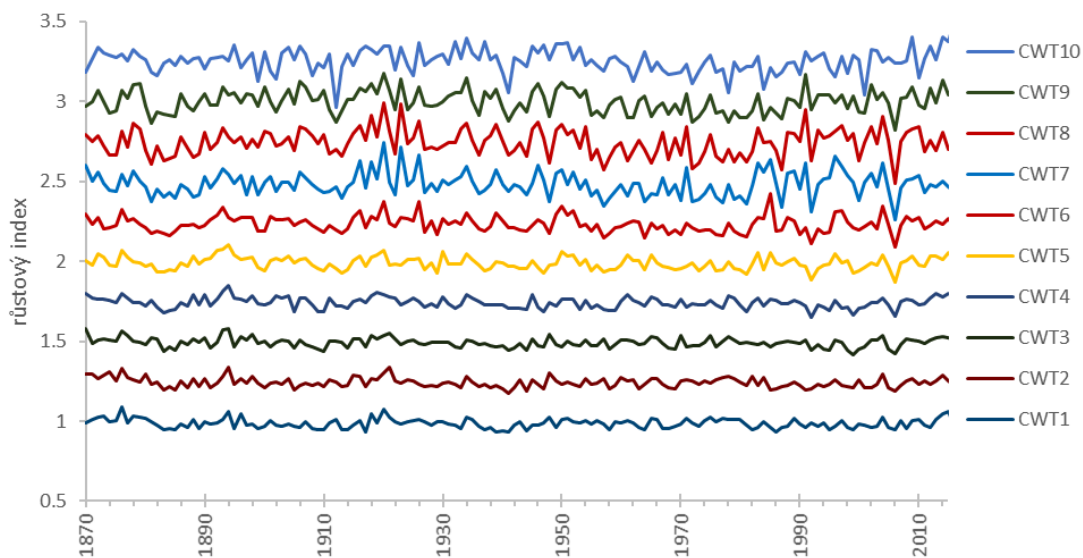
Obr. 39: Patnáctiletý klouzavý průměr hodnot tloušťky buněčné stěny pro jarní a letní dřevo

Chronologie LA pro jednotlivé sektory znázorňuje obr. 40. Růstový index je pro každou následující chronologii odsazen o hodnotu 0,5. Je patrné, že jejich rozkolísanost se postupně zvětšuje. První sektor odpovídající začátku růstu dřeva (LA1) má parametr sensitivity 4,8 % zatímco poslední (LA10) 24,0 %. U posledních sektorů je také nejvíce patrný pokles hodnot během stresového období.



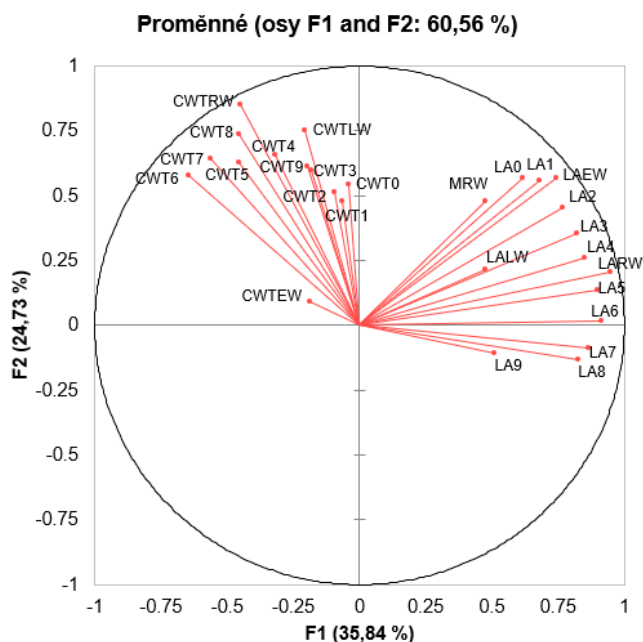
Obr. 40: Chronologie průměrné plochy lumene pro jednotlivé sektory

Zato u CWT (obr. 41) není nárůst sensitivity od prvních po poslední sektory tak velký a je skokovější. První sektor (CWT1) má parametr sensitivity 2,8 % a sektor s nejvyšší hodnotou parametru sensitivity (CWT8) 9,2 %. Tato hodnota prudce roste mezi šestým (CWT6) a sedmým (CWT7) sektorem z 4,7 % na 8,3 %. U posledních sektorů je mírně patrný pokles hodnot růstového indexu během stresové periody. Růstový index je pro každou následující chronologii odsazen o hodnotu 0,25 protože chronologie sektorů CWT jsou na rozdíl od LA přibližně o polovinu méně rozkolísané.



Obr. 41: Chronologie průměrné tloušťky buněčné stěny pro jednotlivé sektory

Výsledky PCA ukazují, že v případě LA vykazují vysokou podobnost navzájem sousedící sektory (obr. 42). Co se CWT týče, jsou vektory sektorů seřazeny více náhodně, na rozdíl od LA je vyšší podobnost i mezi vzdálenějšími sektory. Parametr MRW dobře koreluje s prvními sektory LA. První čtyři komponenty PCA analýzy vysvětlují 81,2 % variability dat. První komponenta vysvětluje 35,8 %, druhá 24,7 %, třetí 12,1 % a čtvrtá 8,5 %.



Obr. 42: Vztah mezi proměnnými

5.2.1. Vzájemné korelace jednotlivých chronologií

Na obr. 43 můžeme vidět vzájemnou korelaci jednotlivých parametrů. Tloušťka letokruhu silně pozitivně koreluje se všemi ostatními parametry, kromě tloušťky buněčné stěny v jarním dřevě, s tou koreluje naopak negativně. Tloušťka buněčné stěny v jarním dřevě negativně koreluje s plochou lumene v jarním dřevě. Plocha lumenů tracheid v jarním dřevě kromě tohoto parametru rovněž koreluje pozitivně se všemi ostatními parametry. Logické je i to, že průměrná hodnota tloušťky buněčných stěn pro letokruh negativně koreluje s průměrnou hodnotou plochy lumene pro letokruh.

parametry	MRW	CWT RW	CWT LW	CWT EW	LA RW	LA LW
LA EW	0.67	0.19	0.34	-0.20	0.79	0.42
LA LW	0.43		-0.26		0.47	
LA RW	0.50	-0.27				
CWT EW	-0.28					
CWT LW	0.37	0.82				
CWT RW	0.25					

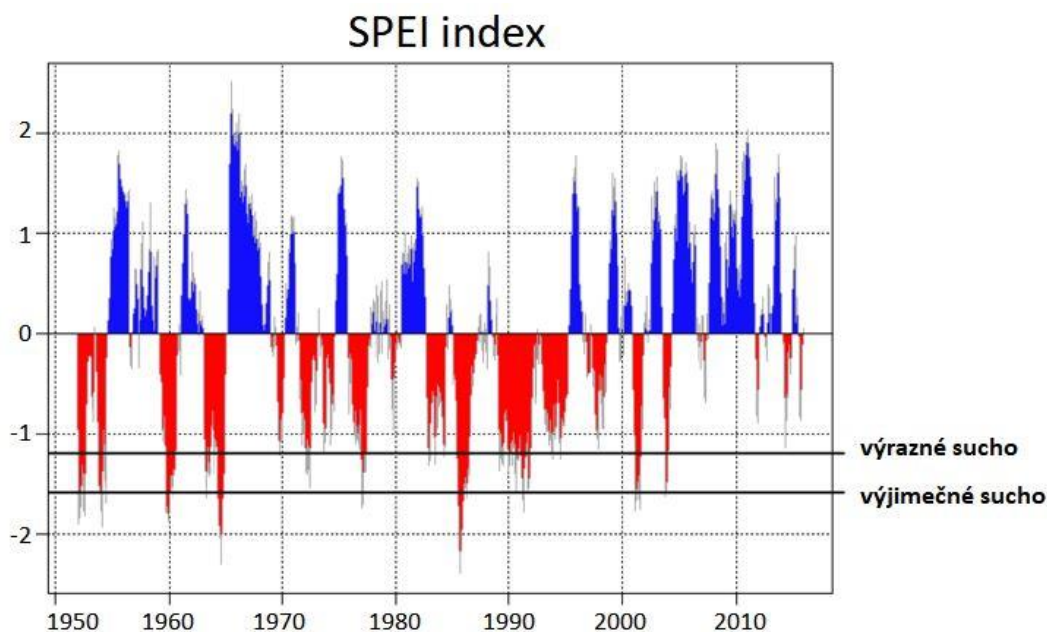
pozitivní ($\alpha = 0,05$)		negativní ($\alpha = 0,05$)	
pozitivní ($\alpha = 0,01$)		negativní ($\alpha = 0,01$)	
pozitivní ($\alpha = 0,001$)		negativní ($\alpha = 0,001$)	

Obr. 43: Vzájemná korelace anatomických parametrů pro jarní a letní dřevo a celý letokruh a tloušťky přírůstků pro období 1891 – 2015

5.3. Vztah klimatu a imisí k anatomické stavbě dřeva

5.3.1. SPEI index

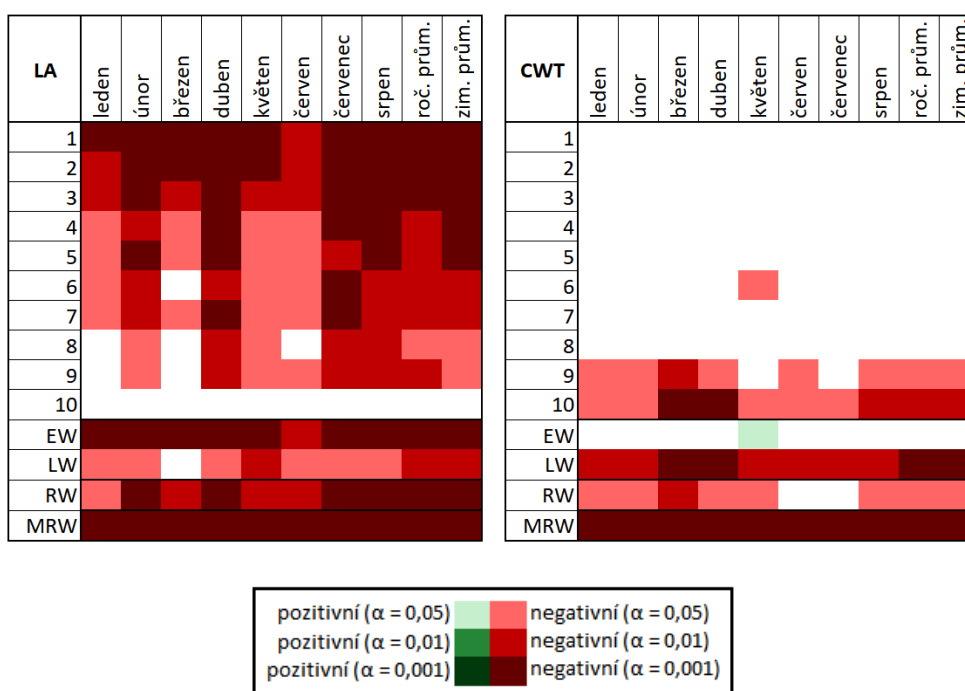
Dvanáctiměsíční SPEI index ukazuje, že po roce 2000 se sucho v okolí Klínovce téměř nevyskytovalo. Výjimečné sucho se vyskytovalo v letech 1960, 1964 a 1986. Zkoumané parametry nevykazovaly odezvu k měsíčním, tříměsíčním ani dvanáctiměsíčním hodnotám SPEI indexu.



Obr. 44: 12-měsíční SPEI index

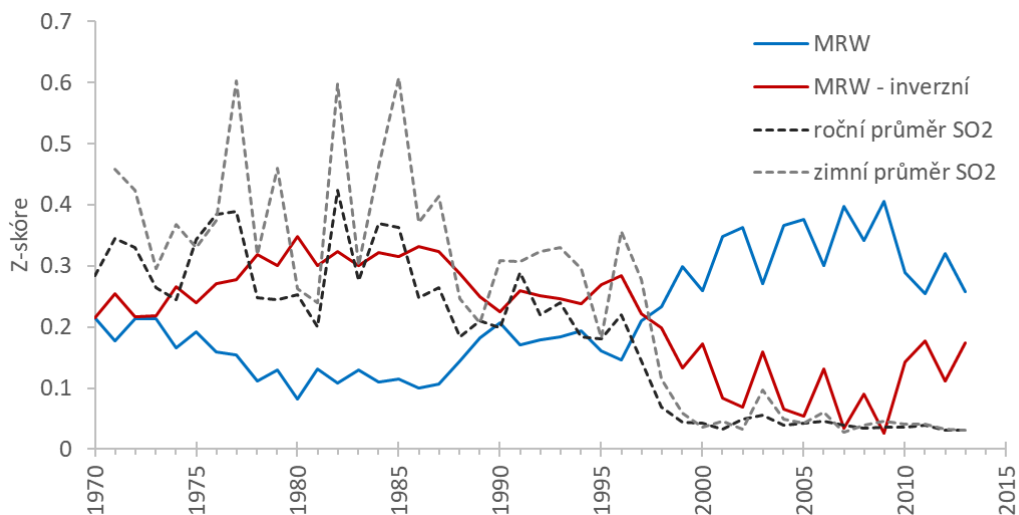
5.3.2. Korelace parametrů s SO₂

Na obr. 44 můžeme vidět korelace všech chronologií s koncentracemi SO₂ v jednotlivých měsících pro období 1970–2015. Pro srovnání je u obou parametrů uvedena i chronologie MRW, která dobře koreluje se všemi měsíci i ročním a zimním průměrem těchto koncentrací. Můžeme vidět, že chronologie LA dobře korelují nejlépe v prvních sektorech, což se projevuje i v chronologii EW a RW, poté korelace postupně slábne a v posledním sektoru již nekoreluje. U korelací s chronologiemi parametru CWT je tomu přesně naopak, nejlépe koreluje poslední sektor, což se projevuje i v chronologii LW.



Obr. 45: Korelace parametrů s koncentrací SO₂ ze stanic Blatno/Měděnec pro období 1970-2015 (Lexa a kol. 2021)

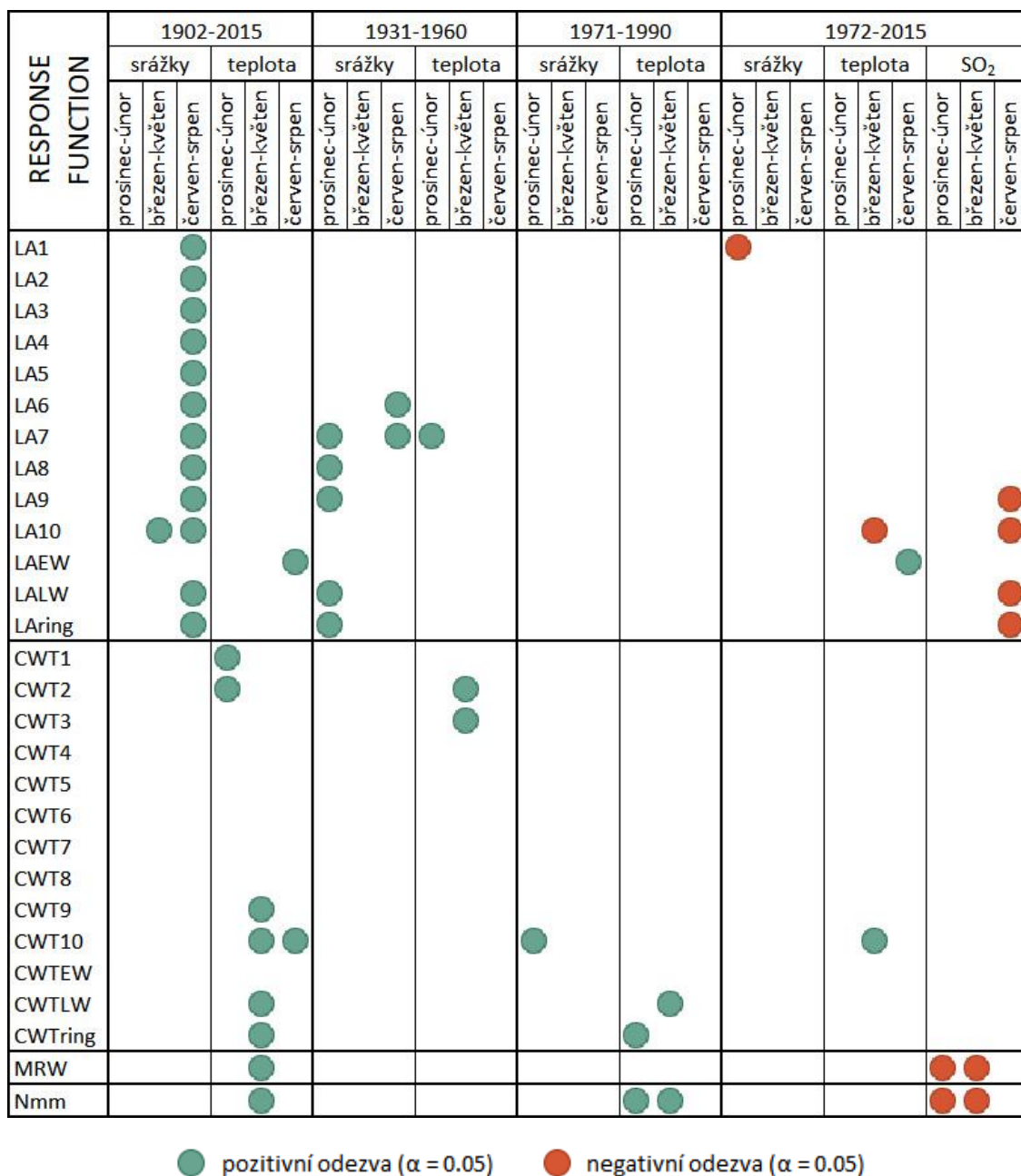
Pro ilustraci je na obr. 46 zobrazen graf inverzní funkce k MRW spolu s koncentracemi SO₂. Je vidět, že průběh této funkce poměrně přesně kopíruje průběh koncentrací těchto imisí.



Obr. 46: Zobrazení průběhu tloušťky letokruhů v závislosti na koncentracích SO₂

5.3.3. Odezva parametrů na klima a SO₂

V období, pro které máme údaje o srážkách (1902-2015), měla LA pozitivní odezvu na letní srážky téměř ve všech sektorech, což se projevilo i v letním dřevě a letokruhovém průměru (obr. 47). Pozitivní odezvu na jarní teploty měly také MRW a Nmm. CWT mělo pozitivní odezvu na teplotu, zejména podzimní sektory na jarní teploty. V omezené míře se tyto vztahy projevují také v období před imisním zatížením (1931-1960), avšak v období imisního zatížení se téměř neprojevují, kromě pozitivní odezvy CWT LW na jarní teploty a pozitivní odezvy Nmm na teplotu. V období, kdy máme data pro SO₂, je patrná negativní odezva posledních sektorů LA na jeho letní koncentrace v ovzduší. Zimní a jarní koncentrace SO₂ mají vliv na tloušťku letokruhu a počet buněk.

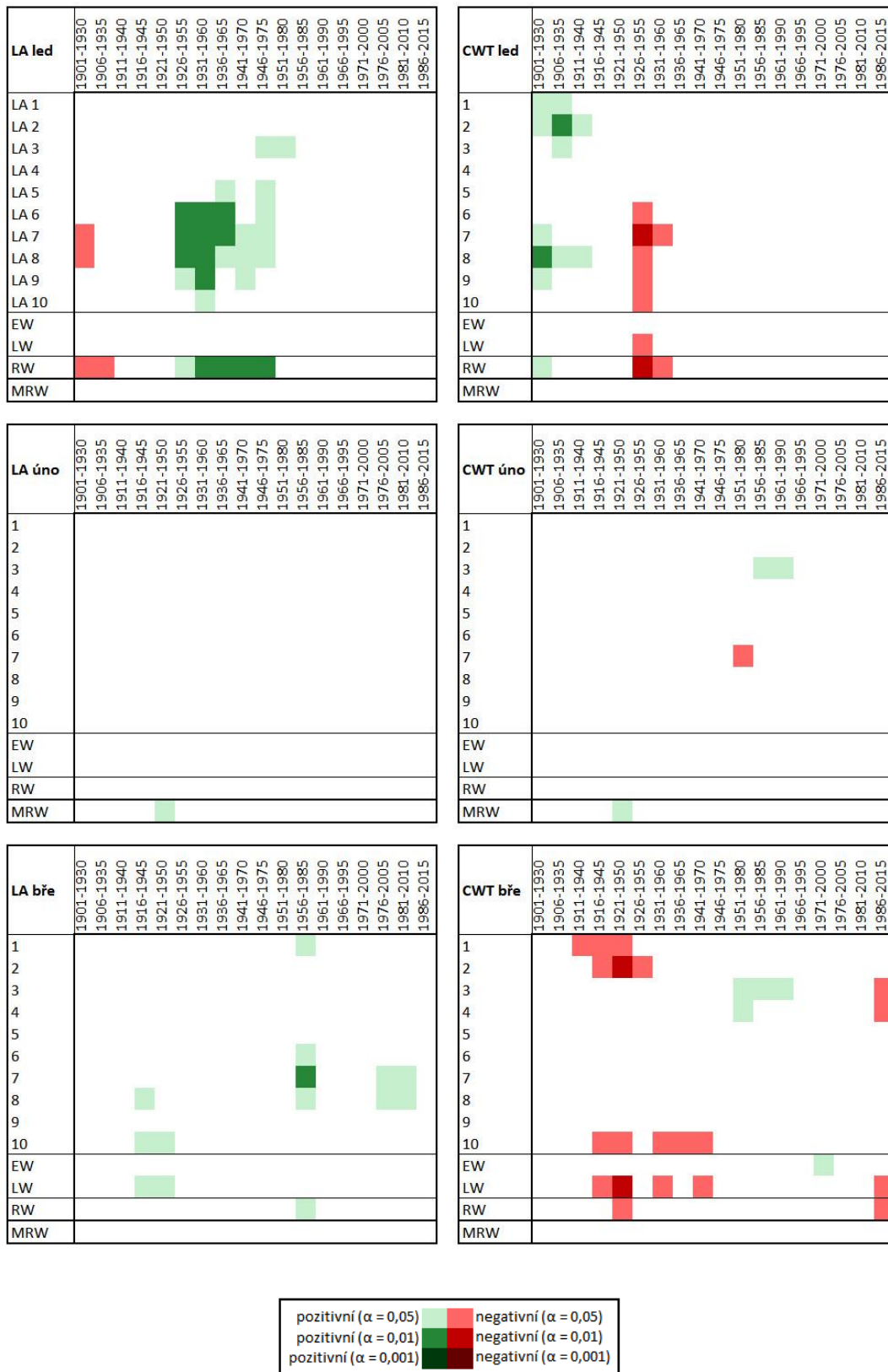


Obr. 47: Odezva anatomických parametrů na teplotu a srážky pro nejdelší možné období srážkových dat, pro období před imisemi a imisní období a jejich odezva na teplotu, srážky a koncentrace SO₂ pro nejdelší možné období dat SO₂

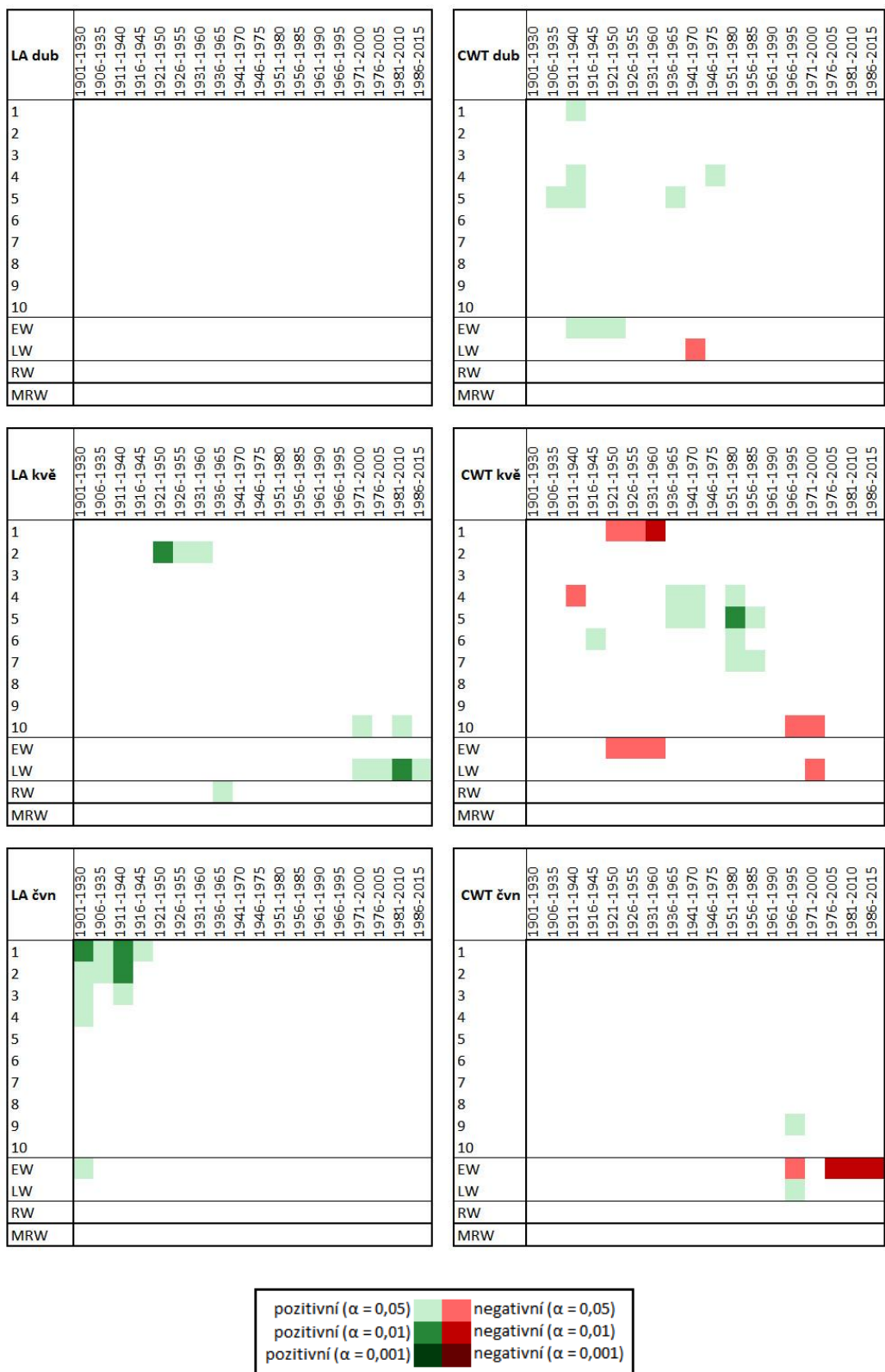
5.3.4. Klouzavá korelace a klouzavá response funkce se srážkami

Odezva (response function) LA na srážky je v příloze č. 3 a odezva CWT na srážky je v příloze č. 4. V těchto přílohách je také vzájemné porovnání jednotlivých ploch. Klouzavou korelaci s průměrnými chronologiemi parametrů ze všech lokalit

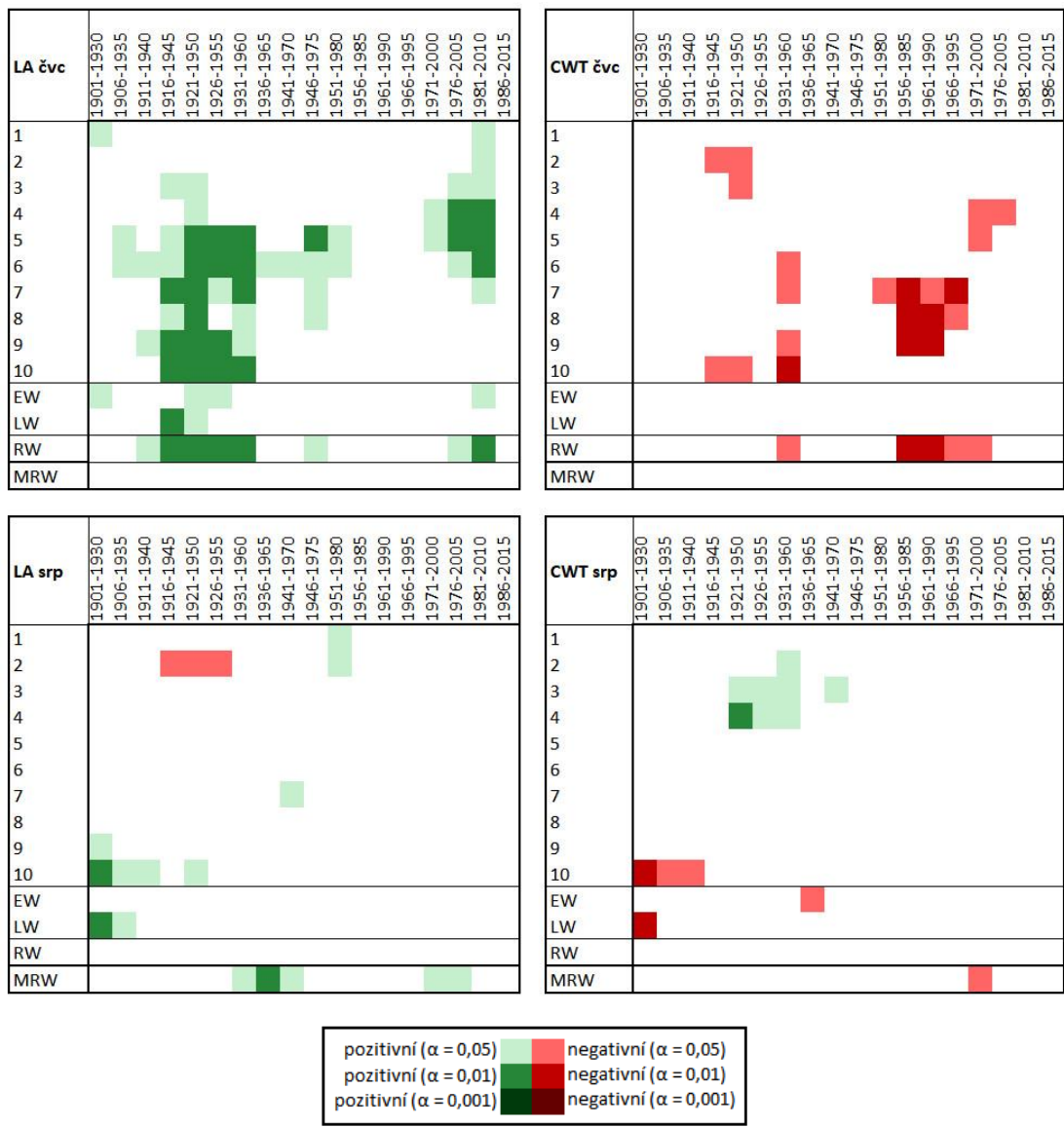
můžeme vidět na obr. 48 - 50. V horním řádku jsou uvedena korelační okna. V levém horním rohu matice je uveden korelovaný parametr a daný měsíc. Silná negativní korelace během stresového období se objevila v několika posledních sektorech CWT pro LW během července a pozitivní korelace během stejného měsíce s LA ve druhé polovině letokruhu (obr. 50). Při pohledu na výsledky response funkce a porovnání ploch je patrné, že k silné negativní odezvě CWT na červnové srážky přispívá hlavně plocha Suchá 1, u ostatních je vliv mnohem slabší, nejvíce se pak liší plocha Loučná. Druhá zmíněná korelace je přerušena obdobím znečištění, což se však neprojevuje u odezvy (response funkce) u lokality Suchá1. Nejodlišnější je v této odezvě opět plocha Loučná. Zajímavá je také odezva LA na ploše Suchá2 v rozmezí oken [1926-1955] – [1951-1980], která se na ostatních plochách nevyskytuje.



Obr. 48: Klouzavá korelace chronologií s množstvím srážek (CRU) pro období 1891-2015 pro měsíce leden, únor, březen



Obr. 49: Klouzavá korelace chronologií s množstvím srážek (CRU) pro období 1891-2015 pro měsíce duben, květen a červen

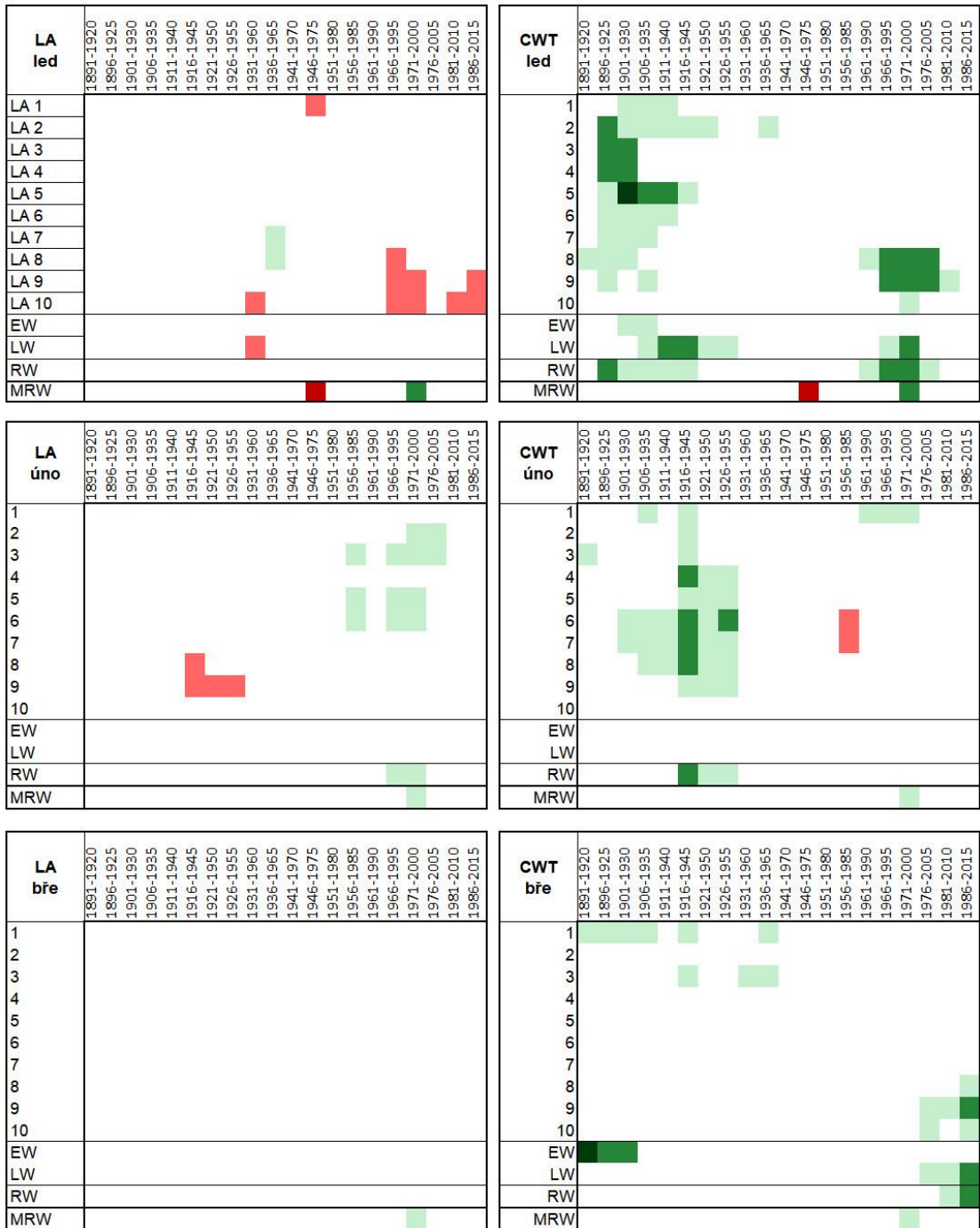


Obr. 50: Klouzavá korelace chronologií s množstvím srážek (CRU) pro období 1891-2015 pro měsíce červenec a srpen

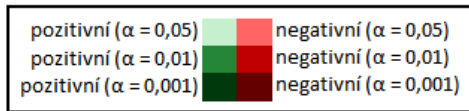
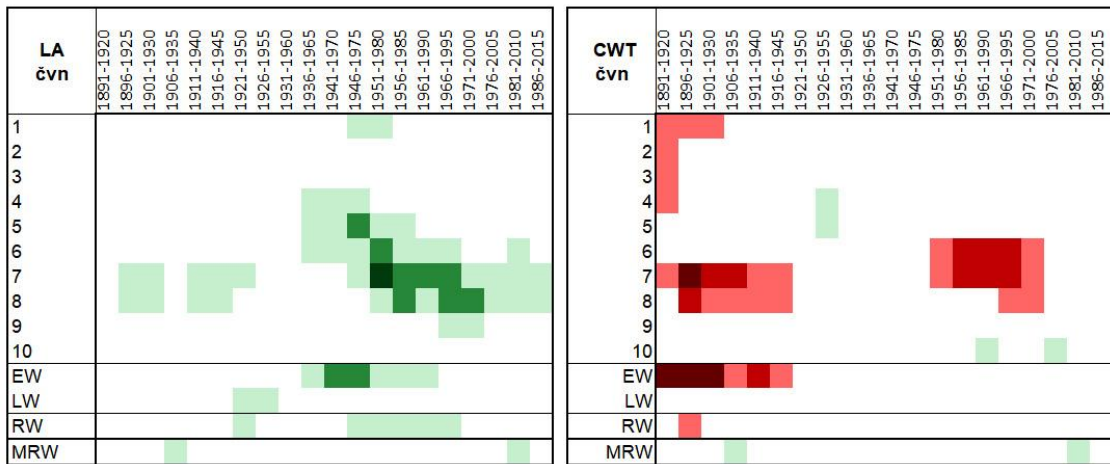
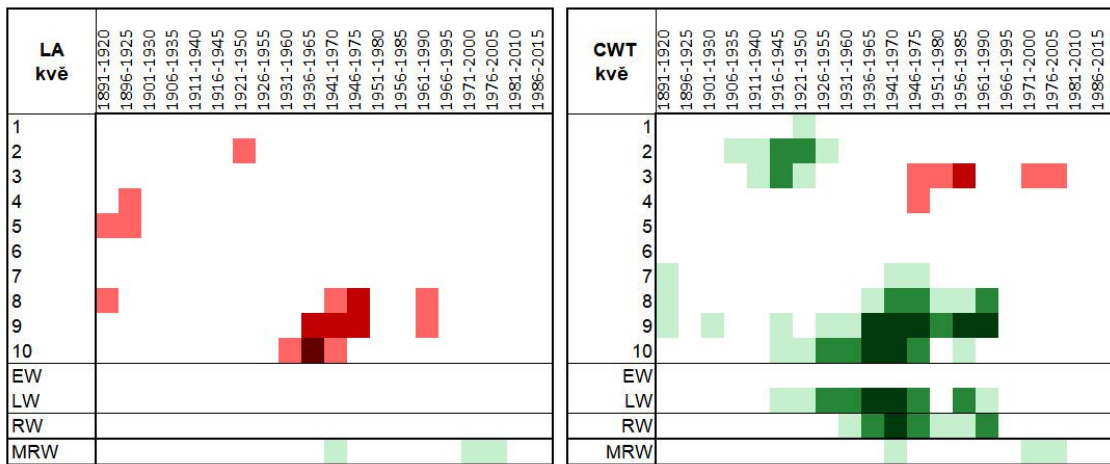
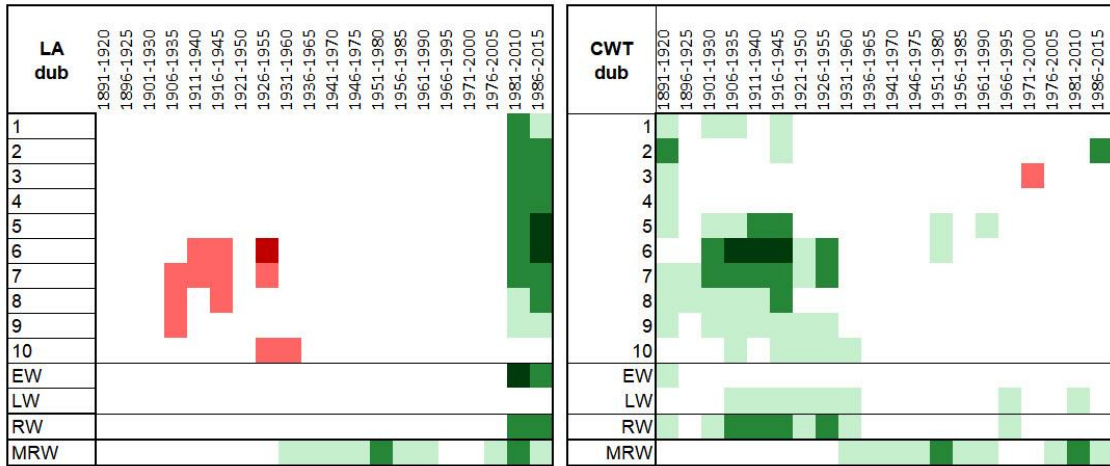
5.3.5. Klouzavá korelace a klouzavá response funkce s teplotou

Klouzavou korelaci teploty s chronologiemi parametrů ukazují obr. 51-53. V horním řádku jsou uvedena korelační okna. V levém horním rohu matice je uveden korelovaný parametr a daný měsíc. Pro srovnání je ve všech korelačních maticích uvedena i korelace s MRW. Klouzavé odezvy (response function) LA a CWT na teplotu jsou uvedeny v přílohách č. 1 a 2. Červencové teploty mají silný negativní vliv na LA. Červencová teplota negativně koreluje s druhou polovinou sektorů téměř ve všech

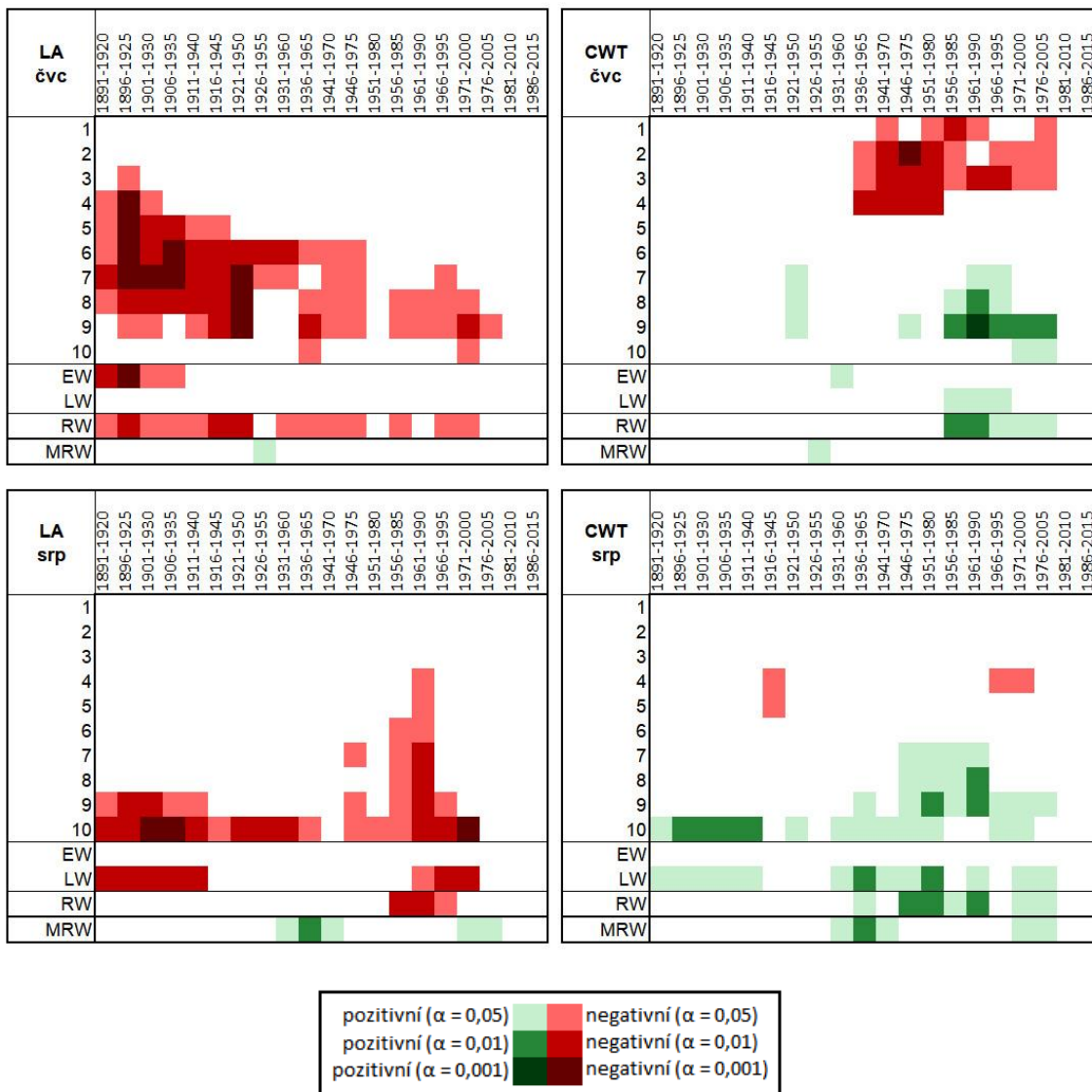
korelačních oknech, kromě období po skončení nejvyššího imisního zatížení. Tuto korelaci je možné sledovat na úrovni sektorů. Nachází se také v LW a RW, ale už ne ve všech oknech. Response funkce tento vztah potvrzují, je však patrné, že v čase slábne. Nejslabší je tento vztah na lokalitě Loučná. Ve stresovém období poměrně silně pozitivně koreluje LA ve střední části letokruhu s červnovou teplotou. Porovnání ploch pomocí response funkce však ukazuje, že tento vztah je nejsilnější na ploše Klínovec, u ostatních ploch není signifikantní. Pro poststresové období vychází pozitivní korelace mezi LA a teplotou pouze v měsíci dubnu, zato však téměř ve všech sektorech kromě posledního, což můžeme vidět jak na úrovni jarního dřeva, tak na úrovni letokruhu jako celku. Response funkce tento vztah potvrzují u všech lokalit, avšak na žádné se neprojevil do té míry, aby byl signifikantní. CWT ve druhé polovině letokruhu pozitivně koreluje s teplotou v letních měsících (červenec-srpen) ve stresovém období, v první polovině letokruhu je tato reakce naopak negativní. Druhá zmíněná korelace je dobře patrná na úrovni LW i RW, první zmíněná se však do těchto úrovní prakticky nepropsala. Response funkce tuto pozitivní korelaci potvrzují pouze v měsíci srpnu na lokalitě Suchá 1, ač je v určité míře patrná i u ostatních ploch kromě plochy Loučná. Zmíněná negativní korelace v první části letokruhu se projevila i u response function u všech ploch, signifikantní je na plochách Klínovec a Suchá2. Dále si můžeme povšimnout, že CWT u druhé poloviny sektorů korelovala s teplotou pozitivně v první polovině minulého století (nejsilněji v prostředních sektorech), v navazujícím období však tento vztah slábne a objevuje se pozitivní korelace mezi teplotou a CWT v květnu v posledních třech sektorech, přičemž nejsilnější je v 9. a 10. sektoru. Response funkce také potvrzují pozitivní vliv dubnových a květnových teplot na CWT, tento vztah však v čase slábne a u některých ploch je v posledních oknech až negativní. Korelace teplot s MRW je ve většině případů slabší než korelace s anatomickými parametry. Korelace žádného z parametrů však není stabilní po celé sledované období.



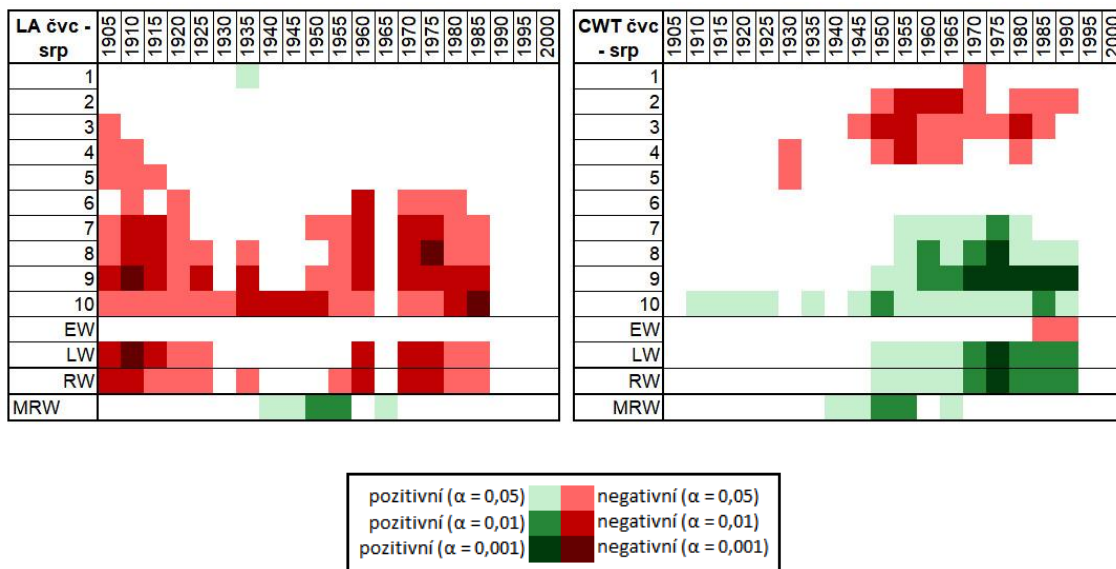
Obr. 51: Klouzavá korelace chronologií s teplotou ze stanice Fichtelberg pro období 1891-2015 pro měsíce leden, únor, březen



Obr. 52: Klouzavá korelace chronologií s teplotou ze stanice Fichtelberg pro období 1891-2015 pro měsíce duben, květen a červen



Obr. 53: Klouzavá korelace chronologií s teplotou ze stanice Fichtelberg pro období 1891-2015 pro měsíce duben, květen a červen



Obr. 54: Klouzavá korelace chronologií s letní teplotou ze stanice Fichtelberg pro období 1891-2015 pro průměrnou teplotu měsíců července a srpna

Obr. 54 ukazuje korelaci LA s červencovou a srpnovou teplotou. S červencovou teplotou korelují sektory ve střední části letokruhu, zatímco se srpnovou většinou jen ty poslední.

Diskuse

5.4. Hlavní trendy měřených parametrů

5.4.1. Šířka letokruhu a počet buněk

MRW je jako tradiční, rychle a jednoduše měřitelný parametr velmi dobrým indikátorem stresu. Je to patrné jak z průběhu průměrné chronologie tohoto parametru (obr. 23 a 36), tak z korelací s SO_2 (obr. 45). Prudký nárůst MRW po ukončení působení stresu může být dán jak efektem uvolnění (Kolář et al. 2015), tak vysokými depozicemi dusíku (Lomský et al. 2013), či zvyšováním teploty v posledních letech vlivem globálního oteplování, které prodlužuje délku růstové sezony (Linderholm 2006; Puchi et al. 2020), popřípadě kombinací těchto faktorů. Tento efekt je patrný v o něco menší míře také u anatomických parametrů. Počet buněk v letokruhu sleduje prakticky totožné trendy jako tloušťka letokruhu. Tyto dva parametry dobře aproximuje Chapman-Richardsova funkce (Zhao-gang a Feng-ri 2003).

5.4.2. Plocha lumene a tloušťka buněčné stěny

Graduální vzestup hodnot plochy lumen na počátku růstu je důsledkem věkového trendu, který souvisí s výškou stromu a projevuje se u většiny cévnatých rostlin. Pokud by byl průměr vodivých elementů stejný v celé výšce jedince, hydrodynamický odpor by vzrůstal od kořene k vrcholu (Ryan a Yoder 1997). Rozšiřováním průměru vodivých elementů xylému, tedy i zvětšováním plochy lumen tracheid, od vrcholu směrem dolů, cévnaté rostliny eliminují tento nepříznivý efekt související s růstem do výšky (Carrer et al. 2015). Stejně trendy jsou i u tloušťky buněčné stěny. Tyto dva parametry jsou nejlépe aproximovatelné Hugerhoffovou funkcí (Fang et al. 2010). Teploty a srážky nemusí parametry anatomické stavby dřeva, jako jsou LA a CWT, přímo ovlivňovat, přesto v nich může být detekovatelný silný klimatický signál (Ziaco et al. 2014). Zajímavým faktem také je, že poslední sektory mají mnohem rozkolísanější průběh než sektory na počátku letokruh, což může být způsobeno tím, že první buňky jsou více ovlivněny dostatečnými zásobami karbohydrátů z předchozího roku, zatímco pozdější sektory jsou ovlivněny spíše environmentálními faktory daného roku (Loescher et al. 1990). Důvodem

může být také to, že rozdíly v anatomické stavbě prvních sektorů jsou mnohem menší, zatímco v posledních sektorech je přechod náhlejší.

5.4.3. Období největší imisní zátěže

Pokles hodnot měřených charakteristik v období od konce 60. let do poloviny 80. let je nejvíce patrný u šířek letokruhů a počtu tracheid. Tento pokles byl způsoben chladnějším obdobím s častějším výskytem extrémních zim v kombinaci se silnou imisní zátěží (Kroupová 2002). Znečištění má vliv na kambium a diferenciaci jeho derivátů (Kurczyńska et al. 1997), poškození jehlic či sekundárních kořenů (Vacek et al. 2015). Poškození během zimního období může u stromů prodloužit dobu regenerace, odsunout počátek aktivace kambia a zkrátit vegetační sezonu (Kurczyńska et al. 1997). U stromů rostoucích ve znečištěných oblastech ve srovnání se stromy rostoucími v normálních podmínkách obvykle dochází k opoždění iniciace kambiální aktivity (Rajput et al. 2008). Dünisch (1996) Rajput a kol. (2008) pozorovali rozdíl ve struktuře a rozložení derivátů mezi postiženými oblastmi a oblastmi bez stresové zátěže. Došlo ke snížení počtu tracheid v letokruhu, ke zmenšení radiálního rozměru tracheid a tloušťky buněčných stěn. Potvrdilo významné snížení počtu tracheid, naproti tomu plocha lumenu a tloušťka buněčné stěny reagovaly v rámci celoletokruhových průměrů na znečištění méně. To pravděpodobně souvisí s negativním vlivem znečištění na činnost kambia, která primárně determinuje počet vyprodukovaných buněk (Kurczyńska et al. 1997). Počet tracheid v letokruhu a šířka letokruhu jsou silně korelované parametry, proto je průběh jejich časových řad velmi podobný (Xu et al. 2014).

5.4.4. Poststresové období

Po ukončení hlavní stresové periody dochází k vzestupu hodnot všech měřených charakteristik, který je nejvíce patrný u počtu buněk a šířek letokruhů, u ostatních parametrů je vzestup jen malý, kromě vzestupu plochy lumen na ploše Klínovec. Pozitivní vliv na růst těchto hodnot může mít zejména snížení množství polutantů v ovzduší a prostředí (Lomský a Šrámek 2004), zvýšení teplot v letním období (Vacek et al. 2015), spady dusíku (Spiecker 1996), či tzv. uvolnění růstu, které nastává důsledkem omezení kompetice a zvýšením množství dostupných růstových zdrojů pro přeživší

jedince po stresové události (Wimmer 2002; Tsvetanov et al. 2011). Po ukončení stresového období si můžeme také povšimnout zvýšené variability v hodnotách počtů buněk a šířek letokruhů, což je pravděpodobně způsobeno rozdílnou reakcí jedinců na stres a jejich odlišnou regenerační schopností.

5.4.5. Významné roky

Negativní významné roky byly zaznamenány pouze u MRW a Nmm. Rok 1948 je možné vysvětlit jako odezvu na suchu v předchozím roce. V roce 1956 udeřily během února silné mrazy kombinované s vysokou imisní zátěží (Kroupová 2002; Kolář et al. 2015). Výskyt snížených přírůstků byl v letech 1948 a 1956 pozorován také v Beskydech a Orlických horách (Kroupová 2002), ve druhém zmíněném roce byl identifikován teplotní zvrát v zimním období. Léto roku 1978 bylo jedním z nejvlhčích a nejchladnějších, avšak svou roli sehrál také negativní vliv imisí (Kroupová 2002). Celá 80. léta, do nichž patří i rok 1980, jsou charakterizována vysokými koncentracemi SO₂ v ovzduší (Kolář et al. 2015). V roce 1980 bylo navíc vůbec nejstudenější léto za celou dobu sledování (Kroupová 2002). Významný pokles v roce 1996, který je patrný pouze u parametru Nmm, způsobil extrémní průběh klimatických faktorů v zimě 1995/1996 v kombinaci s vysokými koncentracemi SO₂ (Vejpustková et al. 2017). S některými významnými roky korespondují také vypočtené zimní teplotní zvraty. Většina největších teplotních zvrátů se však odehrála v období před imisní zátěží.

5.5. Ovlivnění anatomické stavby v rámci jarního, letního dřeva a sektorů

V 70. a 80. letech byly zaznamenány opakované epizody akutního poškození smrkových porostů vlivem SO₂, které se projeví červenaním jehličí a jeho následným opadem (Zimmermann et al. 2002). Jak prokázali Samusevich a kol. (Samusevich et al. 2017) na epizodě imisního poškození ze zimy 1995/96, změny v anatomických parametrech byly intenzivnější v rámci jarního dřeva, což pravděpodobně souvisí se zmíněnou výraznou redukcí asimilačního aparátu v průběhu jarních měsíců.

V průběhu vegetační sezony je pak ztráta jehličí kompenzována tvorbou nových letorostů.

5.5.1. Vliv sucha

Zkoumaná lokalita oproti obecnému trendu v České republice (Trnka et al. 2016) nebyla v období po roce 2000 zasažena suchem, což potvrzuje index SPEI . Sucho se občasné vyskytlo v období nejvyšší imisní zátěže a před ní, ovšem po roce 2000 se naopak téměř nevyskytuje a index SPEI dosahuje kladných hodnot.

5.5.2. Trendy anatomických parametrů v rámci jarního a letního dřeva a sektorů

U hodnot letokruhových indexů CWT pro EW a LW zhlazených klouzavým průměrem na obr. 39 je vidět jejich překřížení, které časově poměrně přesně vymezuje stresové období. Pravděpodobně kvůli opožděné iniciaci kambiální aktivity během stresového období (Rajput et al. 2008; Samusevich et al. 2017) se na začátku růstové sezony již netvoří buňky s tak tenkou buněčnou stěnou jako za normálních okolností a tím pádem se jejich průměrná tloušťka za EW zvětšuje, zatímco tloušťky buněčných stěn LW se poměrně rapidně ztenčují, protože během stresové periody nemá strom dostatek zdrojů na to, aby buněčné stěny v LW byly schopny dozrát do plných rozměrů. To může být způsobeno faktem, že zvýšené koncentrace SO_2 poškozují asimilační aparát stromů a snižují tak fotosyntetickou aktivitu, což přímo ovlivňuje dostupnost živin a produkci růstových regulátorů (Fritts 1976; Kurczyńska et al. 1997). Stejně trendy se u LA a CWT potvrzují i při rozdělení na deset sektorů (obr. 40 a 41), kde vidíme, jak se postupně mění jejich průběh od počátku na konec letokruhu. Samusevich et al. (2017) prokázali, že se LA ve stresovém období podobně jako celá MRW zmenšuje. Navíc tento parametr v EW a prvních sektorech souvisí s MRW, jak můžeme vidět na výsledcích PCA analýzy na obr. 42.

5.5.3. Reakce parametrů jarního a letního dřeva na koncentraci SO₂ a porovnání s parametrem tloušťky letokruhu

Nejsilnější korelaci s koncentracemi SO₂ má parametr MRW (Kroupová 2002; Lomský et al. 2013). Co se působení SO₂ týče (obr. 45), je nejvíce ovlivněno LA u EW, což souvisí i s tím, že tento parametr silně koreluje s MRW. Také se ukazuje, že CWT je ovlivněno až v posledních dvou sektorech, tedy v letním dřevě, což potvrzuje, že je během stresové periody narušeno dozrávání buněčné stěny buněk LW. Ve srovnání se studií Vejputková a kol. (2017), ve které byly ke znečištění citlivější hlavně parametry EW a se studií Axelson a kol. (2014), kde byly citlivější hlavně parametry LW, naše studie ukazuje, že u LA bylo citlivější jarní dřevo a u CWT zase letní dřevo – respektive pouze dva poslední sektory letokruhu.

5.5.4. Reakce anatomických parametrů v rámci sektorů a jarního a letního dřeva na klimatické parametry

Index SPEI (obr. 44) navíc ukázal že lokalita netrpí suchem, výjimečné sucho se vyskytlo pouze v několika případech. Srážky obvykle nebývají ve vyšších nadmořských výškách limitním faktorem a fenologie rostlin je řízena hlavně teplotou (Kramer et al., 2000). Response funkce po obdobích (obr. 47) však ukázala, že plocha lumene reaguje hlavně na letní srážky, zatímco tloušťka buněčné stěny spíše na jarní teploty. Tyto reakce se však téměř nevyskytují v období nejvyššího imisního zatížení. Naproti tomu klouzavá response funkce se všemi parametry ukázala, lumen nejvíce reaguje na červencové srážky, a to po celé zkoumané období na všech plochách. Klouzavá korelace však ve shodě s odezvou (response funkce) po obdobích ukazuje přerušování vlivu srážek na plochu lumene během stresové periody.

Je zajímavé, že kromě významné pozitivní korelace LA s teplotou v dubnu, nebyl v posledních 2-3 korelačních oknech zaznamenán signifikantní vztah mezi klimatickými faktory a zkoumanými parametry. To pravděpodobně znamená, že pokud strom není limitován srážkami ani znečištěním a má dostatek živin a se vzrůstající teplotou se prodlužuje vegetační sezona (Linderholm 2006; Puchi et al. 2020), tvoří se širší letokruhy, jejichž tracheidy mají lumény o větší ploše. Naopak ve stresovém a předstresovém období měla vysoká teplota v letních měsících na velikost LA negativní

vliv, zřejmě kvůli omezené dostupnosti vody, možné zvýšení vlivu sucha ve stresovém a předstresovém období se dá vysvětlit indexem SPEI, který dosahoval v těchto obdobích nižších hodnot než po roce 2000. Ve stresovém období měla teplota pozitivní vliv na velikost lumene prostředních sektorů pouze v červnu, což se u response funkce projevilo nejvíce na ploše Klínovec. Letní teploty (červenec-srpen) ovlivnily ve stresovém období také CWT. Pozitivně korelují s CWT v posledních sektorech, což pravděpodobně znamená, že pokud byla vyšší teplota v srpnu, prodloužila se vegetační sezona a buňky stihly více dozrát. Tento vztah se projevuje i na úrovni klouzavé odezvy na všech plochách kromě plochy Loučná. V teplejších letech během období znečištění byl obecně charakter buněk EW více standardní – buňky EW mají v těchto letech tenčí buněčnou stěnu, naproti tomu ve stresovém období se rozdíly mezi jarním a letním dřevem snižují. V tomto případě se potvrdila zvýšená citlivost anatomických parametrů vzhledem k teplotě v období vysokých koncentrací SO₂ (Keller et al. 1984).

5.5.5. Porovnání rozdílů mezi zkoumanými plochami

Vliv znečištění je detekovatelný hlavně v parametrech MRW a Nmm. U parametru MRW však nebyl zaznamenán významný rozdíl mezi zkoumanými plochami v hlavním stresovém období. Předpoklad o vyšší zátěži znečišťujícími látkami u plochy Suchá1 v důsledku přímé exponovanosti k lokálním zdrojům znečištění se tedy neprokázal. Signifikantní rozdíly mezi plochami byly zaznamenány pouze v období znečištění u parametru Nmm, nicméně se jedná o rozdíly na hranici významnosti. Významně se liší plocha Loučná od plochy Suchá1. U plochy Loučná došlo ve stresovém období k nejvýraznějšímu poklesu Nmm v porovnání s předchozím obdobím, což může být způsobeno vlivem znečištění ze saské strany (nejbližší elektrárna Chemnitz se nachází ve vzdálenosti cca 50 km), roli však může hrát i to, že stáří stromů na této ploše je nejvyšší. U LA rovněž nebyly mezi plochami detekovány významné rozdíly. Významné rozdíly byly detekovány pouze u CWT a to jak u jarního, tak u letního dřeva, od ostatních ploch se nejčastěji liší plocha Suchá 1, která má JV orientaci a největší předpoklad exponovanosti k imisním epizodám. V rámci odezvy (response funkce) má nejodlišnější reakci plocha Loučná, která má severní orientaci a pravděpodobně tedy nejodlišnější podmínky.

5.5.6. Benefity metody rozdělení letokruhů na sektory

Korelace CWT s teplotou v červenci až srpnu po jednotlivých sektorech ukazuje jak pozitivní, tak negativní vztah v rámci jednoho letokruhu (obr. 54). Negativní korelace CWT v prvních čtyřech sektorech se však nijak nepromítla do vztahu CWT v rámci celého letokruhu, ani v rámci jarního dřeva. Tento vztah můžeme tedy prozkoumat pouze s využitím metody sektorů, kdy je letokruh rozdělen na menší části, než je jarní a letní dřevo. Ze srovnání vztahu LA k teplotám měsíců července a srpna je opět patrný přínos rozdělení letokruhu na menší části, neboť můžeme detailně prozkoumat, která část letokruhu je ovlivněna během daného období (Castagneri et al. 2019; Puchi et al. 2020). Zde konkrétně můžeme zjistit, že buňky posledních sektorů byly po většinu zkoumaného období tvořeny hlavně v srpnu. Také je díky této metodě patrné, že u LA ovlivňuje SO₂ spíše jarní dřevo, ale částečně i několik prvních sektorů letního dřeva, zatímco u CWT ovlivňuje pouze poslední dva sektory, což se projevuje v LW, ale při pohledu na celoletokruhový průměr již tento vztah není signifikantní pro některé měsíce.

6. Závěr

Výzkum byl proveden na smrkových porostech v okolí Klínovce, nejvyššího vrcholu Krušných hor, které byly během druhé poloviny 20. století silně postiženy zátěží polutantů zejména z tepelných elektráren. Pozornost byla zaměřena na srovnání vlivu znečištění na anatomické charakteristiky mikroskopické stavby dřeva v době nejvyšší zátěže v 70. a 80. letech s obdobím před zátěží a po ní. Studie ukázala, že dobrými identifikátory stresu ze znečištění jsou počty tracheid v letokruhu a šířka letokruhu. Hodnoty těchto parametrů významně poklesly ve stresovém období, přičemž po ukončení stresového období vystoupaly nad původní hodnoty. Variabilita těchto parametrů mezi sériemi se během periody s vysokou imisní zátěží zvýšila, přičemž vysoká variabilita přetrvávala i po ukončení stresového období. Parametry plocha lumen a tloušťka buněčných stěn na stres reagovaly jen málo.

Práce se zabývá také vztahy mezi znečištěním a klimatem a anatomickou stavbou dřeva na detailnější úrovni. Letokruh byl rozdělen na jarní a letní dřevo a na deset stejně širokých sektorů. Jako citlivý identifikátor se ukazuje protichůdný trend hodnot růstového indexu CWT mezi jarním letním dřevem. Protichůdnost růstových indexů těchto parametrů v období kulminujícího znečištění indikuje působení stresového faktoru. Přítomnost polutantů, zejména SO₂, ovlivňuje také citlivost anatomických parametrů vzhledem k teplotě. Zejména v posledních desetiletích uvolnění růstu po imisní kalamitě byl vztah klimatu a anatomické stavby nabourán do té míry, že teplota přestala s těmito parametry úplně korelovat. V letech s kombinací vysokých koncentrací SO₂ a nízkou teplotou během vegetační sezony došlo k největšímu narušení formování xylému. Buňky LW mají tenčí buněčné stěny a rozdíl mezi CWT pro EW a LW se zmenšuje, plocha LA se v těchto letech zmenšuje téměř v celém letokruhu.

Rozdělení letokruhu na jarní a letní dřevo a dále na menší sektory nám přináší detailnější pohled na vztahy mezi tvorbou dřeva a environmentálními faktory s vyšším než ročním rozlišením. I když je řada vztahů patrná již z průměrných hodnot parametrů pro celý letokruh, některé vztahy nám bez tohoto rozdělení mohou zůstat skryty. Například je z tohoto pohledu patrné, že lumény posledního sektoru bývají ovlivněny

srpnovou teplotou, a tedy se formují v srpnu. Zatímco během stresové periody se formují lumény a tedy i tracheidy ne jednoho, ale několika posledních sektorů. Z tohoto vztahu je tedy patrné, že diferenciace a radiální rozšiřování buněk se posouvá do pozdějšího období, což bychom pohledem na pouhé roční průměry těchto hodnot, na šířky letokruhů či počty buněk v nich nemohli zjistit. Tato metoda nám rovněž poskytuje detailnější pohled na působení imisí SO₂ na buněčnou stavbu dřeva, ze kterého je patrné, že tyto imise u tlouštěk buněčných stěn ovlivňují spíše poslední sektory, zatímco u plochy lumene zbytek letokruhu.

Rozdíly mezi jednotlivými plochami jsou u některých parametrů detekovatelné pomocí jednofaktorové Anovy a následných Tukeyho testů, avšak mnohem detailnější pohled nám přináší právě metoda sektorů a klouzavých odezev (response funkcí), která ukázala, že v reakci anatomických parametrů na klima se nejvíce odlišuje plocha Loučná, která má severní orientaci.

7. Přínos pro vědu a praxi

Přínosem této práce je detailní analýza reakce anatomické stavby dřeva smrku na jedné ze světově nejvíce imisemi poškozených lokalit.

Dalším přínosem této práce je bližší poznání vlivu imisního zatížení na anatomickou stavbu dřeva a jeho působení na vztah mezi klimatickými faktory a anatomickou stavbou. Studium ovlivnění anatomické stavby vnějšími faktory ve vysokém rozlišení může odhalit vztahy které jsou pod rozlišovací úrovní běžně používaných metod. Přestože je velké množství těchto vztahů patrných i z pohledu na celý letokruh, některé zajímavé vztahy by nám bez této metody mohly zůstat skryty.

Pochopení ovlivnění vztahu anatomické stavby dřeva imisemi může pomoci při studiu globální klimatické změny, kdy bude možné tento vztah zahrnout do analýz zabývajících se touto problematikou.

Zkoumané dřevo má rapidně potlačené letokruhy v období imisní kalamity, tyto letokruhy se vyznačují vyšší hustotou kvůli zvýšenému podílu letního dřeva. Po období nejvyššího zatížení naopak dochází k akceleraci růstu. Toto dřevo tedy nemá konzistentní hustotu a kvalitu, proto bych zasaženou část pro dřevařské zpracování nedoporučil.

8. Zdroje

- ABE, H., T. NAKAI, Y. UTSUMI a A. KAGAWA, 2003. Temporal water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica*. *Tree Physiology* [online]. **23**(12), 859–863. ISSN 0829-318X, 1758-4469. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/23.12.859
- ALLEN, Craig D., Alison K. MACALADY, Haroun CHENCHOUNI, Dominique BACHELET, Nate MCDOWELL, Michel VENNETIER, Thomas KITZBERGER, Andreas RIGLING, David D. BRESHEARS, E. H. (Ted) HOGG, Patrick GONZALEZ, Rod FENSHAM, Zhen ZHANG, Jorge CASTRO, Natalia DEMIDOVA, Jong-Hwan LIM, Gillian ALLARD, Steven W. RUNNING, Akkin SEMERCI a Neil COBB, 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* [online]. **259**(4), Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate Selected papers from the conference on “Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies and Practices”, Umeå, Sweden, August 25-28, 2008., 660–684. ISSN 0378-1127. Dostupné z: doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- ANTONOVA, G. F. a Victoria V. STASOVA, 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees* [online]. **11**(8), 462–468. ISSN 1432-2285. Dostupné z: doi:10.1007/PL00009687
- ASZMUTAT, H. a W. KNIGGE, 1987. Auswirkungen von Immissionsbelastungen auf einige Eigenschaften des Holzes der Fichte (*Picea abies* L.). (58), 29–35.
- AXELSON, J. N., A. BAST, R. ALFARO, D. J. SMITH a H. GÄRTNER, 2014. Variation in wood anatomical structure of Douglas-fir defoliated by the western spruce budworm: a case study in the coastal-transitional zone of British Columbia, Canada. *Trees* [online]. **28**(6), 1837–1846. ISSN 0931-1890, 1432-2285. Dostupné z: doi:10.1007/s00468-014-1091-1

- BLOK, D., U. SASS-KLAASSEN, G. SCHAEPMAN-STRUB, M. M. P. D. HEIJMANS, P. SAUREN a F. BERENDSE, 2011. What are the main climate drivers for shrub growth in Northeastern Siberian tundra? *Biogeosciences* [online]. **8**, 1169–1179. Dostupné z: doi:10.5194/bg-8-1169-2011
- BUNN, Andrew G., 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* [online]. **26**(2), 115–124. ISSN 1125-7865. Dostupné z: doi:10.1016/j.dendro.2008.01.002
- CARRER, Marco, Georg von ARX, Daniele CASTAGNERI a Gai PETIT, 2015. Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. *Tree Physiology* [online]. **35**, 27–33. ISSN 0829-318X, 1758-4469. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tpu108
- CARRER, Marco, Daniele CASTAGNERI, Angela L. PRENDIN, Gai PETIT a Georg VON ARX, 2017. Retrospective Analysis of Wood Anatomical Traits Reveals a Recent Extension in Tree Cambial Activity in Two High-Elevation Conifers. *Frontiers in Plant Science* [online]. **8** [vid. 2018-02-15]. ISSN 1664-462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2017.00737
- CARRER, Marco, Lucrezia UNTERHOLZNER a Daniele CASTAGNERI, 2018. Wood anatomical traits highlight complex temperature influence on *Pinus cembra* at high elevation in the Eastern Alps. *International Journal of Biometeorology* [online]. **62**(9), 1745–1753. ISSN 0020-7128, 1432-1254. Dostupné z: doi:10.1007/s00484-018-1577-4
- CASTAGNERI, Daniele, Giovanna BATTIPAGLIA, Carrer MARCO, Patrick FONTI, Arturo PACHECO, Lior REGEV, Lucrezia UNTERHOLZNER a Georg VON ARX, 2019. Intra-annual dendroanatomy can improve our understating of climate constraint on xylem functional traits. In: *4th Xylem International Meeting Padua, 25-27 September 2019*.
- CASTAGNERI, Daniele, Giovanna BATTIPAGLIA, Georg VON ARX, Arturo PACHECO a Marco CARRER, 2018. Tree-ring anatomy and carbon isotope ratio show both direct and legacy effects of climate on bimodal xylem formation in

Pinus pinea. *Tree Physiology* [online]. **38**(8), 1098–1109. ISSN 1758-4469. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tpy036

- CASTAGNERI, Daniele, Gai PETIT a Marco CARRER, 2015. Divergent climate response on hydraulic-related xylem anatomical traits of *Picea abies* along a 900-m altitudinal gradient. *Tree Physiology* [online]. **35**(12), 1378–1387. ISSN 0829-318X. Dostupné z: doi:10.1093/treephys/tpv085
- CASTAGNERI, Daniele, Lior REGEV, Elisabetta BOARETTO a Marco CARRER, 2017. Xylem anatomical traits reveal different strategies of two Mediterranean oaks to cope with drought and warming. *Environmental and Experimental Botany* [online]. **133**, 128–138. ISSN 0098-8472. Dostupné z: doi:10.1016/j.envexpbot.2016.10.009
- CLIMATIC RESEARCH UNIT, 2021. *CRU TS 4.04* (<https://climexp.knmi.nl>) [online]. 26. duben 2021. [vid. 2021-04-26]. Dostupné z: <https://climexp.knmi.nl>
- COOK, Edward Roger, 1985. *A Time Series Analysis Approach to Tree Ring Standardization*. Tucson. University of Arizona.
- CULEK, Martin, Vít GRULICH a Dalibor POVOLNÝ, 1996. *Biogeografické členění České republiky* [online]. B.m.: Enigma [vid. 2017-01-19]. ISBN 978-80-85368-80-2. Dostupné z: <https://is.muni.cz/publication/197363/cs>
- ČERNÝ, J., 1985. *Kyselá atmosférická depozice a její důsledky. Sborník přednášek z pracovního semináře Praha - 16. dubna 1985 : stop acid rain*. Praha: Ekologická sekce Československé biologické společnosti při ČSAV.
- ČEZ, 2010. Program ekologizace | Odpovědná firma | Skupina ČEZ. ČEZ [online] [vid. 2021-05-06]. Dostupné z: <https://web.archive.org/web/20100122103529/http://www.cez.cz/cs/odpovedn-a-firma/zivotni-prostredi/programy-snizovani-zateze-zp/snizovani-znecistenio-vzdusi/program-ekologizace.html>
- D'ARRIGO, Rosanne a Jason E. SMERDON, 2008. Tropical climate influences on drought variability over Java, Indonesia. *Geophysical Research Letters*

[online]. **35**(5), L05707. ISSN 0094-8276. Dostupné z: doi:10.1029/2007GL032589

- DENNE, M. P., 1989. Definition of Latewood According to Mork (1928). *IAWA Journal* [online]. **10**(1), 59–62. ISSN 2294-1932. Dostupné z: doi:10.1163/22941932-90001112
- DESLAURIERS, Annie, Hubert MORIN a Yves BEGIN, 2003. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Canadian Journal of Forest Research-revue Canadienne De Recherche Forestiere - CAN J FOREST RES* [online]. **33**, 190–200. Dostupné z: doi:10.1139/x02-178
- DÜNISCH, O., J. BAUCH, J. PULS a M. MÜLLER, 1996. Biological and Chemical Wood Properties of Long-Term Polluted Spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) at High-Altitude Stands of the Erzgebirge. *Holzforschung - International Journal of the Biology, Chemistry, Physics and Technology of Wood* [online]. **50**(6), 497–506. Dostupné z: doi:10.1515/hfsg.1996.50.6.497
- ECKSTEIN, D., Astrid BREYNE, R. W. ANIOL a W. LIESE, 1981. Dendroklimatologische Untersuchungen zur Entwicklung von Straßenbäumen. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* [online]. **100**(1), 381–396. ISSN 0015-8003, 1439-0337. Dostupné z: doi:10.1007/BF02640656
- EVERTSEN, J. A., M. P. MAC SIURTAÍN a J. J. GARDINER, 1986. The Effect of Industrial Emission on Wood Quality in Norway Spruce (*Picea Abies*). *IAWA Journal* [online]. **7**(4), 399–404. ISSN 0928-1541, 2294-1932. Dostupné z: doi:10.1163/22941932-90001010
- FANG, Keyan, Xiaohua GOU, Kenneth PETERS, Jinbao LI a Fen ZHANG, 2010. Removing Biological Trends from Tree-Ring Series: Testing Modified Hegershoff Curves. *Tree-Ring Research* [online]. **66**(1), 51–59. ISSN 1536-1098. Dostupné z: doi:10.3959/2008-18.1
- FIALA, J., B. BRETSCHEIDER a J. MATERNA, 2002. Development of the atmospheric pollution and forest decline in the Czech part of the Ore Mts.

In: Lomský B, Materna J, Pfanz H (eds): *SO₂-pollution and forests decline in the Ore Mountains, Forestry and Game Management Research Institute, Jiloviště-Strnady, CZ, s. 50-85.*

- FINK, S., 1986. Histochemische Untersuchungen im Bereich von Holz, Rinde und Kambium bei gesunden und geschädigten Waldbäumen. *Holz als Roh- und Werkstoff* [online]. **44**(8), 327–327. ISSN 1436-736X. Dostupné z: doi:10.1007/BF02628013
- FONTI, Patrick, Georg VON ARX, Ignacio GARCÍA-GONZÁLEZ, Britta EILMANN, Ute SASS-KLAASSEN, Holger GÄRTNER a Dieter ECKSTEIN, 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *The New Phytologist* [online]. **185**(1), 42–53. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x
- FRITTS, H., 1976. *Tree rings and climate*. B.m.: Acad. San Diego Calif.
- GANDELOVÁ, Libuše, Jarmila ŠLEZINGEROVÁ a Petr HORÁČEK, 2002. *Nauka o dřevě*. V Brně: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. ISBN 978-80-7157-577-1.
- GÄRTNER, Holger a Fritz H. SCHWEINGRUBER, 2013. *Microscopic Preparation Techniques for Plant Stem Analysis*. 1., new edition. Remagen: Kessel, Norbert. ISBN 978-3-941300-76-7.
- GREVE, U., 1987. Woodbiological investigations on Norway spruce clones of different sensitivity to a fumigation with hydrogen fluoride = [online]. [vid. 2021-07-01]. Dostupné z: <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300728003>
- GRILL, D., E. LIEGL a E. WINDISCH, 1979. Holzanatomische Untersuchungen an abgasbelasteten Bäumen. *Journal of Phytopathology* [online]. **94**(4), 335–342. ISSN 0931-1785, 1439-0434. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0434.1979.tb01567.x
- HAGLÖF SWEDEN AB, 2021. *Increment Borers* [online]. [vid. 2021-07-01]. Dostupné z: <https://haglofsweden.com/project/increment-borers/>

- HEINRICHS, Derrick, Jacques C. TARDIF a Yves BERGERON, 2007. Xylem production in six tree species growing on an island in the boreal forest region of western Quebec, Canada. *Canadian Journal of Botany* [online]. **85**(5), 518–525. ISSN 0008-4026. Dostupné z: doi:10.1139/B07-041
- HŮNOVÁ, I., J. ŠANTROCH a J. OSTATNICKÁ, 2004. Ambient air quality and deposition trends at rural stations in the Czech Republic during 1993–2001. *Atmospheric Environment* [online]. **38**(6), 887–898. ISSN 13522310. Dostupné z: doi:10.1016/j.atmosenv.2003.10.032
- CHAVE, Jerome, David COOMES, Steven JANSEN, Simon L. LEWIS, Nathan G. SWENSON a Amy E. ZANNE, 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* [online]. **12**(4), 351–366. ISSN 1461023X, 14610248. Dostupné z: doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- CHMELAŘ, J., 1990. *Dendrologie s ekologií lesních dřevin. 1. část – Jehličnany*. 2. B.m.: Vysoká škola zemědělská v Brně.
- CHOVANEC, D., 1980. *Náuka o dreve I*. Zvolen: Vysoká škola lesnícka a drevárska vo Zvolene.
- IFJU, G. a J. P. CHIMELO, 1978. *Quantitative wood anatomy based on the principles of stereology. Proceedings: II*. Brazil: Latin American Botanical Congress, Botanical Society of Brazil.
- KARPPINEN, Ari, Jaakko KUKKONEN, Mervi KONTTINEN, Jari HÄRKÖNEN, Esko VALKONEN, Tarja KOSKENTALO a Timo ELOLÄHDE, 1998. Development and Verification of a Modelling System for Predicting Urban NO₂ Concentrations. In: Sven-Erik GRYNING a Nadine CHAUMERLIAC, ed. *Air Pollution Modeling and Its Application XII* [online]. Boston, MA: Springer US, s. 567–574 [vid. 2021-07-01]. ISBN 978-1-4757-9130-3. Dostupné z: doi:10.1007/978-1-4757-9128-0_58
- KELLER, T., A. J. RUTTER, S. R. ELSDEN, J. N. B. BELL a A. HUTTERMANN, 1984. Direct Effects of Sulphur Dioxide on Trees.

Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. **305**(1124), 317–326. ISSN 0080-4622.

- KISSER, J. G., A. YLINEN, K. FREUDENBERG, F. F. P. KOLLMANN, W. LIESE, B. THUNELL, H. G. WINKELMANN, W. A. CÔTÉ, P. KOCH, J. E. MARIAN a A. J. STAMM, 1967. History of wood science. *Wood Science and Technology* [online]. **1**(3), 161–190. ISSN 1432-5225. Dostupné z: doi:10.1007/BF00350460
- KLEINIG, Hans, Peter SITTE, Uwe MAIER a Andreas WOLTER, 1999. *Zellbiologie*. 4. Aufl. Stuttgart Jena Lübeck Ulm: Fischer. ISBN 978-3-437-26010-0.
- KOLÁŘ, Tomáš, Petr ČERMÁK, Filip OULEHLE, Miroslav TRNKA, Petr ŠTĚPÁNEK, Pavel CUDLÍN, Jakub HRUŠKA, Ulf BÜNTGEN a Michal RYBNÍČEK, 2015. Pollution control enhanced spruce growth in the „Black Triangle" near the Czech-Polish border. *The Science of the Total Environment* [online]. **538**, 703–711. ISSN 1879-1026. Dostupné z: doi:10.1016/j.scitotenv.2015.08.105
- KÖRNER, Christian, 2003. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems ; with 47 Tables*. 2. vyd. B.m.: Springer Science & Business Media. ISBN 978-3-540-00347-2.
- KÖRNER, Christian a Jens PAULSEN, 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* [online]. **31**(5), 713–732. ISSN 1365-2699. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x
- KOUBAA, Ahmed, S. Y. Tony ZHANG a Sami MAKNI, 2002. Defining the transition from earlywood to latewood in black spruce based on intra-ring wood density profiles from X-ray densitometry. *Annals of Forest Science* [online]. **59**(5–6), 511–518. ISSN 1286-4560, 1297-966X. Dostupné z: doi:10.1051/forest:2002035

- KOZŁOWSKI, T. T., Paul J. KRAMER a Stephen G. PALLARDY, 1991. *The physiological ecology of woody plants*. San Diego: Academic Press. Physiological ecology. ISBN 978-0-12-424160-2.
- KOZŁOWSKI, T. T., Stephen G. PALLARDY a Paul J. KRAMER, 1997. *Physiology of woody plants*. 2nd ed. San Diego: Academic Press. ISBN 978-0-12-424162-6.
- KRAMER, P. J., 1962. The role of water in tree growth. In: *Kozłowski, T. T. (ed.), Tree growth*,. New York: Ronald Press, s. 171–182.
- KROUPOVÁ, M., 2002. Dendroecological study of spruce growth in regions under long-term air pollution load. *Journal of Forest Science*. **48**(12), 536–548.
- KUBELKA, L. a kol., 1992. *Restoration of the imission endangered forest in the northeast Krusne hory Mts*. Praha: Ministerstvo zemědělství ČR.
- KURCZYŃSKA, Ewa U., Wojciech DMUCHOWSKI, Wiesław WŁOCH a Andrzej BYTNEROWICZ, 1997. The Influence of Air Pollutants on Needles and Stems of Scots Pine (*Pinus Sylvestris* L.) Trees. *Environmental Pollution* [online]. **98**(3), 325–334. ISSN 0269-7491. Dostupné z: doi:10.1016/S0269-7491(97)00141-3
- LEXA, Martin, 2015. *Dendroklimatologie arktických keřů*. Praha. Diplomová práce. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra fyzické geografie a geoekologie.
- LEXA, Martin, M. VEJPUSTKOVÁ, A. SAMUSEVICH a Aleš ZEIDLER, 2018. Trace of air pollution disaster in the xylem traits of Norway spruce (*Picea Abies* (L.) Karst) in the Klínovec area (Ore Mountains, Czech Republic). *Zpravy Lesnického Vyzkumu*. **63**, 136–146.
- LIESE, W., M. SCHNEIDER a D. ECKSTEIN, 1975. Histometrische Untersuchungen am Holz einer rauchgeschädigten Fichte. *European Journal of Forest Pathology* [online]. **5**(3), 152–161. ISSN 03001237. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0329.1975.tb00460.x

- LINDERHOLM, Hans W., 2006. Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology* [online]. **137**(1–2), 1–14. ISSN 01681923. Dostupné z: doi:10.1016/j.agrformet.2006.03.006
- LOESCHER, Wayne H., Thaddeus MCCAMANT a John D. KELLER, 1990. Carbohydrate Reserves, Translocation, and Storage in Woody Plant Roots. *HortScience* [online]. **25**(3), 274–281. ISSN 0018-5345. Dostupné z: doi:10.21273/HORTSCI.25.3.274
- LOMSKÝ, B., V. SRAMEK a R. NOVOTNÝ, 2013. The health and nutritional status of Norway spruce stands in the Krusne hory Mts. 15 years subsequent to the extreme winter of 1995/96. *Journal of Forest Science (Czech Republic)* [online]. [vid. 2017-01-27]. ISSN 1212-4834. Dostupné z: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=CZ2014000385>
- LOMSKÝ, B., V. ŠRÁMEK a R. NOVOTNÝ, 2013. The health and nutritional status of Norway spruce stands in the Krušné hory Mts. 15 years subsequent to the extreme winter of 1995/96. *Journal of Forest Science* [online]. **59**(No. 9), 359–369. ISSN 12124834, 1805935X. Dostupné z: doi:10.17221/37/2013-JFS
- LOMSKÝ, Bohumír a Vít ŠRÁMEK, 2004. Different types of damage in mountain forest stands of the Czech Republic. (50), 533–537.
- LOMSKÝ, Bohumír, Vít ŠRÁMEK a Radek NOVOTNÝ, 2012. Changes in the air pollution load in the Jizera Mts.: effects on the health status and mineral nutrition of the young Norway spruce stands. *European Journal of Forest Research* [online]. **131**(3), 757–771. ISSN 1612-4669, 1612-4677. Dostupné z: doi:10.1007/s10342-011-0549-6
- MIKYŠKA, Rudolf, 1968. *Geobotanická mapa ČSSR. 1, České země*. Praha: Academia, nakladatelství Československé akademie věd.
- MOLDAN, Bedrich a Jerald L. SCHNOOR, 1992. Czechoslovakia: examining a critically ill environment. *Environmental Science & Technology* [online]. **26**(1), 14–21. ISSN 0013-936X, 1520-5851. Dostupné z: doi:10.1021/es00025a001

- MOLDAN, Bedřich, 1991. *Atmospheric deposition*. Praha: Academia, nakladatelství Československé akademie věd.
- MUSIL, Ivan a Jan HAMERNÍK, 2007. *Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin*. Vyd. 1. Praha: Academia. Lesnická dendrologie, 1. ISBN 978-80-200-1567-9.
- MYŚKOW, Elżbieta, Marek BŁAŚ, Mieczysław SOBIK, Michał GODEK a Piotr OWCZAREK, 2019. The effect of pollutant fog deposition on the wood anatomy of subalpine Norway spruce. *European Journal of Forest Research* [online]. **138**(2), 187–201. ISSN 1612-4677. Dostupné z: doi:10.1007/s10342-018-01160-4
- NIMMAN, B. a W. KNIGGE, 1989. Anatomische Holzeigenschaften und Lagerungsverhalten von Kiefern aus immissionsbelasteten Standorten der Norddeutschen Tiefebene. (60), 78–83.
- NORSTEDT, Gudrun, Pekka BADER a Lars ERICSON, 2001. Polypores as indicators of conservation value in Corsican pine forests. *Biological Conservation* [online]. **99**(3), 347–354. ISSN 00063207. Dostupné z: doi:10.1016/S0006-3207(00)00220-2
- OLANO, José M., Eugenio MÀRCIA, Ana I. GARCÍA-CERVIGÓN, Maika FOLCH a Vicente Fernando ROZAS ORTIZ, 2012. Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure in continental mediterranean climate. [online]. [vid. 2017-01-27]. ISSN e-issn: 1537-5315. Dostupné z: doi:10.1086/663165
- PACHECO, Arturo, J. Julio CAMARERO, Montse RIBAS, Antonio GAZOL, E. GUTIERREZ a Marco CARRER, 2017. Disentangling the climate-driven bimodal growth pattern in coastal and continental Mediterranean pine stands. *Science of The Total Environment* [online]. [vid. 2018-02-15]. ISSN 00489697. Dostupné z: doi:10.1016/j.scitotenv.2017.09.133
- PANDEY, Sudip, Marco CARRER, Daniele CASTAGNERI a Gai PETIT, 2018. Xylem anatomical responses to climate variability in Himalayan birch trees at one

of the world's highest forest limit. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* [online]. **33**. Dostupné z: doi:10.1016/j.ppees.2018.05.004

- PARK, D., G. DALLAIRE a H. MORIN, 2006. A method for multiple intra-ring demarcation of coniferous trees [online]. **63**(1). Dostupné z: doi:10.1051/forest:2005093
- PARK, D. a Heinrich SPIECKER, 2005. Variations in the tree-ring structure of Norway spruce (*Picea abies*) under contrasting climates. **23**(2), 93–104.
- PETERS, N. E., J. CERNY, M. HAVEL a R. KREJCI, 1999. Temporal trends of bulk precipitation and stream water chemistry (1977-1997) in a small forested area, Krusne hory, northern Bohemia, Czech Republic. *Hydrological Processes* [online]. **13**(17), 2721–2741. Dostupné z: doi:10.1002/(SICI)1099-1085(19991215)13:17<2721::AID-HYP844>3.0.CO;2-4
- PLOMION, C., G. LEPROVOST a A. STOKES, 2001. Wood formation in trees. *Plant Physiology*. **127**(4), 1513–1523. ISSN 0032-0889.
- PUCHI, Paulina F., Daniele CASTAGNERI, Sergio ROSSI a Marco CARRER, 2020. Wood anatomical traits in black spruce reveal latent water constraints on the boreal forest. *Global Change Biology* [online]. **26**(3), 1767–1777. ISSN 1354-1013, 1365-2486. Dostupné z: doi:10.1111/gcb.14906
- QUITT, Evžen, 1971. *Klimatické oblasti Československa*. Brno: Geografický ústav ČSAV.
- RAJPUT, Kishore S., K. S. RAO a Y. S. KIM, 2008. Cambial Activity and Wood Anatomy in *Prosopis Spicigera* (Mimosaceae) Affected by Combined air Pollutants. *IAWA Journal* [online]. **29**(2), 209–219. ISSN 0928-1541, 2294-1932. Dostupné z: doi:10.1163/22941932-90000180
- RICHARDSON, S. D. a J. M. DINWOODIE, 1960. Studies on the physiology of xylem development. I. The effect of night temperature on tracheid size and wood density in conifers. (6), 3–13.

- ROSSI, Sergio, Annie DESLAURIERS, Jozica GRIČAR, Jeong-Wook SEO, Cyrille BK RATHGEBER, Tommaso ANFODILLO, Hubert MORIN, Tom LEVANIC, Primoz OVEN a Risto JALKANEN, 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography* [online]. **17**(6), 696–707. ISSN 1466-8238. Dostupné z: doi:10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x
- RYAN, Michael G. a Barbara J. YODER, 1997. Hydraulic Limits to Tree Height and Tree Growth. *BioScience* [online]. **47**(4), 235–242. ISSN 00063568, 15253244. Dostupné z: doi:10.2307/1313077
- RYDVAL, Miloš a Rob WILSON, 2012. The impact of industrial SO₂ pollution on north Bohemia conifers. *Water, Air, & Soil Pollution*. **223**(9), 5727–5744.
- SAMUSEVICH, A., A. ZEIDLER a M. VEJPUŠTKOVÁ, 2017. Influence of air pollution and extreme frost on wood cell parameters at mountain spruce stands (*Picea abies* (L.) Karst) in the Ore mountains. **62**, 79–90.
- SAMUSEVICH, Alina, Martin LEXA, Monika VEJPUŠTKOVÁ, Jan ALTMAN a Aleš ZEIDLER, 2020. Comparison of methods for the demarcation between earlywood and latewood in tree rings of Norway spruce. *Dendrochronologia* [online]. **60**, 125686. ISSN 11257865. Dostupné z: doi:10.1016/j.dendro.2020.125686
- SANDER, C, D ECKSTEIN, J KYNCL a J DOBRÝ, 1995. The growth of spruce (*Picea abies* (L) Karst) in the Krkonoše-(Giant) Mountains as indicated by ring width and wood density. *Annales des Sciences Forestières* [online]. **52**(5), 401–410. ISSN 0003-4312. Dostupné z: doi:10.1051/forest:19950501
- SCHNEIDER, Loïc a Holger GÄRTNER, 2013. The advantage of using a starch based non-Newtonian fluid to prepare micro sections. *Dendrochronologia* [online]. **31**(3), 175–178. ISSN 1125-7865. Dostupné z: doi:10.1016/j.dendro.2013.04.002

- SCHWEINGRUBER, F. H., 1996a. *Tree-Rings and Environment. Dendroecology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research.* Vienna: Paul Haupt Verlag.
- SCHWEINGRUBER, Fritz Hans, 1983. *Der Jahrring: Standort, Methodik, Zeit und Klima in der Dendrochronologie.* B.m.: P. Haupt. ISBN 978-3-258-03120-0.
- SCHWEINGRUBER, Fritz Hans, 1996b. *Tree Rings and Environment Dendroecology.* B.m.: Paul Haupt. ISBN 978-3-258-05458-2.
- SCHWEINGRUBER, Fritz Hans, 2016. *Mikroskopische Holzanatomie: Formenspektren mitteleuropäischer Stamm- und Zweighölzer zur Bestimmung von rezentem und subfossilem Material = Anatomie microscopique du bois: Identification de matériel récent et subfossile d'essences de l'Europe centrale en tenant compte de la variabilité de structure du bois de tronc et de branche.* 3. Auflage 1990. Remagen: Verlag Kessel. ISBN 978-3-945941-13-3.
- SCHWEINGRUBER, Fritz Hans, Annett BÖRNER a Ernst-Detlef SCHULZE, 2007. *Atlas of Woody Plant Stems: Evolution, Structure, and Environmental Modifications.* B.m.: Springer Science & Business Media. ISBN 978-3-540-32525-3.
- SPERRY, J. S., U. G. HACKE a J. PITTERMANN, 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* [online]. **93**(10), 1490–1500. ISSN 0002-9122, 1537-2197. Dostupné z: doi:10.3732/ajb.93.10.1490
- SPIECKER, Heinrich, 1996. *Growth trends in European forests: studies from 12 countries.* B.m.: Springer-Verlag. ISBN 978-3-540-61460-9.
- ŠKVOR, Vladimír, 1975. *Geologie české části Krušných hor a Smrčín.* 1. Praha: Ústřední ústav geologický, Praha, v Akademii, nakladatelství Československé akademie věd.
- ŠLEZINGEROVÁ, Jarmila a Libuše GANDELOVÁ, 1998. *Stavba dřeva.* Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. ISBN 978-80-7157-137-7.

- TRNKA, M, J BALEK, P ŠTĚPÁNEK, P ZAHRADNÍČEK, M MOŽNÝ, J EITZINGER, Z ŽALUD, H FORMAYER, M TURŇA, P NEJEDLÍK, D SEMERÁDOVÁ, P HLAVINKA a R BRÁZDIL, 2016. Drought trends over part of Central Europe between 1961 and 2014. *Climate Research* [online]. **70**(2), 143–160. ISSN 0936-577X, 1616-1572. Dostupné z: doi:10.3354/cr01420
- TSVETANOV, N., N. NIKOLOVA a M. PANAYOTOV, 2011. Trees reaction after windthrow recorded in tree rings of pristine *Picea abies* forest "Parangalitsa". *Maaten-Theunissen M, Spiecker H, Gärtner H, Helle G, Heinrich I (Eds.) (2011): TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*. **9**, 89–96.
- TUMAJER, Jan, 2018. *Quantitative vessel parameters of broadleaves as a tool for reconstruction of physical geographical processes*. Praha. Disertační. Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, Katedra fyzické geografie a geoekologie.
- ÚHUL, 1999. *Oblastní plán rozvoje lesů , přírodní lesní oblast 01 - Krušné hory*. Plzeň: Ústav pro hospodářskou úpravu lesů Brandýs n.L. – pobočka Plzeň.
- ÚRADNÍČEK, Luboš, ed., 2009. *Dřeviny České republiky*. 2., přeprac. vyd. Kostelec nad Černými lesy: Lesnická práce. ISBN 978-80-87154-62-5.
- VACEK, Stanislav, Lukáš BÍLEK, Otakar SCHWARZ, Pavla HEJCMANOVÁ a Miroslav MIKESKA, 2013. Effect of Air Pollution on the Health Status of Spruce Stands. *Mountain Research and Development* [online]. **33**(1), 40–50. ISSN 0276-4741. Dostupné z: doi:10.1659/MRD-JOURNAL-D-12-00028.1
- VACEK, Stanislav, Iva HUNOVA, Zdenek VACEK, Pavla HEJCMANOVA, Vilem PODRAZSKY, Jan KRAL, Tereza PUTALOVA a W. Keith; MOSER, 2015. Effects of air pollution and climatic factors on Norway spruce forests in the Orlicke hory Mts. (Czech Republic), 1979-2014. *European Journal of Forest Research*. **134**, 1127–1142.
- VAGANOV, E. A., M. K. HUGHES a A. V. SHASHKIN, 2006. *Growth dynamics of conifer tree rings : images of past and future environments /*. Berlin ; Springer,. ISBN 978-3-540-26086-8.

- VEJPUSTKOVÁ, Monika, Tomáš ČIHÁK, Alina SAMUSEVICH, Aleš ZEIDLER, Radek NOVOTNÝ a Vít ŠRÁMEK, 2017. Interactive effect of extreme climatic event and pollution load on growth and wood anatomy of spruce. *Trees* [online]. **31**(2), 575–586. ISSN 0931-1890, 1432-2285. Dostupné z: doi:10.1007/s00468-016-1491-5
- VON SCHNEIDER, Marianne a G. HALBWACHS, 1989. Anatomische und morphologische Untersuchungen zur Regenerationsfähigkeit einer durch Fluorimmissionen geschädigten Fichte. *European Journal of Forest Pathology* [online]. **19**(1), 29–46. ISSN 03001237. Dostupné z: doi:10.1111/j.1439-0329.1989.tb00767.x
- VON ARX, Georg a Marco CARRER, 2014. ROXAS – A new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers. *Dendrochronologia* [online]. **32**(3), 290–293. ISSN 1125-7865. Dostupné z: doi:10.1016/j.dendro.2013.12.001
- VON ARX, Georg, Alan CRIVELLARO, Angela L. PRENDIN, Katarina ČUFAR a Marco CARRER, 2016. Quantitative Wood Anatomy-Practical Guidelines. *Frontiers in Plant Science* [online]. **7**, 781. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2016.00781
- WARDROP, A. B. a H. E. DADSWELL, 1957. Variations in the Cell Wall Organization of Tracheids and Fibres [online]. **11**(2), 33–41. ISSN 1437-434X. Dostupné z: doi:10.1515/hfsg.1957.11.2.33
- WILMKING, Martin, Marieke MAATEN-THEUNISSEN, Ernst MAATEN, Tobias SCHARNWEBER, Allan BURAS, Christine BIERMANN, Marina GURSKAYA, Martin HALLINGER, Jelena LANGE, Rohan SHETTI, Marko SMILJANIC a Mario TROUILLIER, 2020. Global assessment of relationships between climate and tree growth. *Global Change Biology* [online]. **26**(6), 3212–3220. ISSN 1354-1013, 1365-2486. Dostupné z: doi:10.1111/gcb.15057
- WIMMER, R. a Michael GRABNER, 1997. Effects of climate on vertical resin duct density and radial growth of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees*

[online]. **11**(5), 271–276. ISSN 0931-1890, 1432-2285. Dostupné z: doi:10.1007/PL00009673

- WIMMER, R. a G. HALBWACHS, 1992. Holzbiologische Untersuchungen an fluorgeschiedigten Kiefern. *Holz als Roh- und Werkstoff* [online]. **50**(7–8), 261–267. ISSN 0018-3768, 1436-736X. Dostupné z: doi:10.1007/BF02615348
- WIMMER, R. a Roland E. VETTER, ed., 1999. *Tree-ring analysis: biological, methodological, and environmental aspects*. Wallingford, Oxon, UK ; New York, NY, USA: CABI Pub. ISBN 978-0-85199-312-6.
- WIMMER, Rupert, 2002. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia* [online]. **20**(1–2), 21–36. ISSN 1125-7865. Dostupné z: doi:10.1078/1125-7865-00005
- WODZICKI, T. J., 1971. Mechanism of Xylem Differentiation in *Pinus silvestris* L. *Journal of Experimental Botany* [online]. **22**(3), 670–687. ISSN 0022-0957, 1460-2431. Dostupné z: doi:10.1093/jxb/22.3.670
- XU, Jinmei, Jianxiong LU, Robert EVANS a Geoffrey M. DOWNES, 2014. Relationship between Ring Width and Tracheid Characteristics In *Picea crassifolia*: Implication in Dendroclimatology. *BioResources* [online]. **9**(2), 2203–2213. ISSN 1930-2126. Dostupné z: doi:10.15376/biores.9.2.2203-2213
- ZANG, Christian a Franco BIONDI, 2015. treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships. *Ecography* [online]. **38**(4), 431–436. ISSN 09067590. Dostupné z: doi:10.1111/ecog.01335
- ZÁVODSKÝ, D., 1985. Meranie kyselej depozície. In: *Kyselá atmosférická depozice a její ekologické důsledky. Sborník semináře Ekologické sekce Čs. biologické společnosti (edited by Černý)*.
- ZHAO-GANG, Liu a Li FENG-RI, 2003. The generalized Chapman-Richards function and applications to tree and stand growth. *Journal of Forestry Research* [online]. **14**(1), 19–26. ISSN 1993-0607. Dostupné z: doi:10.1007/BF02856757

- ZIACO, Emanuele, Franco BIONDI, Sergio ROSSI a Annie DESLAURIERS, 2014. Climatic influences on wood anatomy and tree-ring features of Great Basin conifers at a new mountain observatory. *Applications in Plant Sciences* [online]. 2(10). Dostupné z: doi:10.3732/apps.1400054
- ZIMERMANN, F., H. LUX, F. REUTER a O. WIENHHAUS, 2002. SO2 pollution and forest decline in the Ore Mountains – historical aspects, scientific analysis, future developments. In: *Lomský B, Materna J, Pfanz H (eds) SO2-pollution and forests decline in the Ore Mountains, Forestry and Game Management Research Institute, Jiloviště-Strnady, CZ, pp 86 – 116.*

9. Přílohy

9.1. Příloha č. 1 – odezva plochy lumene na teplotu (response funkce)

Příloha č. 1 obsahuje porovnání růstové odezvy plochy lumene na průměrnou měsíční teplotu. Jsou porovnávány jednotlivé lokality a jejich průměrná chronologie.

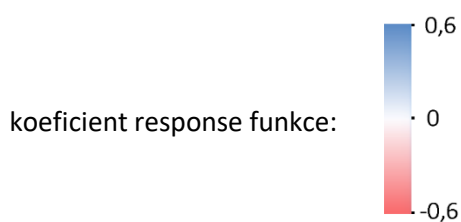
Vysvětlivky a legenda:

červen – průměrná teplota měsíce předchozího roku (malé písmo)

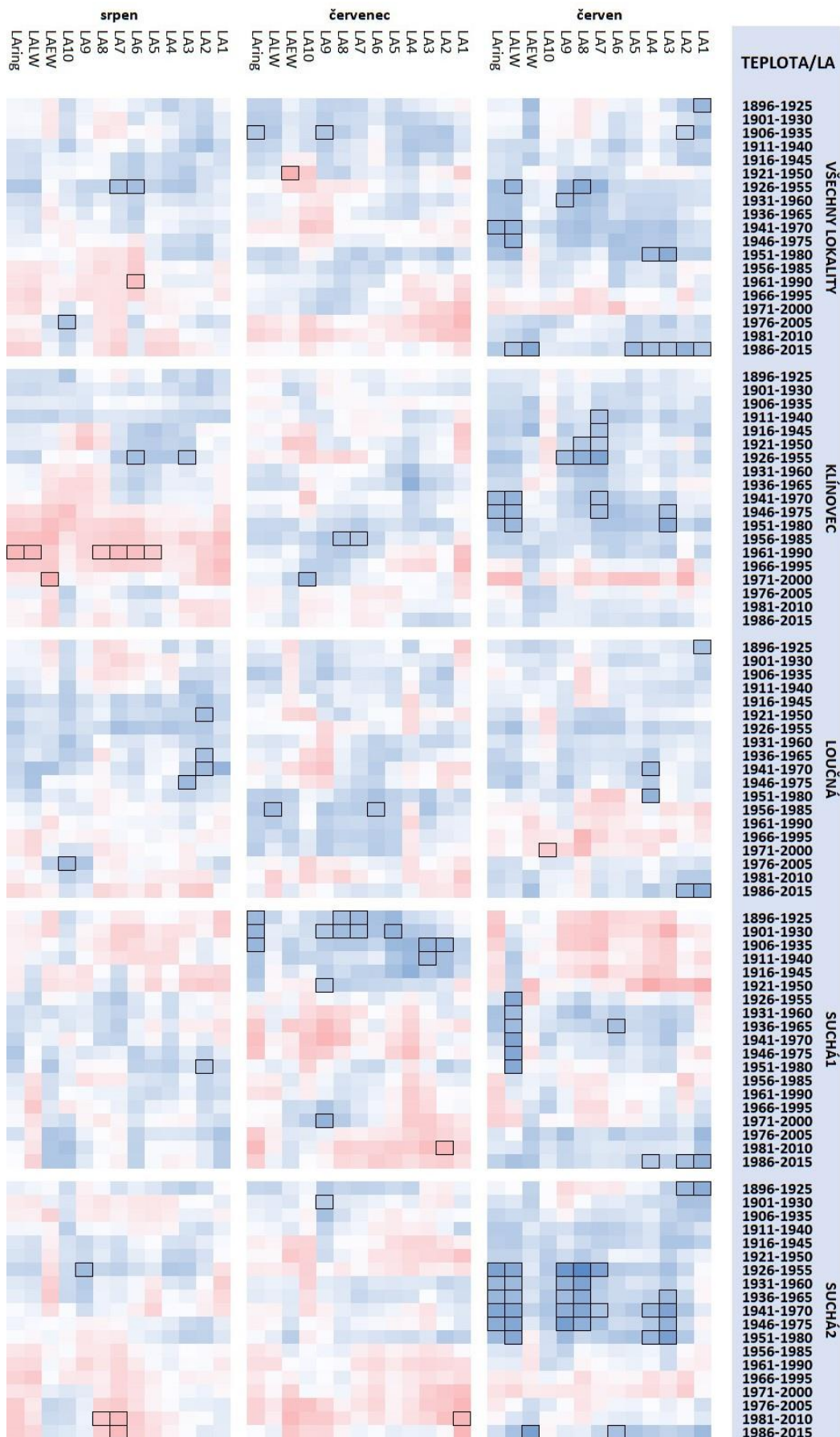
ČERVEN – průměrná teplota měsíce daného roku (kapitálky)

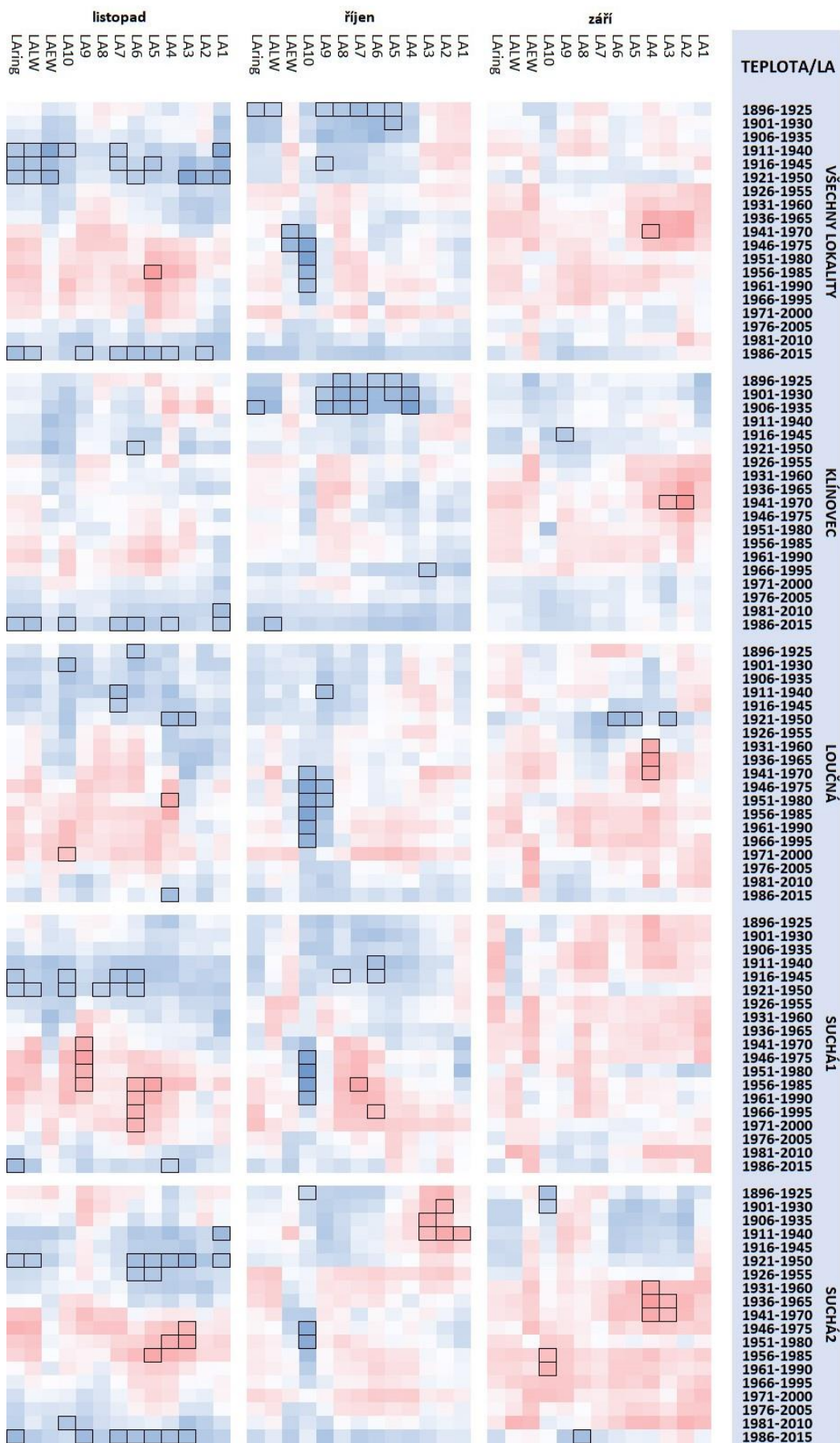
LA1- LA10 – jednotlivé sektory

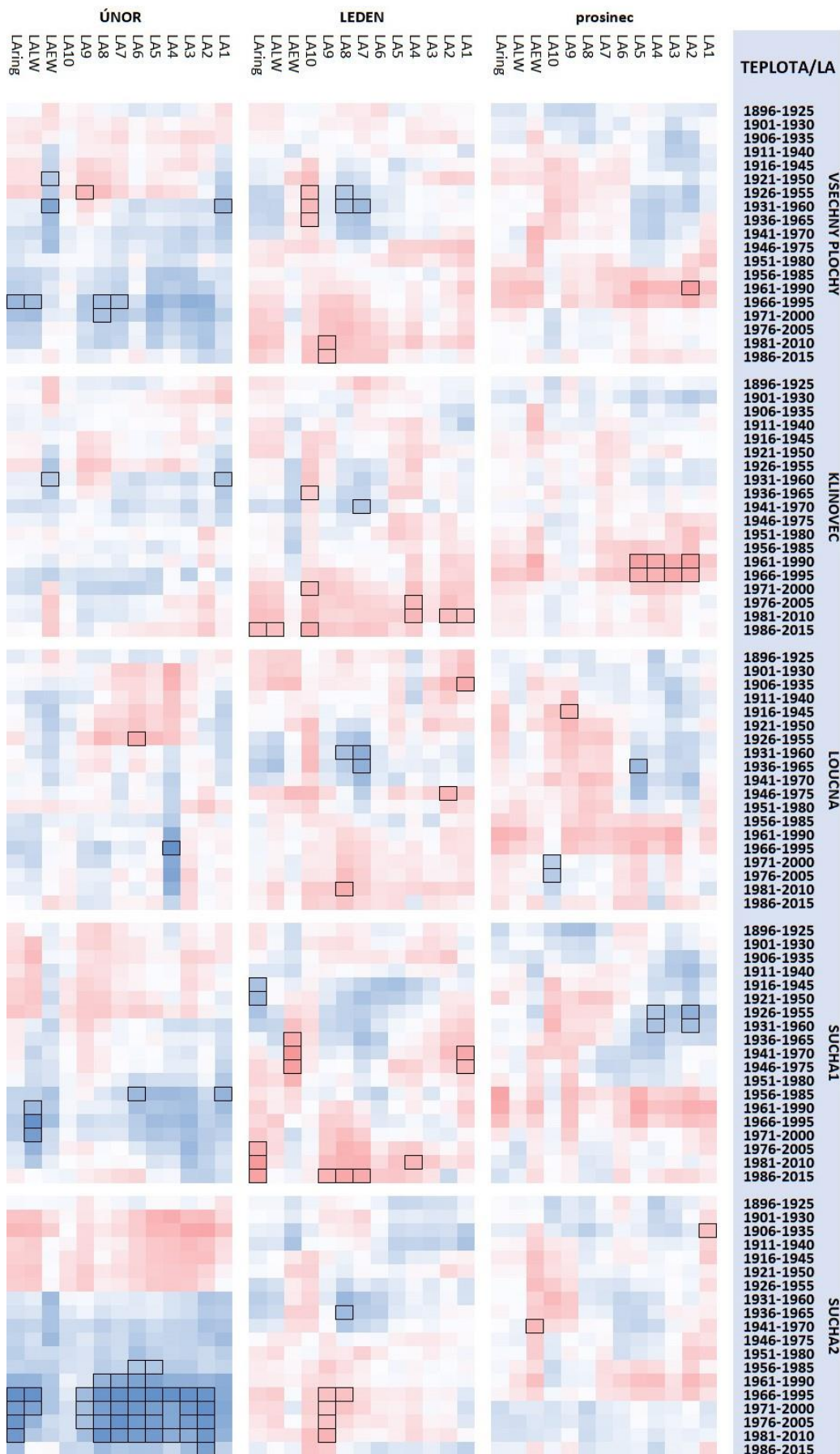
LAEW, LALW, LARing – jarní dřevo, letní dřevo a celý letokruh

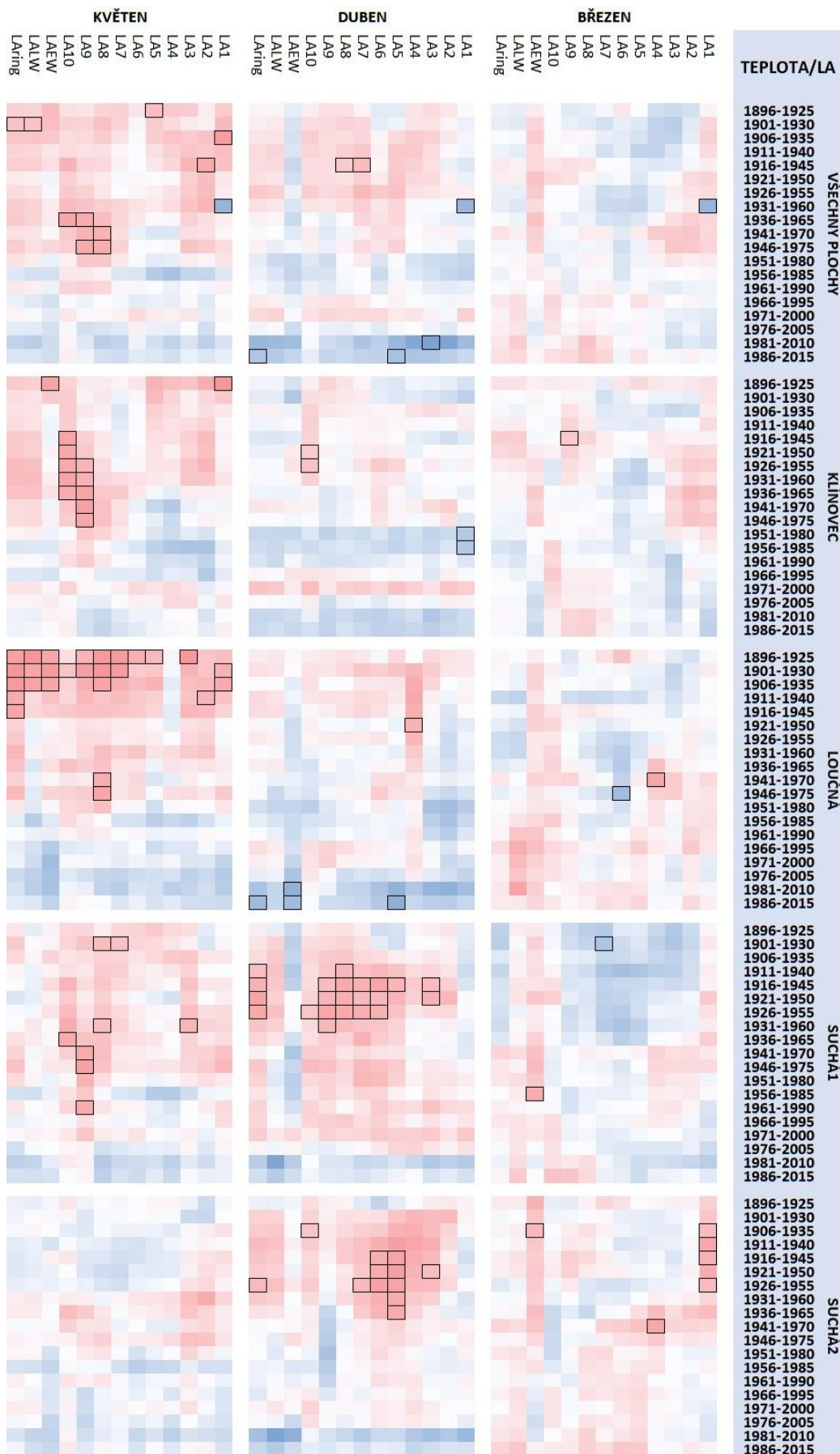


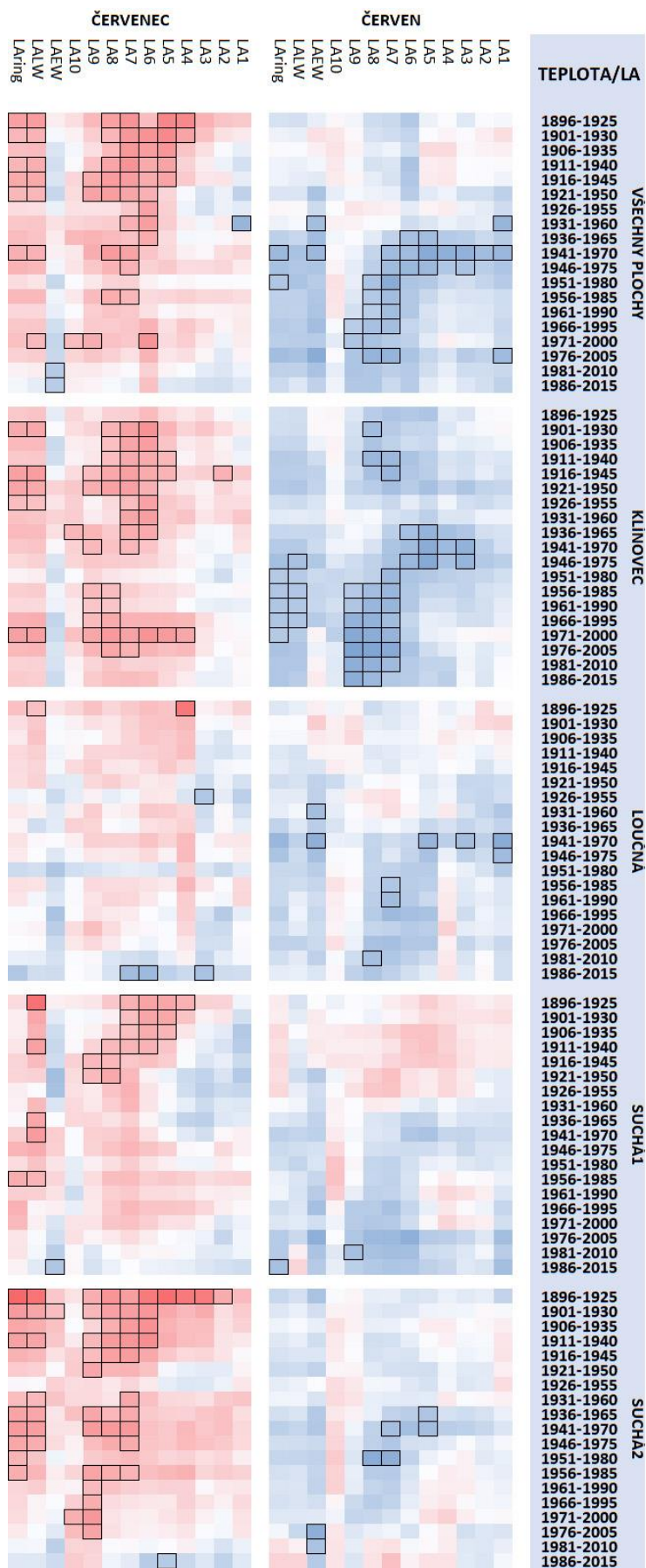
odezva signifikantní na hladině významnosti 0,05 -

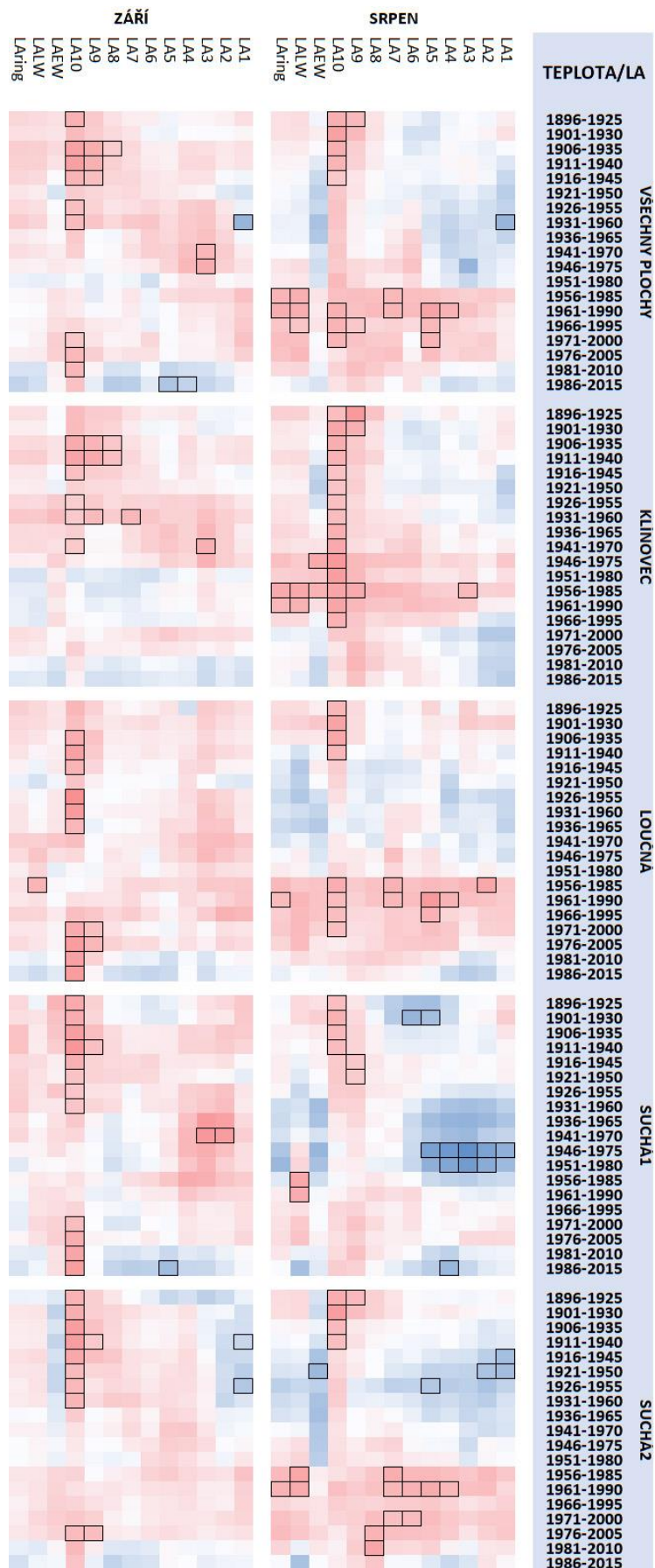












9.2. Příloha č. 2 – odezva tloušťky buněčné stěny na teplotu (response funkce)

Příloha č. 2 obsahuje porovnání růstové odezvy radiální tloušťky buněčné stěny na průměrnou měsíční teplotu. Jsou porovnávány jednotlivé lokality a jejich průměrná chronologie.

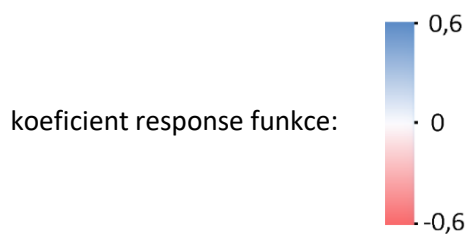
Vysvětlivky a legenda:

červen – průměrná teplota měsíce předchozího roku (malé písmo)

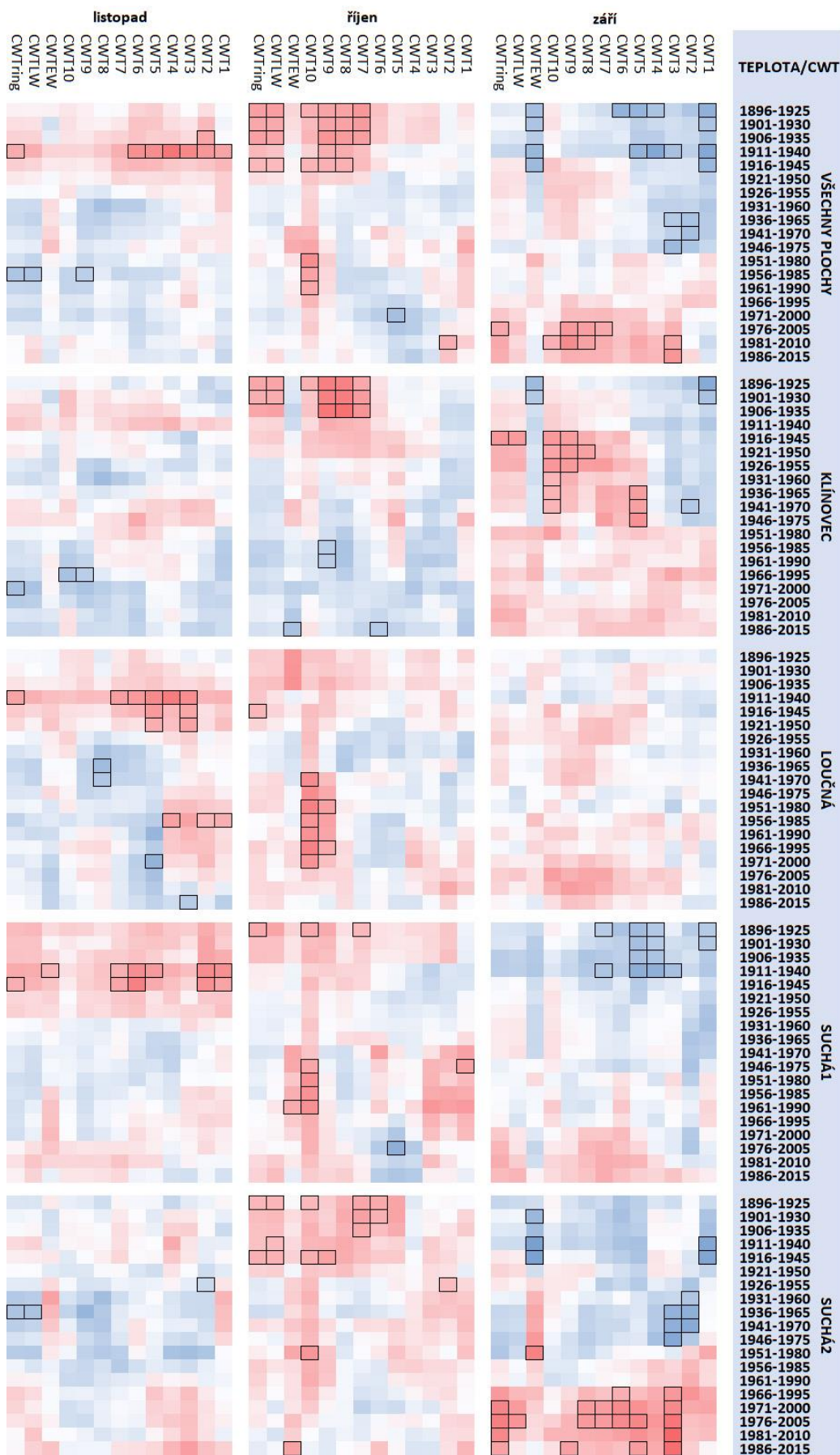
ČERVEN – průměrná teplota měsíce daného roku (kapitálky)

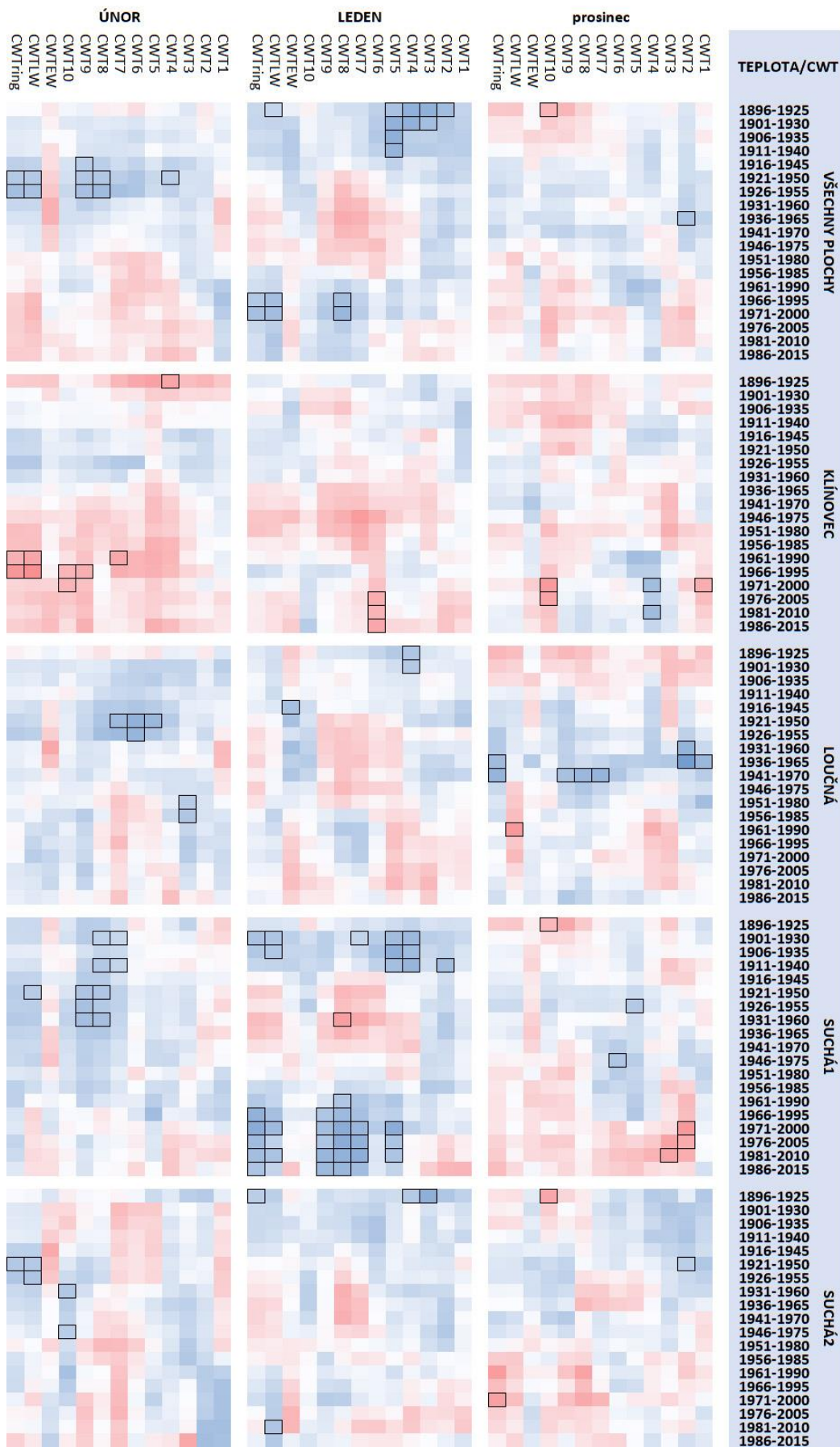
CWT1 - CWT10 – jednotlivé sektory

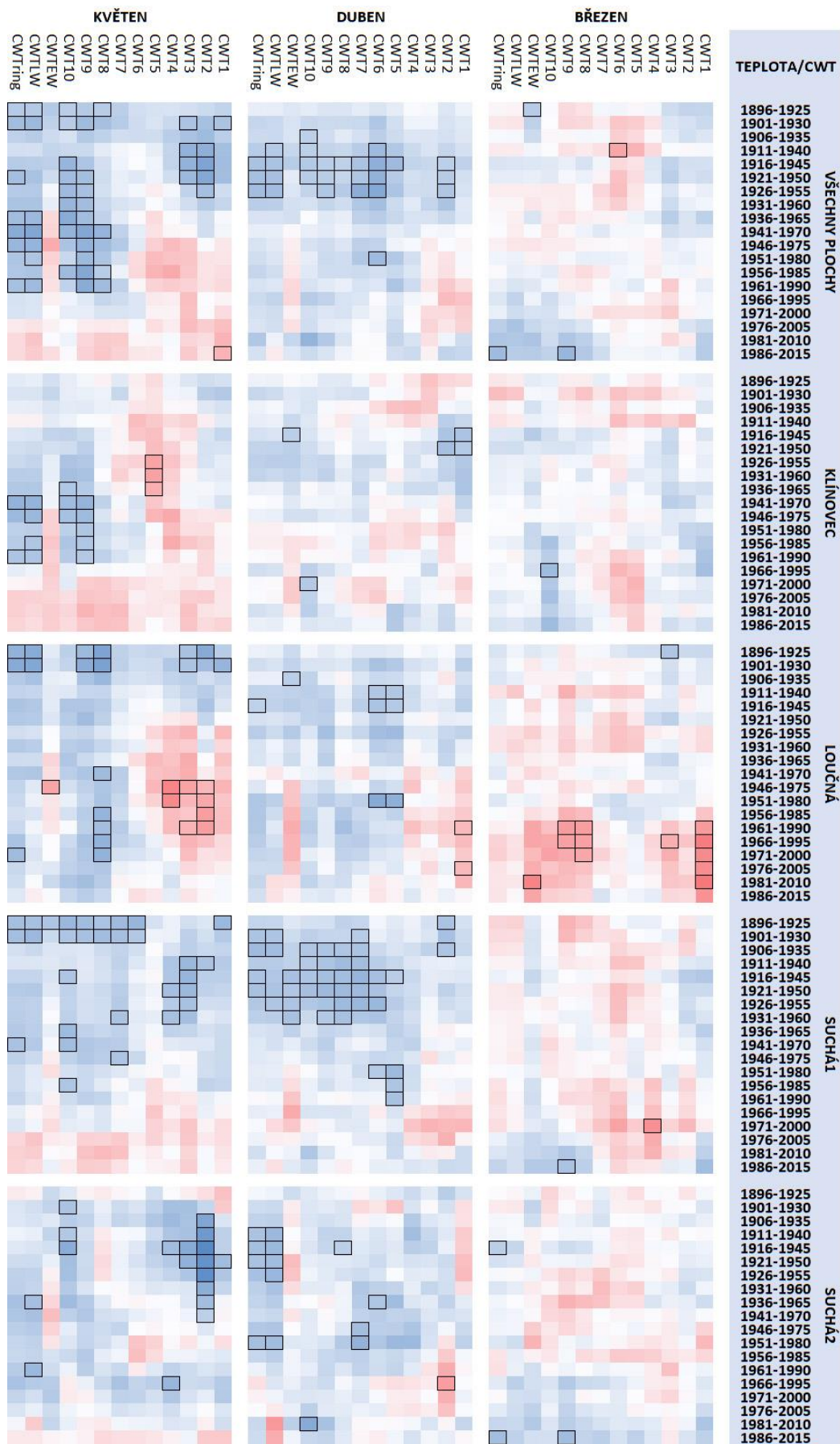
CWTEW, CWTLW, CWTring jarní dřevo, letní dřevo a celý letokruh

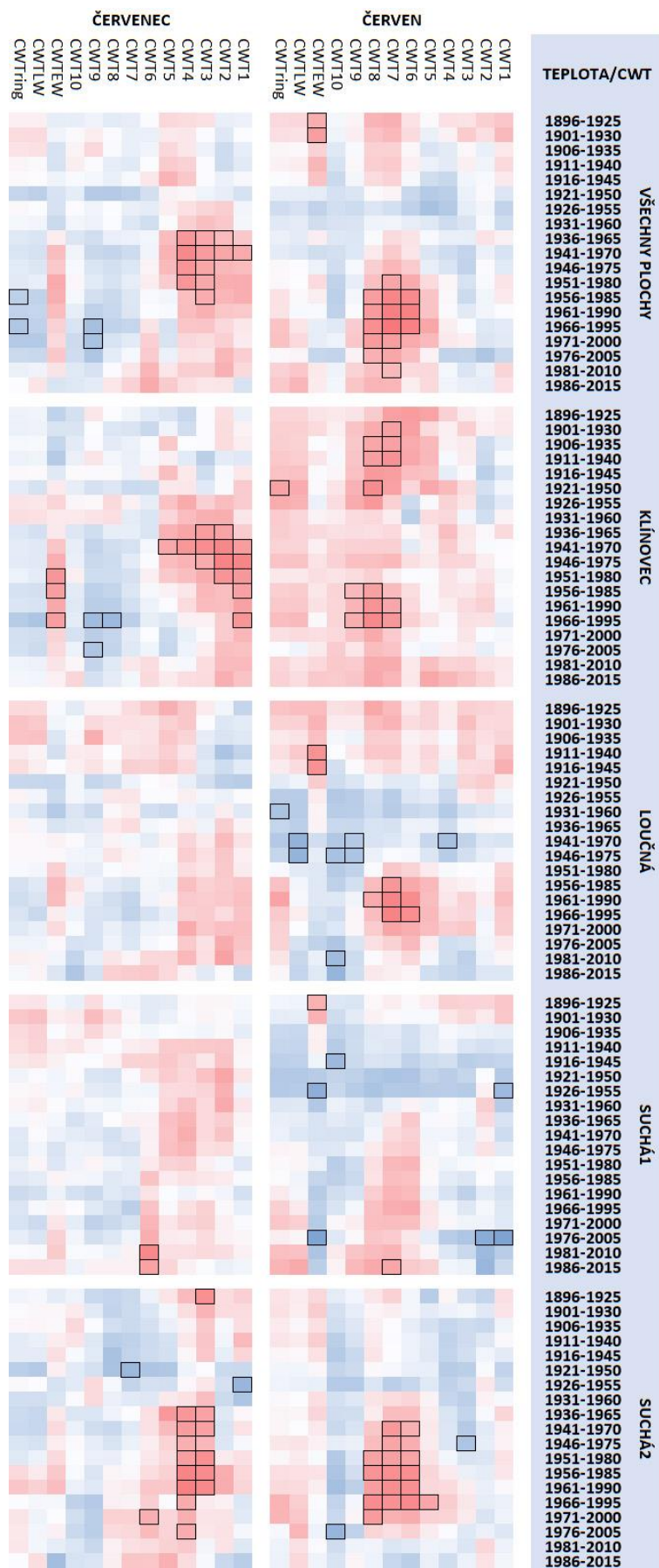


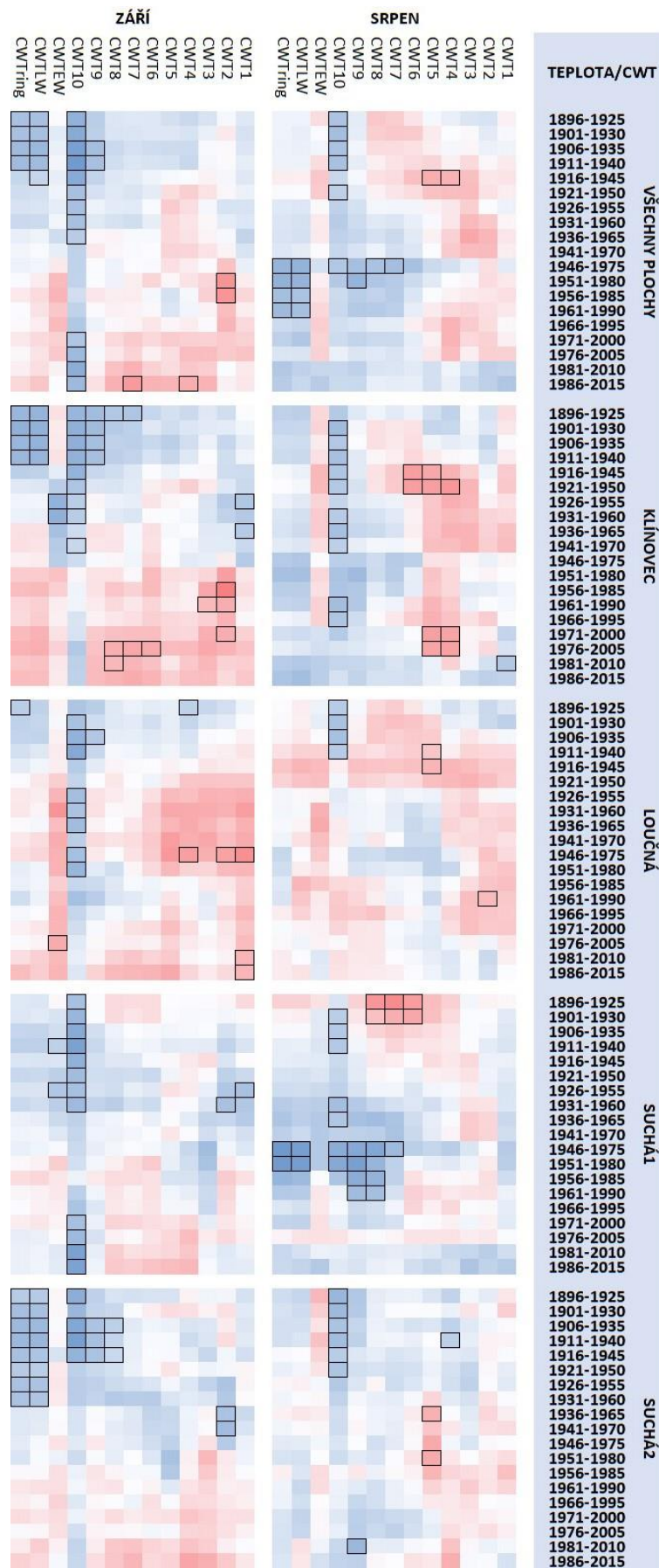
odezva signifikantní na hladině významnosti 0,05 -











9.3. Příloha č. 3 – odezva plochy lumene na sumu srážek (response funkce)

Příloha č. 3 obsahuje porovnání růstové odezvy plochy lumene na měsíční srážkové úhrny. Jsou porovnávány jednotlivé lokality a jejich průměrná chronologie.

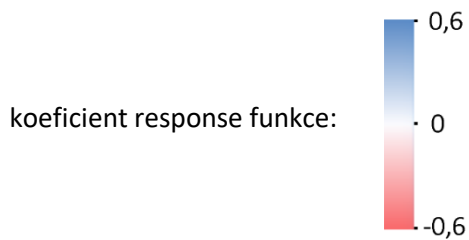
Vysvětlivky a legenda:

červen – srážkový úhrn měsíce předchozího roku (malé písmo)

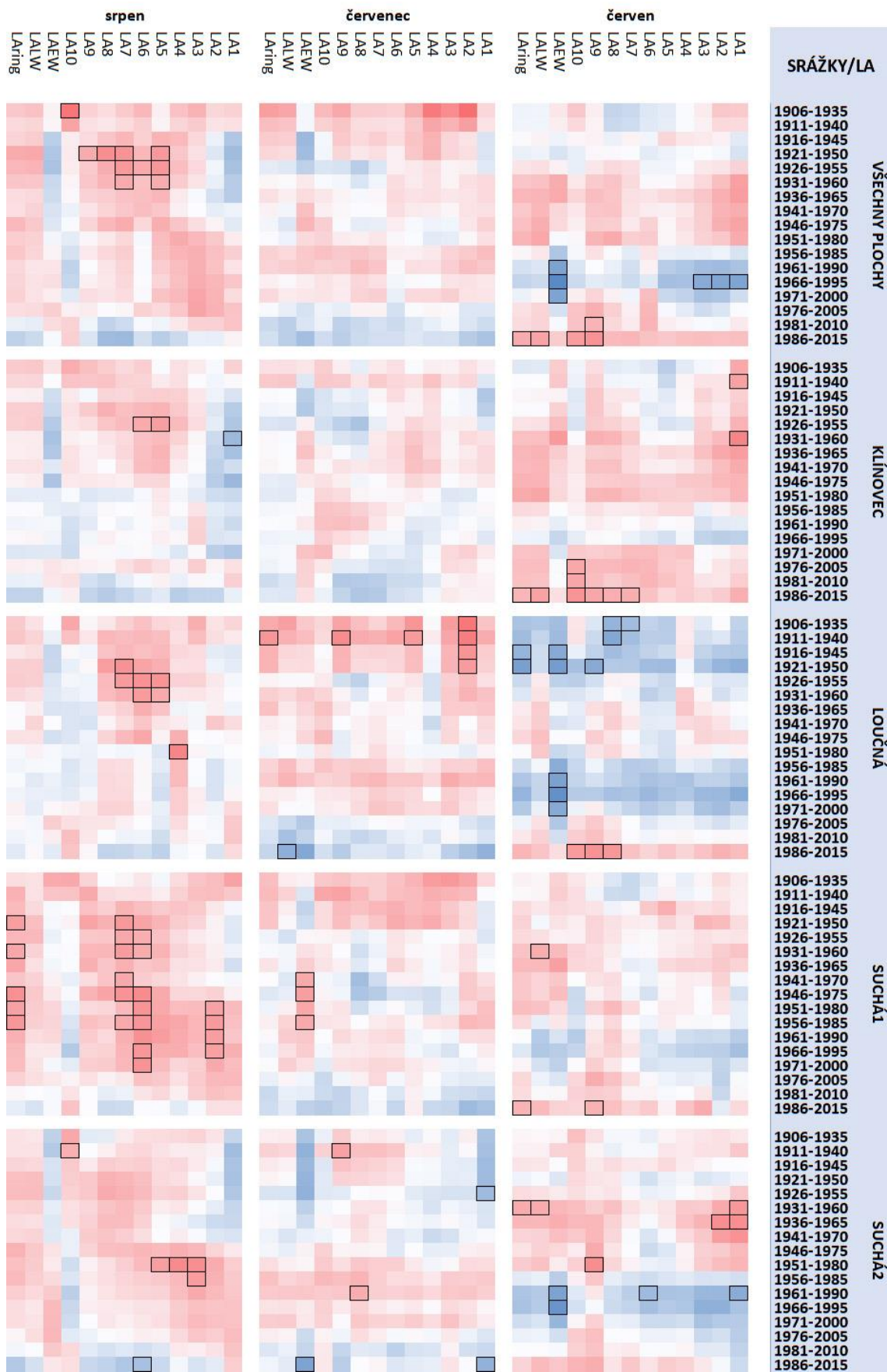
ČERVEN – srážkový úhrn měsíce daného roku (kapitálky)

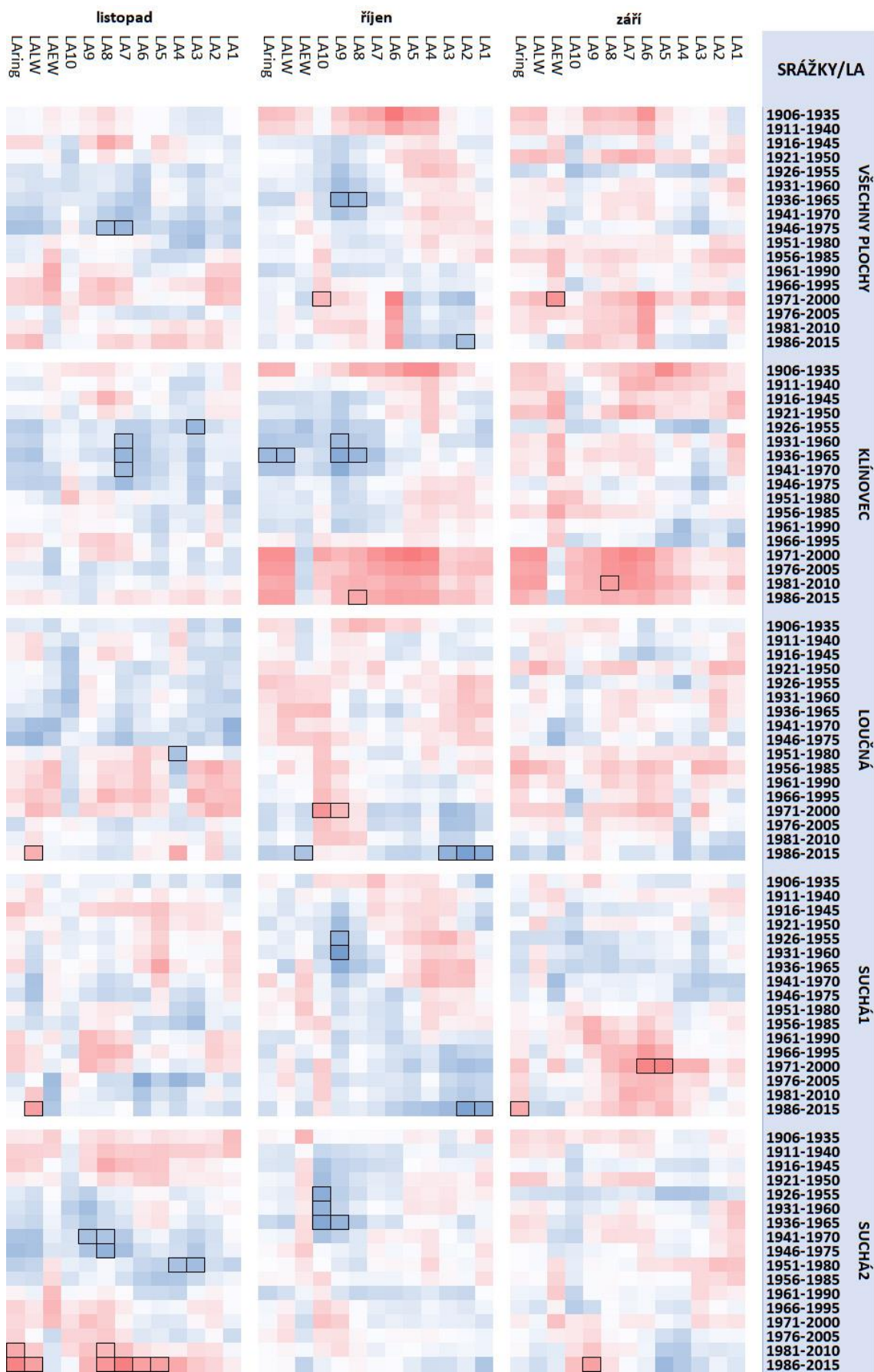
CWT1 - CWT10 – jednotlivé sektory

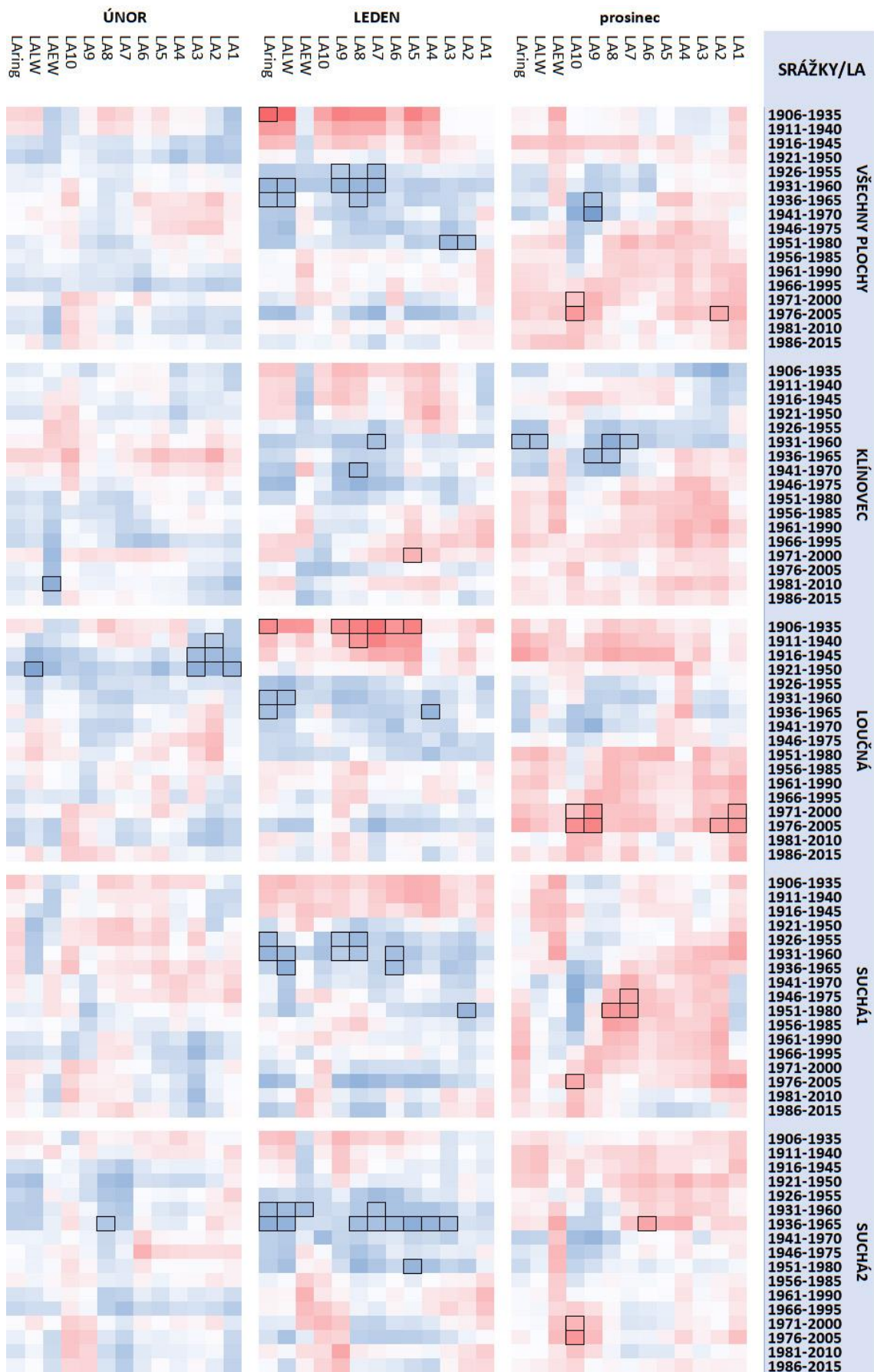
CWTEW, CWTLW, CWTring – jarní dřevo, letní dřevo a celý letokruh

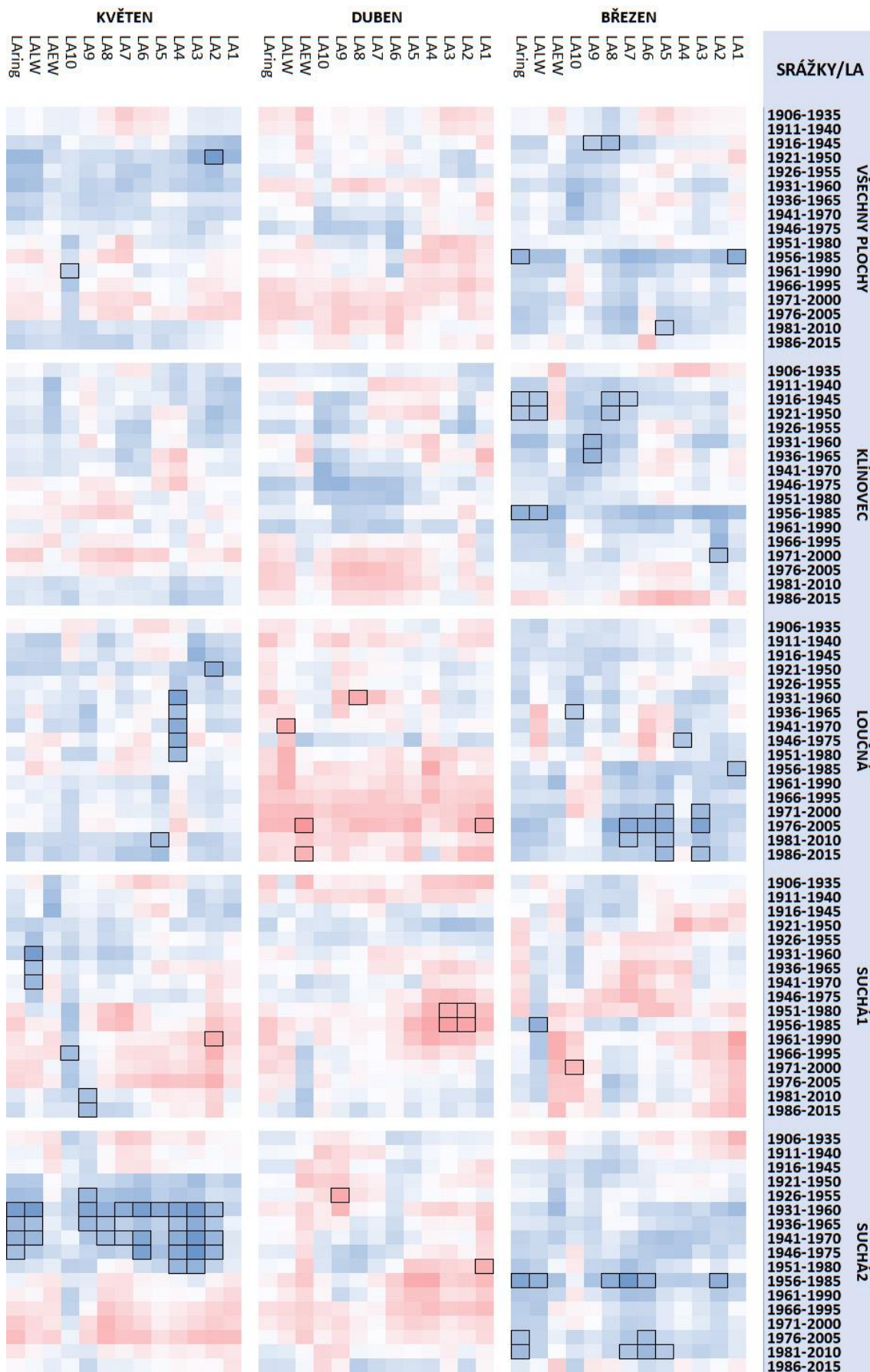


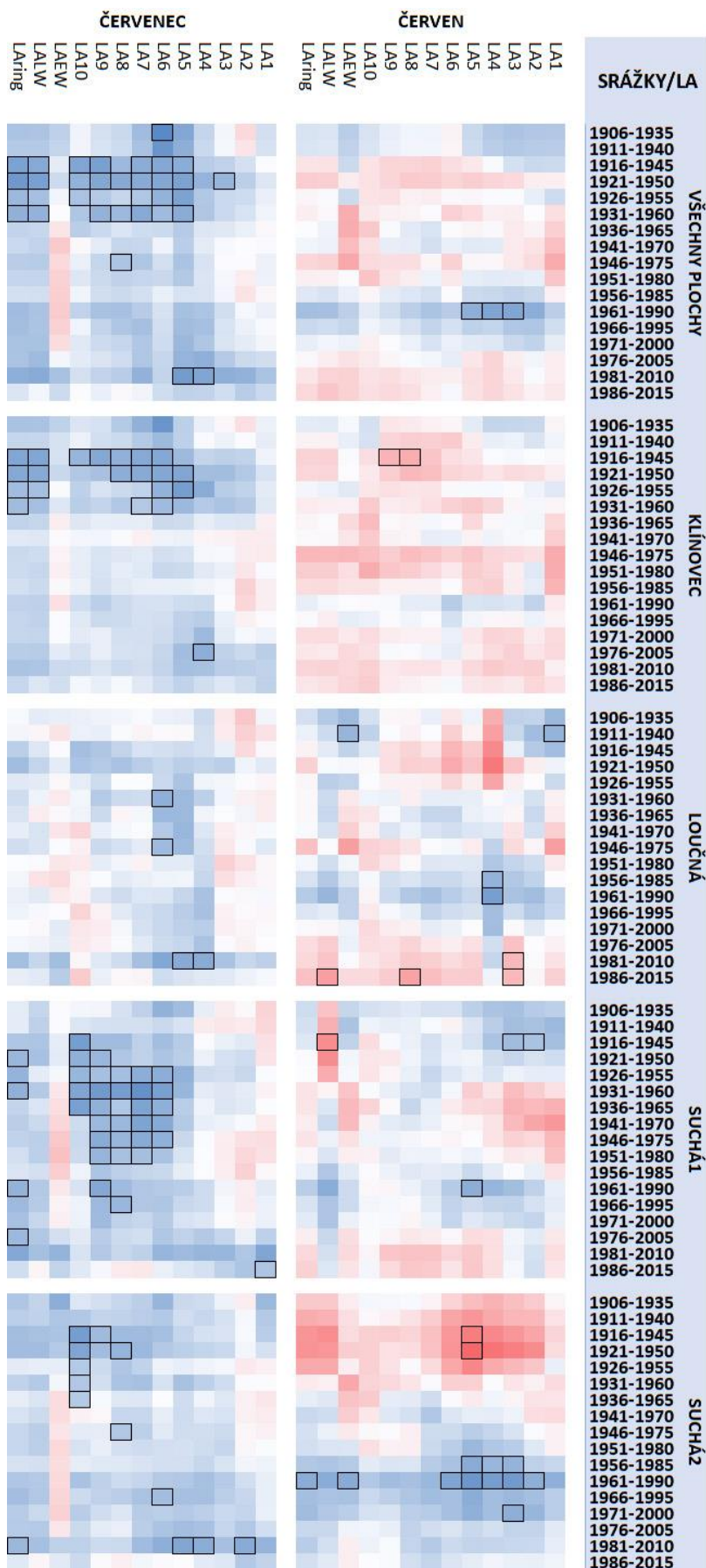
odezva signifikantní na hladině významnosti 0,05 -











9.4. Příloha č. 4 – odezva tloušťky buněčné stěny na srážky (response funkce)

Příloha č. 2 obsahuje porovnání růstové odezvy radiální tloušťky buněčné stěny na měsíční srážkové úhrny. Jsou porovnávány jednotlivé lokality a jejich průměrná chronologie.

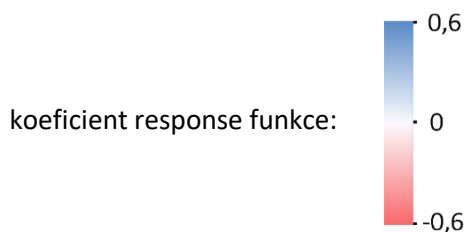
Vysvětlivky a legenda:

červen – srážkový úhrn měsíce předchozího roku (malé písmo)

ČERVEN – srážkový úhrn měsíce daného roku (kapitálky)

CWT1 - CWT10 – jednotlivé sektory

CWTEW, CWTLW, CWTring jarní dřevo, letní dřevo a celý letokruh



odezva signifikantní na hladině významnosti 0,05 -

