

STOPA IMISNÍ KALAMITY V ANATOMICKÝCH ZNACÍCH DŘEVA SMRKU (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) V OBLASTI KLÍNOVCE (KRUŠNÉ HORY)

TRACE OF AIR POLLUTION DISASTER IN THE XYLEM TRAITS OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) KARST) IN THE KLÍNOVEC AREA (ORE MOUNTAINS, CZECH REPUBLIC)

MARTIN LEXA¹⁾ ✉ - MONIKA VEJPUSTKOVÁ²⁾ - ALINA SAMUSEVICH¹⁾ - ALEŠ ZEIDLER¹⁾

¹⁾Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Kamýcká 129, 165 21 Praha 6 - Suchbát, Czech Republic

²⁾Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, v. v. i., Strnady 136, 252 02 Jíloviště, Czech Republic

✉ e-mail: lexa@fld.czu.cz

ABSTRACT

Anatomical parameters can be considered as a sensitive indicator of environmental changes on the intra-annual level. Methods of quantitative wood anatomy were used to study the dynamics of xylem traits for spruce growing in so called „Black Triangle“ region where the fossil fuel emissions caused one of the globally highest pollutant depositions (SO_2 , NO_x , F) in the 1970s and 1980s. The Klínovec study area was selected as a model area considering the combination of harsh climate and long-term air pollution load. The series of anatomical features such as number of tracheids, lumen area and cell wall thickness together with ring widths were examined for the entire tree life span. We obtained a unique, more than hundred years long sequence of anatomical parameters covering the period before, during and after the extreme air pollution load. Number of cells and tree-ring widths were detected as the most responsive features, while lumen area and cell-wall thickness were only slightly affected during the peak time of pollution concentration. For the future research, we suggest studying the anatomical features of early wood and late wood cells separately to verify the differences in their response.

For more information see Summary at the end of the article.

Klíčová slova: Černý trojúhelník, kvantitativní anatomie dřeva, SO_2 , NO_x , růstový trend, plocha lumenu, tloušťka buněčné stěny

Key words: Black Triangle, quantitative wood anatomy, SO_2 , NO_x , growth trend, lumen area, cell wall thickness

ÚVOD

Radiální růst stromů spolu se sezónností klimatu vedou u dřevin v mírném podnebném pásu k tvorbě letokruhů. Jejich utváření je však komplikovaný proces, který je determinován jak environmentálními podmínkami, tak geneticky podmíněnými vlastnostmi dané dřeviny (FRITTS 1976). COOK (1985) definuje radiální přírůst jako funkci klimatu, disturbancí a biologické variability. WIMMER (2002) a VAGANOV et al. (2006) zjistili, že Cookův model je aplikovatelný nejen pro radiální přírůst, ale rovněž pro změny anatomické stavby dřeva, neboť změny v tloušťkovém růstu jsou primárně determinovány modifikací buněčné struktury. Anatomické parametry tracheid, jako jsou například radiální rozměr tracheidy, tloušťka buněčné stěny, plocha lumenu, podíl letního dřeva, výskyt pryskyřičných kanálků či fluktuace hustoty uvnitř letokruhu nám mohou poskytnout užitečné informace o prostředí, ve kterém růst probíhal (WIMMER, GRABNER 1997; WIMMER 2002; OLANO et al. 2012; ZIACO et al. 2014). Anatomické charakteristiky mohou reagovat na stres rozdílným způsobem, což z nich činí

potenciálně vhodné proxy pro dendroekologické studie (KOZŁOWSKI et al. 1991; SCHWEINGRUBER 1996; GINDL et al. 2000; WIMMER 2002; VAGANOV et al. 2006).

Jak prokázali WIMMER, HALBWACHS (1992), KURCZYŃSKA et al. (1997), SAMUSEVICH et al. (2017) a VEJPUSTKOVÁ et al. (2017), k modifikaci anatomických parametrů může docházet i vlivem imisní zátěže. Dle studie KURCZYŃSKA et al. (1997) produkovali jedinci borovice lesní na znečištěných stanovištích menší počet xylémových a floémových buněk než na stanovištích bez znečištění. Docházelo také k narušení diferenciaci tracheid. Dle této studie za těmito efekty nestojí nedostatek živin, ale pravděpodobně toxický efekt polutantů, zejména síry a těžkých kovů. Vlivem toxicity dochází ke snížení fotosyntetické kapacity stromů, což negativně ovlivňuje dostupnost a ukládání živin, a tedy i produkci růstových regulátorů, kterým je například auxin. Změny v polárním transportu auxinu v kambiální zóně pak negativně ovlivňují kambiální aktivitu (KURCZYŃSKA et al. 1997). VEJPUSTKOVÁ et al. (2017) uvádí, že v reakci na klimatický extrém spojený s vysokou

imisní zátěží byla kromě poklesu šířek letokruhů pozorována odezva v počtu tracheid v letokruzích a šířkách lumenů, nejvíce v jarní části letokruhu.

Ve 2. pol. 20. století patřila oblast tzv. Černého trojúhelníku, zahrnující severní Čechy a přilehlé oblasti Saska a Polska k nejvíce znečištěným v rámci celé Evropy (BLAŽKOVÁ 1996). V 70. a 80. letech, kdy znečištění kulminovalo, došlo k prudkému zhoršení zdravotního stavu lesa (FIALA et al. 2002). Nejvíce postižena byla východní část Krušných hor (ZIMMERMANN et al. 2002), kde došlo k rozsáhlému odumírání smrkových porostů (KUBELKA et al. 1992; MATERNA 1999). S rychlým poklesem imisní zátěže v 90. letech (HŮNOVÁ et al. 2004) se začal zlepšovat i zdravotní stav přežívajících porostů (FIALA et al. 2002). Dendrochronologické studie realizované v oblasti Černého trojúhelníku ukázaly, že smrk po hluboké přírůstové depresi na přelomu 70. a 80. let začal rychle regenerovat (SANDER et al. 1995; KROUPOVÁ 2002) a na konci 90. let tloušťkový přírůst dokonce převýšil hodnoty z období před extrémním znečištěním (RYDVAL et al. 2012; KOLÁŘ et al. 2015). Velmi málo je však známo o tom, jakým způsobem extrémní míra znečištění ovlivnila mikroskopickou stavbu dřeva smrku. Výjimkou je práce WIMMERA (2002) ze saské strany Krušných hor a dále studie SAMUSEVICH et al. (2017), která se však zabývá pouze epizodou akutního poškození smrkových porostů v Krušných horách po zimě 1995/96.

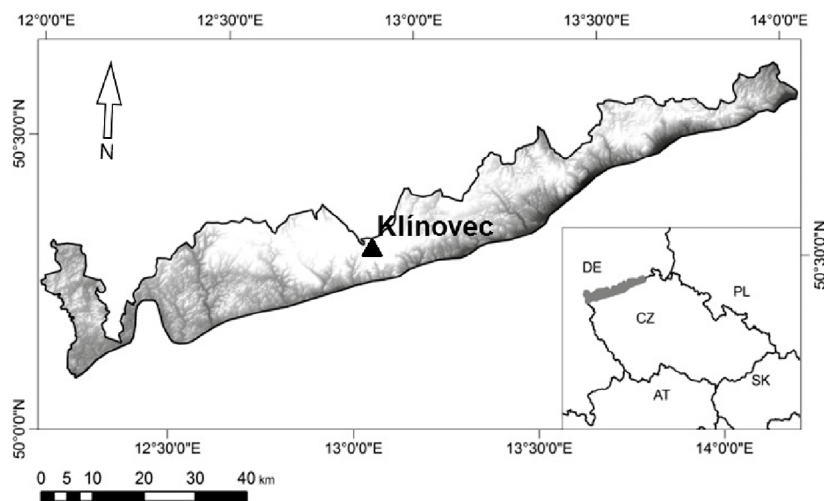
Cílem předkládané práce je retrospektivně analyzovat vliv imisní zátěže v 70. a 80. letech 20. století na mikroskopickou stavbu dřeva smrku a určit, který anatomický parametr je nejvhodnějším proxy pro studium vlivu znečištění. Vzhledem k tomu, že změny v radiálním růstu jsou podmíněny změnami buněčné struktury, předpokládáme, že znečištění významně ovlivnilo anatomické charakteristiky tracheid, kterými jsou plocha lumenu (MCA), počet buněk v letokruhu v radiálním směru (Nmm) a tloušťka buněčných stěn v radiálním směru (CWTrad), podobně jako šířku letokruhu (MRW).

MATERIÁL A METODIKA

Lokalita

Jako studijní lokalita byl zvolen nejvyšší vrchol Krušných hor – Klínovec (1244 m n. m.) – obr. 1. Důvodem je jednak existence starých smrkových porostů, které přežily imisní kalamitu, 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 (obr. 2).

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. 1). První tři zmí-



Obr. 1.
Poloha zájmové oblasti
Fig. 1.
Area of interest

Tab. 1.
Popis zájmových ploch
Areas of interest – description

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

něné plochy byly zejména v zimním období často ovlivněny 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 na vrcholu Klínovce je pak specifická tím, že se často nachází nad touto vrstvou, a proto v našem výběru paradoxně patří k plochám s nižší imisní zátěží. 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.

Odběr a příprava vzorků

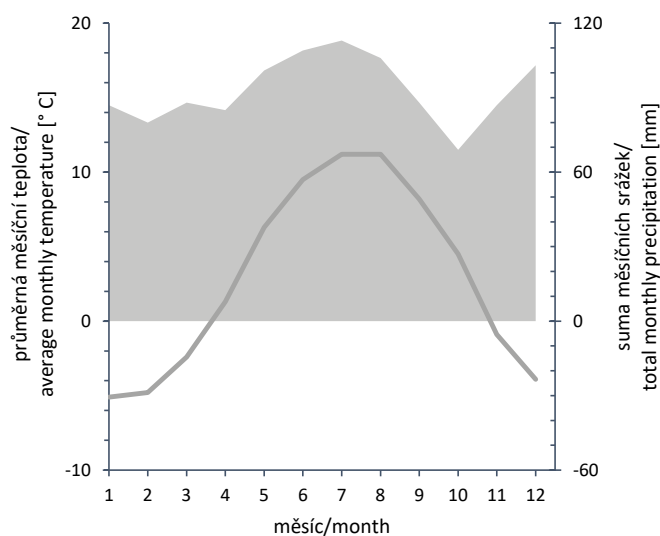
Pro křížové datování bylo přírůstovým nebozezem v prsní výšce (130 cm) odebráno celkem 23 vývrtů ze 14 stromů. Bylo dbáno na to, aby byly vzorkovány úrovně stromy. Na ploše na vrcholu Klínovce bylo odebráno pět stromů, přičemž z každého jedince byl odebrán jeden vývrt. Na ostatních třech plochách byli vzorkováni vždy tři jedinci, z každého byly odebrány dva vývrty na protilehlých stranách kmene ve směru po vrstevnici, abychom se vyhnuli případnému výskytu tlakového dřeva. 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 14 vývrtů. 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 alkoholem 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 (ARX et al. 2016). Následně byly preparáty nasnímány pomocí motorizovaného mikroskopu Ni-

kon Ni-E při stonásobném optickém zvětšení. Pro snímání byl použit program NISS-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.

Mikroskopické snímky byly analyzovány pomocí programu ROXAS v3.0.1 (ARX et al. 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 (MCA) a průměrná tloušťka buněčné stěny v radiálním směru (CWTrad). Parametr počet tracheid v letokruhu v pásu širokém 1 mm s osou v radiálním směru (Nmm) byl vypočtený z parametru „počet tracheid na mm²“, který byl násoben šířkou letokruhu v milimetrech. Jednalo 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 1961 letokruzích.

Zpracování dat

Letokruhy měřené na mikroskopických preparátech byly přiřazeny k jednotlivým kalendářním rokům na základě srovnání s letokruhovými sériemi daných vývrtů 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. 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



Obr. 2.

Klimadiagram z Fichtelbergu – nejbližší meteorologické stanice (nadmořská výška 1213 m n. m., průměrná roční teplota 2,9 °C, průměrný roční úhrn srážek 1121 mm)

Fig. 2.

Climadiagram from the nearest weather station (Fichtelberg) – 1213 m a. s. l., average annual temperature 2.9°C, annual precipitation 1121 mm

o 30 % rozdílné hodnoty oproti průměrné hodnotě za poslední tři roky. Byla použita metodika dle SCHWEINGRUBERA (1990), kritéria však byla zmírněna. Při identifikaci významných roků v chronologických šířkách letokruhů a počtu tracheid bylo potřeba zmírnit kritické hodnoty pro označení letokruhu významným z doporučených 60 % rozdílu oproti průměrné hodnotě z předchozích tří let (SCHWEINGRUBER et al. 1990) na 30 %, protože změny v sériích jsou spíše pozvolné. 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. 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.

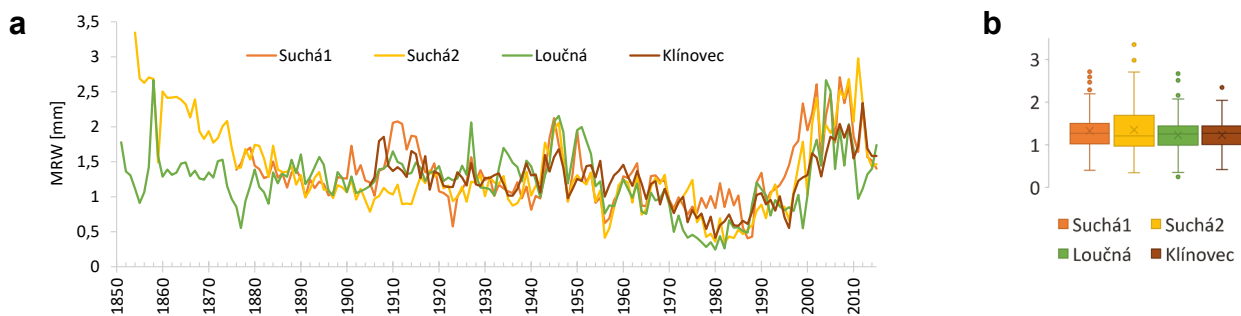
Pomocí jednofaktorové Anovy bylo testováno, zda mezi plochami s různou expozicí existují významné rozdíly v anatomických parametrech ve stresovém období. Pro analýzu byly použity průměrné řady indexů anatomických parametrů pro danou plochu v období 1971–1990. Pokud byl výsledek Anovy signifikantní, byl následně aplikován Tukeyho test mnohonásobných srovnání k detekci významných rozdílů mezi jednotlivými plochami.

VÝSLEDKY

Šířka letokruhů

Průměrná šířka ročních přírůstů dřeva byla nejvyšší na ploše Suchá 2 (1,33 mm). Nejnížší průměrné přírůsty (1,22 mm) se vyskytovaly na ploše Klínovec, která se nachází v nejvyšší nadmořské výšce. Nejstarší vzorkovaný jedinec měl první datovaný letokruh v roce 1834, nejstarší datovaný letokruh použitý pro měření anatomických parametrů je z roku 1839 z plochy Suchá 1. Nejvyššího průměrného stáří dosahovali zkoumaní jedinci na ploše Loučná (171 let), naopak průměrně nejmladší jedinci se nacházeli na ploše poblíž vrcholu Klínovce (113 let), stáří nejmladšího jedince z této lokality a zároveň i z celého souboru je 103 let.

Na všech plochách jsou patrná lokální minima MRW v letech 1948 a 1956 (obr. 3a). Dále je zjevný pokles hodnot MRW od druhé poloviny 60. let. Následný strmý vzestup hodnot koncem 80. let je na třech plochách přerušeno lokálním minimem v roce 1996, na ploše Suchá 2 však tento pokles zaznamenán nebyl. Průměrné šířky letokruhů pro jednotlivé plochy se mezi sebou statisticky významně liší ($p < 0,05$). Z krabicového diagramu (obr. 3b) je patrné, že nejvíce se odlišuje plocha Suchá 2, která má největší rozptyl hodnot. Od 80. let můžeme v řadách pozorovat zvýšenou variabilitu mezi plochami (obr. 4). Ne-

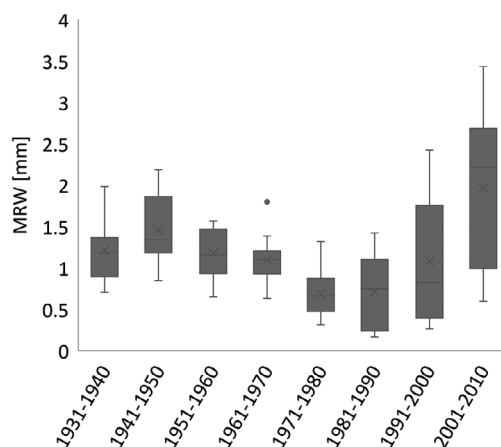


Obr. 3.

Průběh průměrných letokruhových chronologií (MRW) pro jednotlivé plochy (a) a krabicové grafy přírůstu pro jednotlivé chronologie (b)

Fig. 3.

Mean tree-ring width chronologies (MRW) of individual series (a) and box plots of increment of individual chronologies (b)



Obr. 4.

Variabilita šířek letokruhů (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1931–2010

Fig. 4.

Variability of tree ring widths (data from all plots) in ten-year periods in 1931–2010

gativní 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.

Anatomické parametry

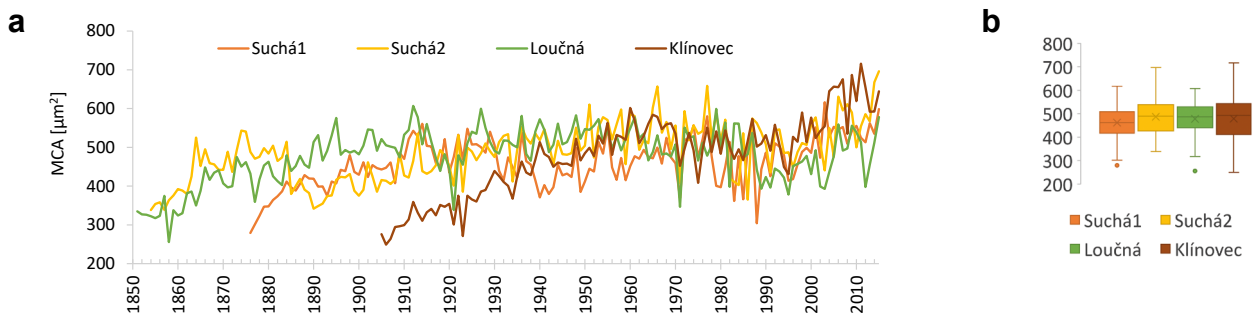
Průměrné chronologie plochy lumen vykazují na všech plochách vzestupný trend se stoupajícím věkem (obr. 5a). Plocha Suchá1 se vyznačuje nižší průměrnou hodnotou MCA než ostatní plochy (obr. 5b). Průměrná MCA pro jednotlivé plochy se však mezi sebou statisticky významně neliší ($p < 0,05$). Na některých plochách je patrný vzestup hodnot od konce 90. let, zejména pak na ploše Klínovec. V časových řadách nebyly identifikovány žádné významné roky. V řadách je možné pozorovat v prvních několika dekádách graduální vzestup hodnot, jejich mírný pokles v 70. letech a výrazný vzestup v poslední dekádě (obr. 6).

Průběh chronologií počtu buněk v radiální směru je velmi podobný průběhu letokruhových chronologií (obr. 7a). Nejvyšší variabilita Nmm byla zaznamenána u plochy Suchá 2 (obr. 7b). Průměrná hodnota Nmm pro jednotlivé plochy se mezi sebou statisticky významně

neliší ($p < 0,05$). 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 dekádách (obr. 8). 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.

Podobně jako MCA také CWTrad vykazuje na všech plochách vzestupný trend se stoupajícím věkem. Imisní zátěž se v časových řadách CWT projevila pouze mírným poklesem v 70. letech (obr. 9a). Z obr. 9b je vidět značný rozdíl v tloušťkách buněčných stěn mezi plochami. Tyto rozdíly jsou statisticky signifikantní ($p < 0,001$). Svým průměrem i variabilitou se nejvíce odlišuje plocha Klínovec. Na obr. 10 je zjevné snížení průměrných hodnot CWTrad, avšak i zvýšení variability mezi jednotlivými sériemi v 70. letech. Zajímavý je vzestup hodnot v poslední hodnocené dekádě (obr. 10). V časových řadách nebyly odhaleny žádné významné roky.

U zkoumaných parametrů byly zaznamenány dva typy věkového trendu (obr. 11). U parametrů MRW a Nmm se jedná o klesající trend,

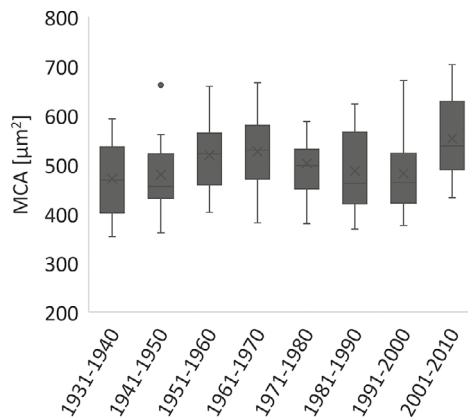


Obr. 5.

Průběh průměrných chronologií plochy lumen (MCA) pro jednotlivé plochy (a) a krabicové grafy MCA pro jednotlivé chronologie (b)

Fig. 5.

Mean lumen area chronologies (MCA) of individual series (a) and box plots of MCA of individual chronologies (b)

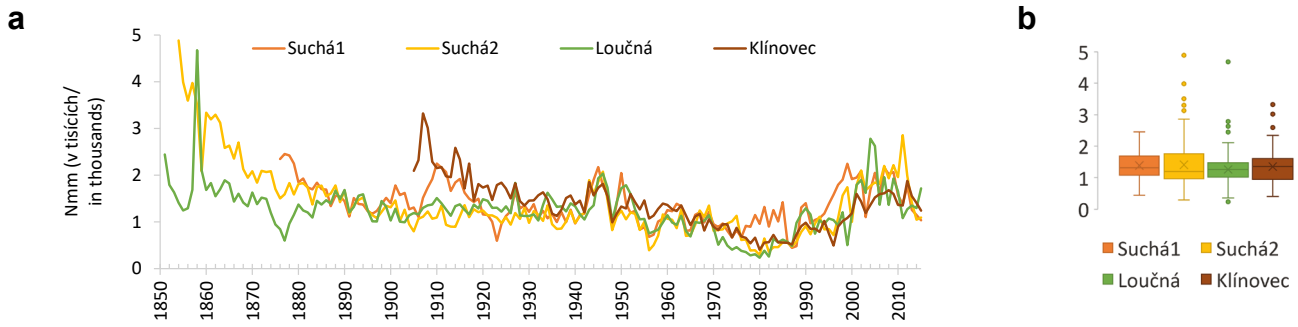


Obr. 6.

Variabilita plochy lumen (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1931–2010

Fig. 6.

Variability of lumen area (data from all plots) in ten-year periods in 1931–2010

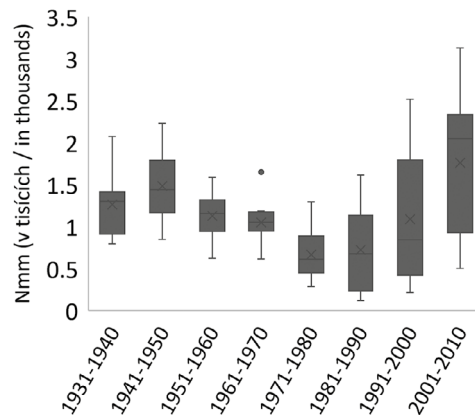


Obr. 7.

Průběh průměrných chronologií počtu tracheid v radiálním směru (Nmm) pro jednotlivé plochy (a) a krabicové grafy Nmm pro jednotlivé chronologie (b)

Fig. 7.

Mean chronologies of number of tracheids (Nmm) of individual series (a) and box plots of Nmm of individual chronologies (b)

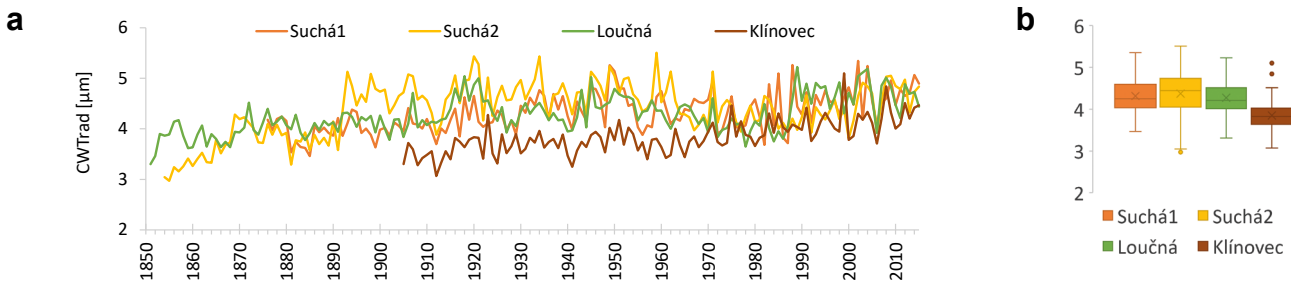


Obr. 8.

Variabilita počtu tracheid (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1931–2010

Fig. 8.

Variability of number of tracheids (data from all plots) in ten-year periods in 1931–2010

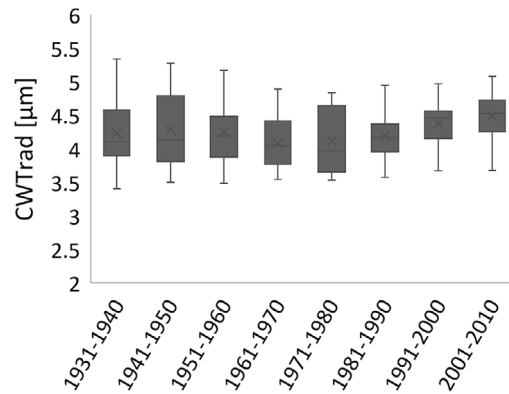


Obr. 9.

Průběh průměrných chronologií tloušťky buněčné stěny (CWTrad) pro jednotlivé plochy (a) a krabicové grafy CWTrad pro jednotlivé chronologie (b)

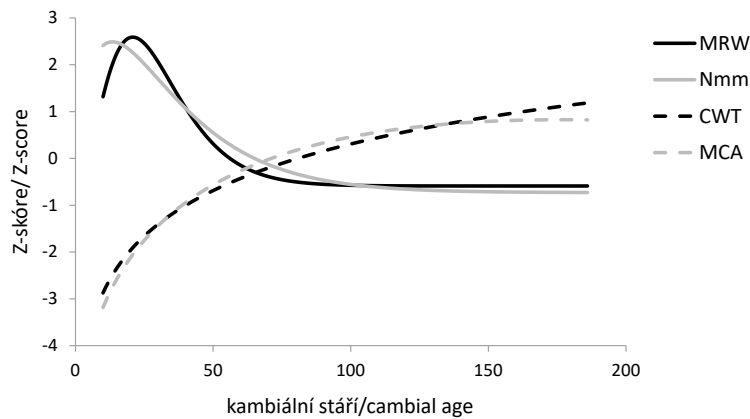
Fig. 9.

Mean radial cell wall thickness chronologies (Nmm) of individual series (a) and box plots of CWTrad of individual chronologies (b)



Obr. 10.
Variabilita tloušťky buněčné stěny (data ze všech ploch) v desetiletých periodách v období 1931–2010

Fig. 10.
Variability of radial cell wall thickness (data from all plots) in ten-year periods in 1931–2010



Obr. 11.
Srovnání průběhu věkového trendu pro jednotlivé parametry; pro lepší porovnatelnost byly hodnoty všech parametrů vyjádřeny formou Z-skóre

Fig. 11.
Comparison of age trends of individual parameters; the values are expressed in standard Z-score to ensure better comparability

Tab. 2.
Průměrné standardizované hodnoty MRW, MCA, Nmm a CWTrad pro jednotlivé plochy před hlavním stresovým obdobím, během něj a po něm a jejich procentuální změna vzhledem k období před hlavním stresovým obdobím (1921–1970)
Mean values of standardized MRW, MCA, Nmm a CWTrad for individual plots before, during and after the main stressed period and their percentage change in relation to the period 1921–1970

Parametr	Suchá 1			Suchá 2			Loučná			Klínovec		
	1921–1970	1971–1990	1991–2015	1921–1970	1971–1990	1991–2015	1921–1970	1971–1990	1991–2015	1921–1970	1971–1990	1991–2015
MRW	0,95	0,58	1,26	1,05	0,63	1,51	1,10	0,49	1,16	0,99	0,62	1,27
MRW [%]	100,0	60,5	132,0	100,0	60,3	144,4	100,0	44,9	106,1	100,0	63,2	128,0
MCA	0,95	0,96	1,09	1,02	0,99	1,01	1,00	0,98	0,99	1,01	0,92	1,02
MCA [%]	100,0	100,9	114,3	100,0	96,5	98,7	100,0	97,8	99,2	100,0	91,0	100,2
Nmm	1,03	0,65	1,14	1,01	0,57	1,27	1,07	0,49	1,13	1,02	0,65	1,24
Nmm [%]	100,0	62,9	110,6	100,0	56,2	126,1	100,0	45,6	106,1	100,0	63,8	120,7
CWTrad	0,99	0,97	1,04	1,01	0,95	1,03	0,99	0,93	1,05	0,97	0,99	1,05
CWTrad [%]	100,0	97,5	104,5	100,0	93,8	101,8	100,0	93,4	105,1	100,0	102,1	107,7

kteřý nejlépe aproximuje Hegershoffova funkce. Naproti tomu MCA a CWTrad s věkem stoupají a tento trend nejlépe popisuje Chapman-Richardsova funkce.

Největší relativní pokles hodnot měřených parametrů ve stresovém období byl zaznamenán u MRW a Nmm, a to na všech plochách (tab. 2). V období silného znečištění byl přírůstek nejvíce redukován na lokalitě Loučná. Mírným poklesem v období 1971–1990 reagovaly na znečištění také MCA a CWTrad s výjimkou lokality Klínovec. V období po ukončení stresového období je u parametrů MRW a Nmm patrný výrazný nárůst, a to dokonce i nad hodnoty před rokem 1970.

Analýza variance ukázala, že ve stresovém období nejsou mezi plochami statisticky významné rozdíly ($p < 0,05$) v anatomických parametrech MRW, MCA a CWTrad.

Signifikantní rozdíl mezi plochami je pouze u parametru Nmm. Tukeyho test mnohonásobných srovnání indikuje, že se od sebe významně liší plochy Loučná a Suchá1 a dále Loučná a Klínovec.

DISKUSE

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 et al. 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).

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 kambialní aktivity (RAJPUT et al. 2008). DÜNISCH et al. (1996) a RAJPUT et al. (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. V naší studii se potvrdilo významné snížení počtu tracheid, naproti tomu plocha lumenu a tloušťka buněčné stěny reagovaly na znečištění jen málo. 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).

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, 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.

Vliv znečištění je detekovatelný pouze 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 u parametru Nmm, nicméně se jedná o rozdíly na hranici významnosti. Významně se liší plocha Loučná od plochy Suchá1 a Klínovec. 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.

Negativní významné roky byly zaznamenány pouze u MRW a Nmm. Rok 1948 je možné vysvětlit jako odezvu na sucho v předchozím roce. V roce 1956 udeřily během února silné mrazy kombinované s vysokou imisní zátěží (KROUPOVÁ 2002; KOLÁŘ et al. 2015). Výskyt snížených přírůstů byl v letech 1948 a 1956 pozorován také v Beskydech a Orlických horách (KROUPOVÁ 2002). 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 SO_2 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 SO_2 (VEJPUSŤKOVÁ et al. 2017).

V 70. a 80. letech byly zaznamenány opakované epizody akutního poškození smrkových porostů vlivem SO_2 , které se projeví červenáním jehličí a jeho následným opadem (ZIMMERMANN et al. 2002). Jak prokázali 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. Proto v dalším výzkumu plánujeme studovat zvlášť anatomické znaky jarního a letního dřeva, neboť z nich mohou být extrahovány další environmentální informace (AXELSON et al. 2014).

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. Rozdílné výsledky však může ukázat další výzkum, který se zaměří na srovnání daných parametrů zvlášť pro jarní a letní dřevo.

Poděkování:

Studie byla podpořena granty IGA A16_16 a A27/17 Fakulty lesnické a dřevařské České zemědělské univerzity v Praze a dále z poskytnuté institucionální podpory na dlouhodobý koncepční rozvoj výzkumné organizace MZe ČR – Rozhodnutí č. RO0117 (č. j. 6779/2017-MZE-14151). Také bychom chtěli poděkovat laboratoři anatomie dřeva Univerzity v Padově za poskytnutí techniky a rad při zpracování vzorků.

LITERATURA

- ARX G. VON, CARRER M. 2014. ROXAS – A new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers. *Dendrochronologia*, 32 (3): 290–293. DOI: 10.1016/j.dendro.2013.12.001
- ARX G. VON, CRIVELLARO A., PRENDIN A. L., ČUFAR K., CARRER M. 2016. Quantitative wood anatomy – practical guidelines. *Frontiers in Plant Science*, 7: 781. DOI: 10.3389/fpls.2016.00781
- AXELSON J.N., BAST A., ALFARO R., SMITH D.J., GÄRTNER H. 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*, 28 (6): 1837–1846.
- BLAŽKOVÁ M. 1996. Black Triangle — the most polluted part of Central Europe. In: Rijtema, P.E., Eliáš, V. (eds.): Regional approaches to water pollution in the environment. Proceedings of the NATO advanced research workshop. Liblice, Czech Republic, September 5–10, 1995. ASI Series, Springer Netherlands: 227–249. NATO ASI Series, Series 2: Environment, 20.
- CARRER M., ARX G. VON, CASTAGNERI D., PETIT G. 2015. Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. *Tree Physiology*, 35: 27–33.
- CASTAGNERI D., PETIT G., CARRER M. 2015. Divergent climate response on hydraulic-related xylem anatomical traits of *Picea abies* along a 900-m altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 35 (12): 1378–1387. DOI: 10.1093/treephys/tpv085
- CASTAGNERI D., REGEV L., BOARETTO E., CARRER M. 2017. Xylem anatomical traits reveal different strategies of two Mediterranean oaks to cope with drought and warming. *Environmental and Experimental Botany*, 133: 128–138.
- COOK E.R. 1985. A time series analysis approach to tree ring standardization. Thesis. Tucson, University of Arizona: 171 s. Dostupné na/Available on: <https://ltrr.arizona.edu/sites/ltrr.arizona.edu/files/bibliodocs/CookER-Dissertation.pdf>
- DÜNISCH O., BAUCH J., PULS J., MÜLLER M. 1996. Biological and chemical wood properties of long-term polluted spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) at high-altitude stands of the Erzgebirge. *Holzforschung*, 50 (6): 497–506. DOI: 10.1515/hfsg.1996.50.6.497
- FIALA J., BRETSCHEIDER B., MATERNA J. 2002. Development of the atmospheric pollution and forest decline in the Czech part of the Ore Mts. In: Lomský B. et al. (eds): SO₂-pollution and forests decline in the Ore Mountains. Jiloviště-Strnady Forestry and Game Management Research Institute: 50–85.
- FRITTS H.C. 1976. Tree rings and climate. London, Academic Press: 567 s.
- GINDL W., GRABNER M. 2000. Characteristics of spruce [*Picea abies* (L.) Karst] latewood formed under abnormally low temperatures. *Holzforschung*, 54 (1): 9–11. DOI: 10.1515/HF.2000.002
- HŮNOVÁ I., ŠANTROCH J., OSTATNICKÁ J. 2004. Ambient air quality and deposition trends at rural stations in the Czech Republic during 1993–2001. *Atmospheric Environment*, 38 (6): 887–898.
- KOLÁR T., ČERMÁK P., OULEHLE F., TRNKA M., ŠTĚPÁNEK P., ČUDLÍN P., HRUŠKA J., BÜNTGEN U., RYBNÍČEK M. 2015. Pollution control enhanced spruce growth in the 'Black Triangle' near the Czech-Polish border. *The Science of the Total Environment*, 538: 703–711.
- KOZŁOWSKI T. T., KRAMER P. J., PALLARDY, S. G. 1991. The physiological ecology of woody plants. San Diego, Academic Press: 657 s.
- 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. KARÁSEK, A., RYBÁŘ A., BADALÍK V., SLODIČÁK M. 1992. Obnova lesa v imisemi poškozené oblasti severovýchodního Krušnohoří. [Restoration of the imission endangered forest in the northeast Krusne hory Mts.] Praha, Arospoj: 133 s.
- KURCZYŃSKA E. U., DMUCHOWSKI W., WŁOCH W., BYTNEROWICZ A. 1997. The influence of air pollutants on needles and stems of scots pine (*Pinus Sylvestris* L.) trees. *Environmental Pollution*, 98 (3): 325–334.
- LOMSKÝ B., ŠRÁMEK V. 2004. Different types of damage in mountain forest stands of the Czech Republic. *Journal of Forest Science*, 50: 533–537.
- MATERNA J. 1999. Development and causes of forest damage in the Ore Mts. *Journal of Forest Science*, 45: 147–152.
- OLANO J.M., EUGENIO M., GARCÍA-CERVIGÓN A.I., FOLCH M., ROZAS V. 2012. Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure in continental Mediterranean climate. *International Journal of Plant Sciences*, 173 (2): 137–149. DOI: 10.1086/663165
- RAJPUT K.S., RAO K.S., KIM Y.S. 2008. Cambial activity and wood anatomy in *Prosopis Spicigera* (Mimosaceae) affected by combined air pollutants. *IAWA Journal*, 29 (2): 209–219.
- RYAN M.G., YODER B.J. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth: what keeps trees from growing beyond a certain height? *BioScience*, 47 (4): 235–242. DOI: 10.2307/1313077
- RYDVAL M., WILSON R. 2012. The impact of industrial SO₂ pollution on north Bohemia conifers. *Water, Air, & Soil Pollution*, 223 (9): 5727–5744.
- SAMUSEVICH A., ZEIDLER A., VEJPUSTKOVÁ M. 2017. Influence of air pollution and extreme frost on wood cell parameters at mountain spruce stands (*Picea abies* (L.) Karst) in the Ore Mountains. *Wood Research*, 62: 79–90.
- SANDER C., ECKSTEIN D., KYNCL J., DOBRÝ J. 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*, 52 (5): 401–410.
- SCHWEINGRUBER F.H., ECKSTEIN D., SERRE-BACHET F., BRÄKER O. 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia*, 8: 9–38.
- SCHWEINGRUBER F.H. 1996. Tree rings and environment dendroecology. Berne, Haupt: 609 s.
- SPIECKER H. 1996. Growth trends in European forests: studies from 12 countries. Berlin, Springer-Verlag: 372 s.
- TSVETANOV N., NIKOLOVA N., PANAYOTOV M. 2011. Trees reaction after windthrow recorded in tree rings of pristine *Picea abies* forest "Parangalitsa". In: Maaten-Theunissen M. et al. (eds.): TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology. Vol. 9. GFZ German Research Centre for Geosciences: 89–96. Scientific Technical Report 11/07
- VACEK S., HŮNOVÁ I., VACEK Z., HEJCMANOVÁ P., PODRÁZSKÝ V., KRÁL J., PUTALOVÁ T., MOSER W.K. 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. DOI: 10.1007/s10342-015-0915-x

VAGANOV E.A., HUGHES M.K., SHASHKIN A.V. 2006. Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments. Berlin, Springer: 354 s.

VEJPUŠTKOVÁ M., ČIHÁK T., SEMUSEVICH A., ZEIDLER A., NOVOTNÝ R., ŠRÁMEK V. 2017. Interactive effect of extreme climatic event and pollution load on growth and wood anatomy of spruce. *Trees*, 31 (2): 575–586.

WIMMER R., HALBWACHS G. 1992. Holzbiologische Untersuchungen an fluorgeschiedigten Kiefern. *Holz als Roh und Werkstoff*, 50 (7–8): 261–267.

WIMMER R., GRABNER M. 1997. Effects of climate on vertical resin duct density and radial growth of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees*, 11 (5): 271–276.

WIMMER R. 2002. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change. *Dendrochronologia*, 20 (1–2): 21–36.

XU J., LU J., EVANS R., DOWNES G.M. 2014. Relationship between ring width and tracheid characteristics in *Picea crassifolia*: Implication in dendroclimatology. *BioResources*, 9 (2): 2203–2213.

ZIACO E., BIONDI F., ROSSI S., DESLAURIERS A. 2014. Climatic influences on wood anatomy and tree-ring features of Great Basin conifers at a new mountain observatory. *Applications in Plant Sciences*, 2 (10): 1400054. DOI: 10.3732/apps.1400054

ZIMMERMANN F., LUX H., REUTER F., WIENHAUS O. 2002. SO₂ pollution and forest decline in the Ore Mountains - historical aspects, scientific analysis, future developments. In: Lomský B. et al. (eds): SO₂-pollution and forests decline in the Ore Mountains. Jiloviště-Strnady, Forestry and Game Management Research Institute: 86–116.

TRACE OF AIR POLLUTION DISASTER IN THE XYLEM TRAITS OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) IN THE KLÍNOVEC AREA (ORE MOUNTAINS, CZECH REPUBLIC)

SUMMARY

Tree-ring growth can be defined as a function of climate, biological activity and disturbances. Radial growth is mainly determined by cell structure modification. Anatomical parameters as diameter of tracheids, cell wall thickness, lumen area, proportion of latewood, presence of resin ducts or wood density fluctuation can give us useful information about environment and its changes. They can react on stress in different ways, which makes them potentially applicable proxy for dendroecological studies. Pollution load is one of the types of abiotic stress that may have significant impact on microscopic structure of wood. Toxicity influences photosynthetic capacity of trees, food storage and production of auxin. Changes in polar transport of auxin than negatively influences cambial activity.

So called "Black Triangle" is a border region covering parts of Northern Bohemia (Czechia), Saxony (Germany) and Poland, and it is characterized by extremely high levels of pollution in the second half of the 20th century. Eastern part of the Ore Mountains was the most affected area with massive dieback of spruce stands. Dendrochronological studies show that deep growth depression in the 1970s and '80s was followed by sudden regeneration of survived individuals, which furthermore exceeded former values of increment. The aim of this research is to retrospectively analyze the influence of pollution on microscopic structure of wood and to find appropriate pollution stress indicators in wood anatomy.

As a model area, Klínovec hilltop was chosen (Fig. 1). It is characterized by the presence of old spruce stands, and occurrence of extreme pollution levels. The total number of 23 cores has been extracted from 14 trees growing on 4 plots (Tab. 1) with different exposition to the main pollutant sources. Two cores from the opposite sides of tree stem were sampled from 3 trees at each plot, and used for crossdating. Only one core per tree was measured for cell characteristics. As a comparative site, 5 cores were extracted from trees at Klínovec hilltop plot. Safranin-Astra blue stained permanent slides of 12 μm thickness were prepared using rotary microtome and Eukitt mounting medium. Slides were captured with motorized microscope using EDF function that produces fully focused composite images using different values of Z-axis to capture one shot. Parameters of tree ring width (MRW), lumen area (MCA), radial cell wall thickness (CWTrad) and number of cells in 1 mm wide band in one ring (Nmm) were measured or calculated using ROXAS software. Average values of parameters for individual years were calculated for each series. Chronologies were calculated by series averaging. Mean values and variability of parameters between the plots have been computed for every decade since 1930. Years showing the abrupt change higher than 30% compared to average value of the last three years in more than 50% of examined series were determined as positive or negative pointer years. Age trend was approximated using appropriate growth functions. Average values of indexed cell parameters were compared for pre-stress, stress and post-stress period. Statistical differences between the plots during the stress period were examined by one-way ANOVA using detrended values of parameters.

Abrupt growth decreases in MRW in 1948 and 1956 are evident (Fig. 3a). The drop of MRW since the second part of the 1960s followed by the steep increase of those values since the 1980s is common for all ring-width series. In the boxplot we can see Suchá 2 as a plot with highest variance (Fig. 3b). Increased variability between average plot values can be observed since the 1980s (Fig. 4). Negative pointer years were determined in 1948, 1956 and 1978, positive years in 1943, 1945, 1959, 1988, 1989, 1990, 1998, 1999, and 2002. Rising tendency of growth trend in all series of MCA is apparent (Fig. 5a). Steep increase of MCA values is evident in the last decade (Fig. 6). No pointer years have been identified in MCA. Course of Nmm curve is very similar to MRW (Fig. 7a). We can also observe higher variability in last three decades (Fig. 8). Negative pointer years were determined in 1948, 1956, 1978, 1980, and 1996, which is more than in MRW, positive pointer years were determined in 1943, 1988, 1989, 1990, and 2001. No decline in the 1970s and 1980s is apparent in CWTrad time series, however, an increase in the last valuated decade was detected (Fig. 9a). Significant difference in CWTrad average values between individual plots is obvious (Fig 9b). No pointer years have been identified. Increased variability in the values of individual series in the 1970s can be observed (Fig. 10). Negative pointer year 1948 was probably caused by drought in previous year, 1956 is a result of heavy frost in February of that year together with pollution load. Summer 1978 was one of the coldest one. Year 1980 is characterized by high SO_2 concentration and cold summer. In 1996, extreme course of climatic factors during the winter together with pollution accumulation in the inversion layer were the main causes for growth decline.

Age trend was approximated using Huggershoff function for MRW and Nmm and Chapman-Richards function for CWTrad and MCA (Fig. 11). During the most extreme period of pollution load the highest decrease of values was recorded for MRW and Nmm (Tab. 2). Contrary to our expectations, Loučná was the plot with the most reduced values of Nmm and MRW. That can be caused by the impact of pollution from Saxonian side or by the highest age of the stand on this plot. The values of MRW and Nmm in the post-stress period even exceeded the values of pre-stress period.

There is no significant difference ($p > 0.05$) between the plots for MRW, MCA and CWTrad parameters in the stress period. Loučná plot significantly differs ($p < 0.05$) from the plots Suchá 1 and Klínovec at Nmm parameter. The study shows Nmm and MRW as useful indicators of pollution stress. Values of those parameters declined during the stress period and rapidly increased afterwards. Variability increased during the stress period, and persisted even after its ending. Parameters as MCA and CWTrad poorly reacted to stress. For future studies the anatomical parameters should be studied separately for the early- and latewood to reveal if different response occurred.

Zasláno/Received: 27. 10. 2017

Přijato do tisku/Accepted: 22. 02. 2018