

TVORBA BARIEROVÝCH ZÓN BUKA (*FAGUS SYLVATICA* L.) INDUKOVANÝCH PORANENÍM

FORMATION OF BARRIER ZONES OF BEECH (*FAGUS SYLVATICA* L.) INDUCTED BY INJURY

Vladimír Račko – Oľga Mišíková

ABSTRACT

The effect of different injury periods and tree species composition of beech stands on change the structure of the barrier zone of xylem formed after injury was studied in this work. Findings at microstructure level confirmed significant differences in the structure of barrier zones and new xylem formed after injury. A strong barrier zones are formed in wounds originated in the middle growing season. However, barrier zones formed in wounds originated in the beginning and end of the growing season were narrower or interrupted, or not originated at all. In the wounds originated at the middle of dormant period were formed quite wide however short barrier zones. Also, microstructure of xylem formed after injury was different than microstructure formed before the injury. It was characterized by reducing the vessel diameters and increasing the proportion of fibers and simultaneous increase of the thickness the parenchyma rays. The results confirmed the significant impact of both observed factors on the differences in the ability to protect the cambium against infection and damage by pathogens.

Key words: Beech, growing or dormant period, air temperature, injury, barrier zone, wound wood.

ÚVOD

Mechanické poranenie povrchu kmeňa (spôsobené prebierkami a ťažbou) je častou príčinou poklesu ceny bukovej guľatiny. Povrchové odstránenie kôry spustí v živom strome celý rad fyziologických obranných a hojivých procesov (oddelenie a obrana infikovaných a zdravých pletív a tvorba kalusu), ktoré menia anatómiu a biochemickú povahu napadnutých pletív. Vo fytopatológii je všeobecne akceptovaný konceptuálny model štyroch statických obranných stien „Compartmentalization of decay in trees“ (CODIT model) (SHIGO 1984; SHIGO a MARX 1977). Podľa modelu ohraničujú lézie anatomickými stenami 1–4, ktoré ich uzatvoria v rámci vymedzeného priestoru. Steny 1–3 staticky bránia ďalšiemu šíreniu nákazy v xyléme, ktorý bol vytvorený pred poranením. Stena 1 je bariéra, obmedzujúca axiálne šírenie infekcie cez cievny systém. Dochádza k tylatácii ciev a k ich vyradeniu z činnosti. Silnejšia stena 2 obmedzuje radiálne šírenie lézií, pričom bariéru tvorí hranica ročného kruhu. Významnú úlohu pritom zohráva terminálny parenchým a hrubostenné bunkové steny libriformných vlákien lokalizované v letnom dreve. Stena 3 je

ešte silnejšia hranica, zabraňujúca bočnému (tangenciálnemu) šíreniu patogénov. Hranicu tvorí skoro nepreniknuteľná zábrana parenchýmu stržňových lúčov (ďalej SL).

Na okrajoch sfarbených lézií (vo všetkých troch anatomických smeroch) sa tvorí úzka tmavá „reakčná zóna“ (RZ), vyznačujúca sa vysokou tylatáciou ciev a koncentráciou polyfenolických zlúčenín (ďalej PFZ) (SHAIN 1979). Oddeľuje nekrotické pletivo od fyziologicky aktívneho pletiva bele. Prvotné lézie sfarbenia v beli sú iniciované spolupôsobením pionierskych patogénov a atmosférického kyslíka (ALBERT *et al.* 2003). Sfarbenie v prvých štádiách hojenia rany len slabo spomaľuje šírenie hniloby. Naopak, RZ s vysokým obsahom fenolov, flavonoidov, proantokyanidinov, suberinovaných lignínov a týl má značný fungicídny efekt (HOFMANN *et al.* 2004; VEK *et al.* 2013). Silnou inváziou patogénov je RZ často prekonaná a vytvorená nová RZ.

„Bariérová zóna“ (BZ) (stena 4) je tvorená kambiom po poranení a oddeľuje zdravé drevo od napadnutého. Absencia ciev a vysoký výskyt axiálneho traumatického parenchýmu (ďalej ATP) tvorí najsilnejšiu bariéru voči šíreniu húb (RADEMACHER *et al.* 1984; SCHWARZE *et al.* 2007). Vysoký výskyt PFZ a suberínu v BZ je prítomný hlavne v parenchymatických bunkách (ďalej PB) ATP (PEARCE a HOLLOWAY 1984; PEARCE a RUTHERFORD 1981; PEARCE *et al.* 1994). Suberín sa vyskytuje aj v RZ drevín buk, javor, breza, jaseň, vrbá (BIGGS 1987; PEARCE 1990) a dub (PEARCE a RUTHERFORD 1981), pričom okrem parenchýmu je prítomný aj v tylách.

Následná tvorba pletiva „wound wood“ (WW) sa vyznačuje zníženým počtom a veľkosťou ciev (ARBELLAY *et al.* 2012; BALLESTEROS *et al.* 2010) a nárastom veľkosti SL (BAUCH *et al.* 1980; LEV-YADUN a ALONI 1992). Chemické zloženie WW je podobné ako v RZ, ale podiely celkových fenolov a flavonoidov sú o niečo nižšie (VEK *et al.* 2013; Vek *et al.* 2013). Hlavne u flavonoidov boli potvrdené fungicídne účinky (POHJAMO *et al.* 2003; VÄLIMAA *et al.* 2007).

Okrem genetických predispozícií hlavne zmeny podmienok prostredia výrazne ovplyvňujú štruktúru tvoriacich pletív xylému. Tvorba jarných ciev je citlivá na výkyvy klímy u duba (TARDIF a CONCIATORI 2006), u gaštanu (FONTI a GARCÍA-GONZÁLEZ 2004), sucho u duba (AREND a FROMM 2007) u topoľa (AREND a FROMM 2007; THOMAS *et al.* 2006), záplavy u duba a topoľa (ASTRADE a BÉGIN 1997), jelše, jaseňa a duba (BALLESTEROS *et al.* 2010) atď. V prípade vzniku poranenia menia aj štruktúru následne tvoriacich sa pletív (ARBELLAY *et al.* 2012; BALLESTEROS *et al.* 2010).

Cieľom článku bolo vo väzbe na obdobie vzniku poranenia počas roka (začiatok, stred, koniec vegetačného obdobia a obdobia vegetačného kľudu) popísať zmeny v tvorbe a štruktúre novotvoriaceho sa xylému a obranných bariérových zón.

MATERIÁL A METÓDY

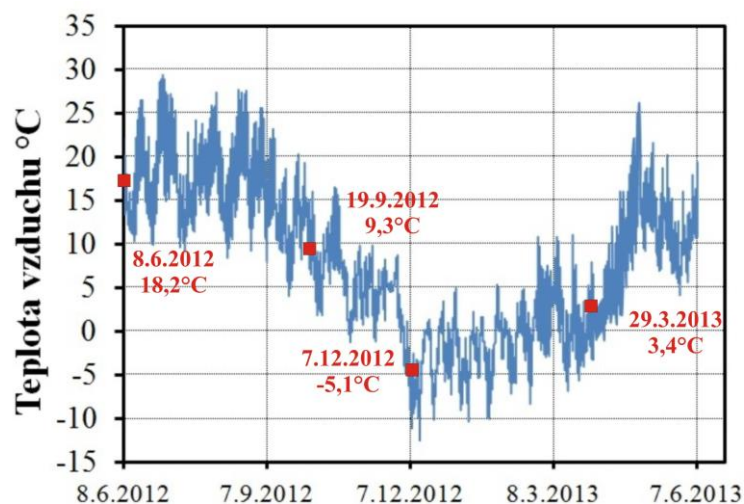
Experimentálne merania boli vykonané v dvoch porastoch Vysokoškolského lesného podniku Technickej univerzity Zvolen (tab. 1).

Tab. 1 Základné charakteristiky skúmaných porastov podľa LHP za roky 2010–2020.

Tab. 1 Basic characteristics of investigated forest stands according to FMP 2010–2020.

Porast	Lokalita	Vek porastu [rok]	Bonita (buk)	Nadmorská výška [m nm.]	Expozícia svahu	Sklon svahu
587	Budča (Kremenný jarok)	100	28	450	SV	30 %
541	Turová (Včelien)	75	28	510	V	40 %

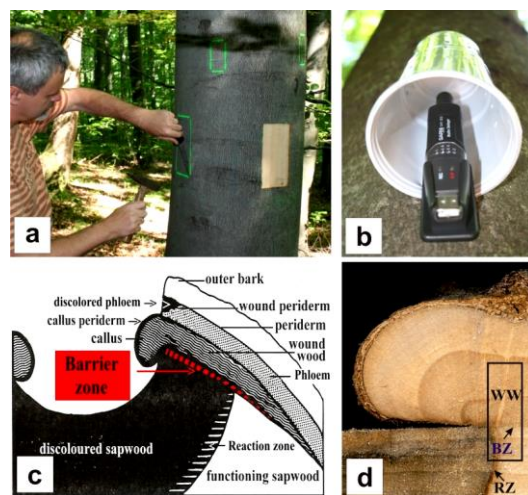
Na ôsmich vybratých stromoch s priemerným vekom $83,6 \pm 5,3$ rokov, s priemernou hrúbkou kmeňa vo výške 1,3 m $32,7 \pm 10,2$ cm a s priemernou výškou $31,3 \pm 3,6$ m boli vytvorené štyri rany s rozmermi 10×20 cm. Tieto rany boli vytvorené v štyroch rozdielnych obdobiach počas roka (8. júna 2012 a 19. septembra 2012, 7. decembra 2012, 29. marca 2013) na pozíciách 0, 90, 180 a 270° braných od základnej expozície svahu. Vývoj teploty v sledovaných porastoch počas roka je vidieť z obr. 1. Kôra bola opatrne zlúpnutá a zvyšky kambia odstránené zoškrabaním (obr. 2a). Zmeny klímy počas roka boli merané automaticky, pomocou datalogeru (obr. 2b). Po troch rokoch boli stromy spilené a kmene rozmanipulované na kotúče o hrúbke 2 cm.



Obr. 1 Zmeny teploty v sledovaných porastoch počas ročnej expozície rán.
Fig. 1 Changes of temperature in monitored forests during annual exposition of wounds.

Príprava vzoriek pre mikroskopické pozorovania

Pre prípravu vzoriek určených pre mikroskopické pozorovania boli vybrané kotúče, pochádzajúce zo stredových častí rán. Z každej okrajovej časti rany kotúča (obr. 2c, d) sa následne vyrezali bločky, obsahujúce xylém vytvorený pred poranením, BZ a WW. Telieska o rozmeroch $5 \times 5 \times 15$ mm boli najprv vložené po dobu 14 dní do stabilizačného FEA roztoku, pozostávajúceho z 10 ml formaldehydu, (37–40 %), 50 ml etanolu (95 %), 5 ml kyseliny octovej a 35 ml deionizovanej vody. Následné zmäkčenie pletív sa vykonalo ponorením teliesok do vody po dobu 3 dní. Po dostatočnom zmäkčení sme pomocou sánkového mikrotómu „Reichert“ vyhotovili mikrorezy o hrúbke 12 až 15 μm . Mikrorezy boli následne farbené farbivom Toluidine Blue O, z dôvodu zvýraznenia bunkových stien a z dôvodu určenia distribúcie lignínu a PFZ. Vymývanie prebytočného farbiva bolo vykonané destilovanou vodou. Nasledoval proces odvodňovania v 75 % a 96 % etylalkohole po dobu 15 min a prejasnenie vysušených rezov v xyléne. Rezy boli potom vyrovnané na podložných sklíčkach, zaliate euparalom, prikryté kryciami sklíčkami a zastabilizované zaťažovacím magnetom počas niekoľkých dní. Pozorovanie mikroskopických zmien exponovaného xylému, BZ a WW bolo vykonané pomocou optického transmisného mikroskopu Zeiss AxioLab A1 pod zväčšením 40, 100, 150, 200 a 400 $\times$. Mikroskopické snímky boli nakoniec zosnímané pripojenou digitálnou kamerou Canon EOS 600D, s rozlíšením 5184×2912 pixelov.



Obr. 2 Príprava vzoriek a meranie klímy prostredia (a) – vytvorenie rany na strome vo výške 1,3 m, (b) – zariadenie na meranie zmien teploty počas roka (dataloger GAR 202) (c) - pletivá xylému a (phloemu) lyka listnatých drevín vzniknuté a zmenené po poranení (LIESE and DUJESIEFKEN 1989), (d) – odber vzoriek, určených pre mikroskopickú analýzu BZ a WW.

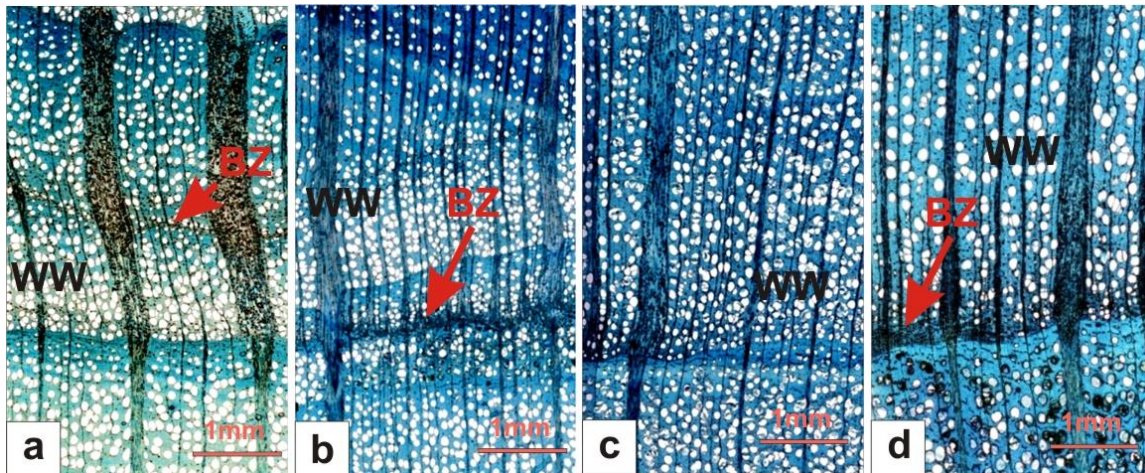
Fig. 2 Sample preparation and measurement of environmental changes (a) - wounding on the tree (1.3 m from the ground), (b) - the measure device of the temperature changes during the year (data logger GAR 202), (c) - xylem and phloem tissues of hardwoods formed and changed after injury (LIESE and DUJESIEFKEN 1989), (d) – preparation of the samples for microscopic analysis of BZ a WW.

VÝSLEDKY A DISKUSIA

Bariérová zóna je prvé pletivo, ktoré sa začalo tvoriť ihneď po poranení, resp. v období nasledujúcej kambialnej aktivity, alebo sa nevytvorilo vôbec. Pozostávalo z niekoľkoradového ATP, ktorý vyplňa priestor medzi susednými SL (obr. 4b, c a obr. 5b, c) a tvoril tak prekážku zabráňujúcu šíreniu patogénov do novovytvoreného dreva. Porovnaním pletív BZ, vzniknutých v dôsledku poranenia v rôznom období počas roka sme zistili značné morfológické odlišnosti (obr. 3a, b, c, d). Pokým u rán, zo začiatku a na konci vegetačného obdobia (ďalej VO) sa sformovala len tenká nesúvislá vrstva BZ (obr. 3a, d), u rán vytvorených počas leta sa vytvorila pomerne hrubá a súvislá BZ (obr. 3b). U rán, vytvorených počas obdobia vegetačného kl'udu (ďalej VK) sme zaznamenali najslabšiu odozvu stromu na poranenie. Aj keď sa vytvorila (na okraji rany) pomerne hrubá BZ ale postupne čoraz nesúvislejšia a krátka BZ (obr. 3d).

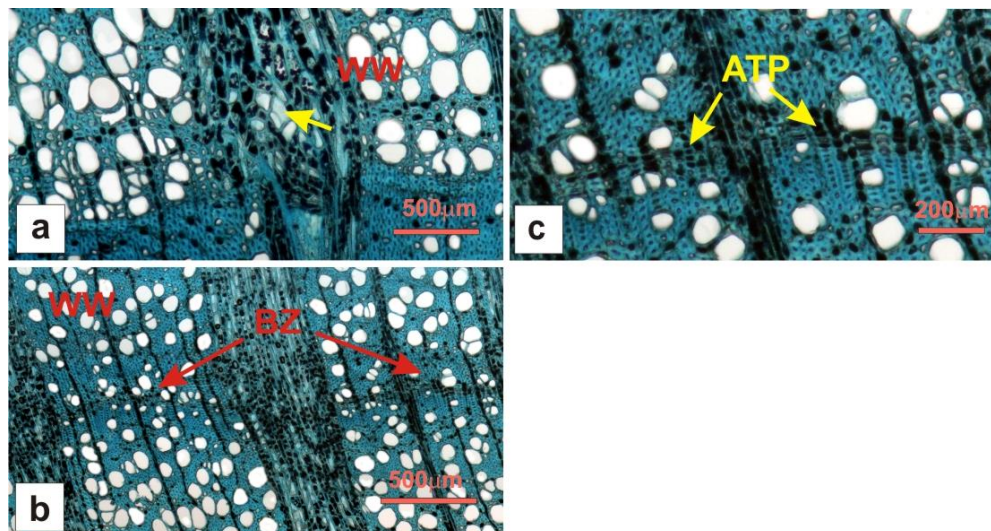
SL sa vyznačovali nárastom ich šírky (obr. 3a, b, c, d). Pokým u júnových, septembrových a decembrových rán, po rýchlom náraste bola ich šírka viac menej konštantná, u marcových rán sa šírka SL postupne zväčšovala dlhšie obdobie. Ale od polovice VO zostala konštantná.

U rán z počiatku VO sa vytvoril len úzky tangenciálny pás ATP, ktorý sa ale nezačal tvoriť hneď po poranení (ako by sa dalo čakať po naštartovaní kambialneho delenia), ale až koncom jari (obr. 3a, obr. 4b, c). Taktiež ATP obsahoval PFZ len v cca 3–5 nesúvislých radoch, tiahnucich sa tangenciálne cca 1 cm od okraja rany. Táto zóna sa tiež vyznačovala 3–5 násobným poklesom šírky ciev a konečnou fázou postupného rozširovania SL (obr. 3a). Počiatok kambialnej aktivity, tesne po poranení je charakteristický poklesom šírky, zmenou tvaru a nárastom počtu ciev (obr. 4a). Tvorba BZ, resp. ATP v tejto zóne chýba. Skoková zmena šírky SL je spôsobená zmenou tvaru a veľkosti PB. Tiež je viditeľná značná tvarová nehomogenita PB SL.



Obr. 3 Tvorba BZ a WW v ranách vzniknutých počas VO a obdobia VK. Rany vzniknuté: v marci (a); v júni (b); v septembri (c); v decembri (d).

Fig. 3 BZ and WW formation in wounds originated during the growing and dormant season. Wounds originated: in March (a); in June (b); in September (c); in December - forest 100% BK (d).



Obr. 4 Mikroštruktúra pletív u rán vzniknutých na začiatku VO v marci, v oboch skúmaných porastoch (a) – pričný rez WW. ATP BZ na začiatku VO chýba. Zmena počtu a šírky ciev a rozmerov PB SL v počiatočnej fáze kambialnej aktivity indikujúca vznik poranenia. (b) – pričný rez WW. Opozdená tvorba ATP BZ v strede VO a zmena šírky ciev. V niektorých častiach WW možno pozorovať nesúvislú vrstvu BZ. (c) – pričný rez BZ. Detailné zobrazenie BZ. ATP nevyplňal vždy lumeny PB, čo svedčí o nízkej schopnosti oddeliť nenapadnutý xylém od postupujúcej nákazy.

Fig. 4 Microstructure of tissue in wounds originated at beginning of the growing season in March in both investigated forests (a) – cross section of wound wood. Axial traumatic parenchyma at the beginning of growing season is missing. Change in the number and width of vessels and dimensions of ray parenchyma cells in the initial stage of cambial activity indicated by injury (b) – cross section wound wood. Delaying of formation the axial traumatic parenchyma in the middle of growing season and change the width of vessels. In some parts of wound wood can be observed a discontinuous layer of barrier zone (c) – cross section of barrier zone. Detail of barrier zone Axial traumatic parenchyma does not fill each lumen of parenchyma cells. It mean about a little ability to separate unaffected xylem against progressing infection.

Vzhľadom na nízke minimálne teploty v tomto období bolo kambium v čase poranenia ešte v latentnom stave. Podľa dendrochronologických štúdií v podmienkach mierneho klimatického pásma sa delenie buniek v kambiu u buka začína v polovici apríla (ČUFAR *et al.* 2008; PRISLAN *et al.* 2011), ale prechodné obdobie medzi dormantnou a vegetačnou fázou

začína už v polovici februára. Limitujúcou teplotou xylogenézy je priemerná denná teplota nad 8–9 °C (KÖRNER a PAULSEN 2004; ROSSI *et al.* 2008). Nad touto teplotou dochádza k metabolickej aktivite, deleniu buniek a alokovaniu uhlíka v štruktúrach pletív. V našom prípade k poraneniu došlo tesne pred začiatkom kambiálneho delenia. Preto stromy zrejme ešte nedokázali okamžite zareagovať na vzniknutý stres. Fyziologické procesy, spojené s prípravou zásoby nutričných látok na tvorbu nových listov a drevných pletív boli dôležitejšie, než obrana pred patogénmi, ktorých väčšina bola ešte v tom období v latentnom stave. Ale s nárastom jarných teplôt a zrážok došlo k aktivácii rastu húb v porastoch. To zrejme vyvolalo následnú reakciu stromu, spojenú s tvorbou BZ. Taktiež výskyt škrobu v PB SL, ATP a axiálneho parenchýmu bol na rozdiel od rán vzniknutých v júni a v septembri nízky. Preto syntéza škrobu na PFZ nemohla prebehnúť. Tým je možné vysvetliť oslabenie biochemickej bariéry pre rany vzniknuté v tomto období.

U rán vytvorených v júni sa vytvorila súvislá tangenciálna vrstva ATP v dĺžke cca 1–1,5 cm, ktorá obsahovala 5–12 radov PB hypertrofného ATP v radiálnom smere (obr. 3b a obr. 5a, b, c). TIPPETT a SHIGO (1981) u javora udávajú 15 radov buniek ATP, PEARCE a RUTHERFORD (1981) u duba až 30 radov buniek. BZ sa v tomto období začala tvoriť hneď, ako poranenie vzniklo. Ako sa dalo očakávať, reakcia na poranenie v čase bola veľmi silná, vzhľadom na vysokú fyziologickú aktivitu kambia v strede VO. V počiatočnej fáze kambiálnej aktivity došlo najprv k postupnému zväčšeniu PB SL. Následne došlo k prerušeniu tvorby ciev a libriformných vlákien a k postupnému nárastu rozmerov a počtu PB ATP. Keď sa tvorba ATP zastavila, kambium obnovilo tvorbu libriformu, axiálneho parenchýmu a menších ciev, ktoré sa postupne zväčšili na požadovaný rozmer. Súčasne postupne klesala aj šírka SL (obr. 5b, c). Vo všetkých typoch PB WW sa vyskytovalo hojné množstvo škrobu, pričom PFZ sa vyskytovali hlavne v centrálnej časti BZ. Z obr. 5d je vidieť, postupujúcu premenu škrobu v ATP a PB SL na PFZ. Syntézu a nahradenie škrobu PFZ potvrdili tiež u javora GREGORY (1978), TIPPETT a SHIGO (1981). Vysoká koncentrácia PFZ v BZ svedčí o vysokej schopnosti BZ odolať invázii patogénov. Z obr. 5a, b je vidieť, že tylatácia ciev a vyššia koncentrácia PFZ v cievach a vláknach pod BZ poukazuje na reakciu proti postupujúcemu sa rozšíreniu patogénov vytvorené počas troch rokov expozície xylému rany. Ale BZ dokázala spoľahlivo oddeliť a ochrániť pletivá WW a následne aj kambium.

Tomu napomohla aj dobrá schopnosť vylučovania PFZ do okolitých pletív. Podľa SCHMITTA a LIESE (1992) najväčšie intenzita vylučovania PFZ do ciev a vlákien u brezy je medzi májom a novembrom, u lípy medzi májom a septembrom.

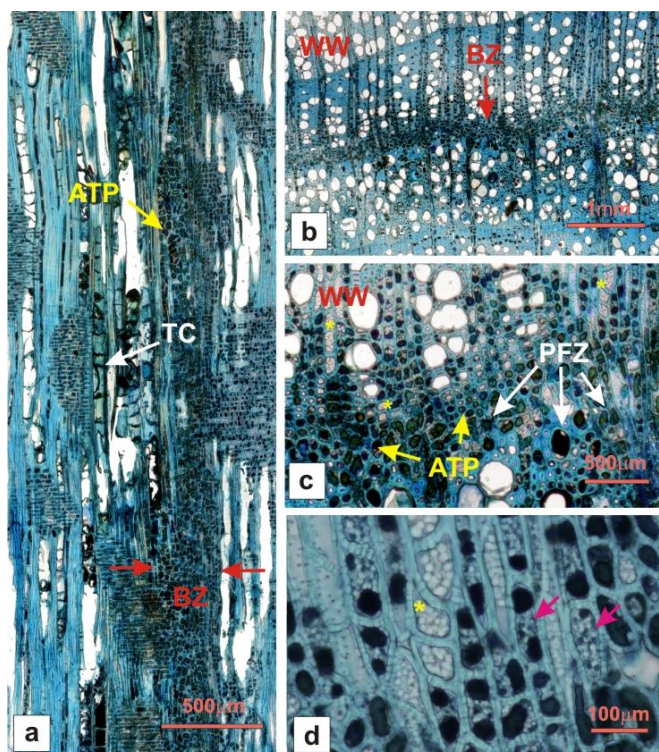
U rán vzniknutých na konci VO v septembri sa BZ začala tvoriť až v nasledujúcom VO, hneď po obnovení kambiálneho delenia a tvorby nových pletív.

Vytvorila sa len veľmi krátka BZ v dĺžke cca 1–1,2 mm (obr. 3d a 6). Na okraji rany mala hrúbku cca 5 radov PB ATP, následne ich počet s narastajúcou vzdialenosťou od okraja rany rýchlo klesal. Výskyt škrobu v PB WW bol minimálny. ATP mal obdĺžnikový tvar (kratší v radiálnom smere). PFZ sa nevyskytovali vo všetkých PB ATP.

Pri poklese priemernej dennej teploty pod 8–9 °C sa fyziologické procesy stromu utlmia (KÖRNER a PAULSEN 2004; ROSSI *et al.* 2008), čo sa stane cca na začiatku až v strede septembra (ČUFAR *et al.*, 2008; PRISLAN *et al.* 2011). Ale prechod do dormantnej fázy trvá až do polovice novembra, kedy sa xylogenéza úplne zastaví. Keďže kambiálna aktivita, vzhľadom na vysoké priemerné teploty v období od poranenia až do konca septembra bola pomerne vysoká (obr. 1), dá sa predpokladať, že delenie buniek ešte určitý krátky čas pokračovalo. Ale z obr. 6a, b, c je vidieť, že v oboch porastoch sa na konci vegetačného obdobia ešte ATP BZ tvoriť nezačal. Začal sa tvoriť až v nasledujúcom VO na jar.

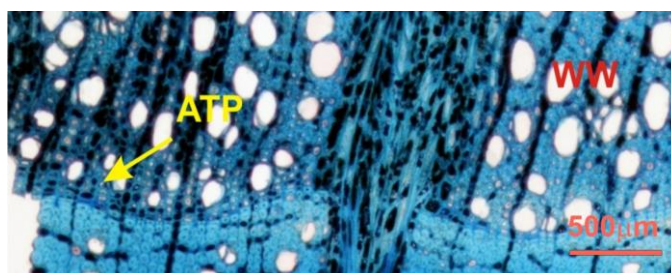
U rán vzniknutých v období VK v decembri sa BZ začala tvoriť (podobne ako u rán na konci VO) až v nasledujúcom VO, hneď po obnovení xylogenézy v kambiu (obr. 7). Na okraji rany sa

vytvorila pomerne hrubá BZ, obsahujúca cca 10–15 radov PB ATP. Postupne zužujúca sa BZ mala dĺžku len cca 2–3 mm, pričom PFZ v niektorých miestach BZ chýbali. PB ATP mali obdĺžnikový prierez, s menším rozmerom v radiálnom smere. V miestach kde sa BZ vytvorila, došlo k spoľahlivému oddeleniu a zabráneniu postupu nákazy do WW (obr. 7).



Obr. 5 Mikroštruktúra pletív rán vzniknutých v strede VO v júni. (a) – Radiálny rez BZ. Tylatácia ciev a PFZ v cievach a libriformných vláknach spôsobená inváziou patogénov. Hypertrofný ATP nepravidelného tvaru, (b) – Pričný rez BZ. ATP kontinuálne vyplňa priestor medzi SL, (c) - Pričný rez BZ. ATP obsahuje PFZ. PFZ sa tiež nachádzali v cievach a libriforme. PB ATP a SL obsahovali veľké množstvo škrobu (hviezdička), pričom jeho zvýšené množstvo bolo v zóne WW, (d) - Pričný rez BZ. Škrob v PB WW (hviezdička). Prebiehajúca premena škrobu na PFZ (šípka).

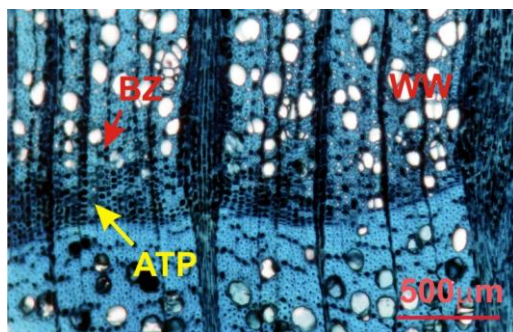
Fig. 5 Microstructure of tissue in wounds originated in the middle of growing season in June. (a) - Radial section of barrier zone. Vessel tylosis and polyphenolic compounds in vessels and fibers caused by invading pathogens. Hypertrophic axial traumatic parenchyma with shape distortion, (b) – Cross section of BZ. Axial traumatic parenchyma continuously fills the space between rays, (c) - Cross-section of BZ. Axial traumatic parenchyma contains polyphenolic compounds. Polyphenolic compounds also remained in the vessels and fibres. Parenchyma cells of axial traumatic parenchyma and rays contained high amount of starch (asterisk), Its higher amount was found in wound wood zone, (d) – Cross section of barrier zone. Starch in parenchyma cells of wound wood (asterisk). The ongoing transformation of the starch to polyphenolic compounds (arrow).



Obr. 6 Mikroštruktúra pletív u rán vzniknutých na konci VO v septembri. Pričný rez WW. BZ vytvorená v poraste 100% BK. Vytvorila sa len tenká a krátka BZ.

Fig. 6 Microstructure of tissue in wounds originated at end of the growing season in September. Cross section WW. Barrier zone formed in homogenous forest. It was created as a thin and short barrier zone.

Priemerná denná teplota u javora je dôležitým faktorom pri reakcii na poranenie v období VK a môže dokonca vyvolať proliferáciu kalusu a tvorby xylému WW (COPINI *et al.* 2014). V decembri, pri teplote pod 4 °C, sa účinky hojenia rán neprejavili. Ale pri zvýšení teploty na 15 °C došlo v blízkosti okrajov rany k miestnej nekróze kambia, k tvorbe kalusu a WW. Preto sa dá predpokladať, že ak dôjde k poraneniu počas teplých období v období VK, môže dôjsť k obnoveniu fyziologických procesov a následnému obnoveniu delenia kambia. Ale vzhľadom na nízke priemerné denné teploty v čase poranenia a v priebehu expozície rany sa proces hojenia v našich ranách v čase VK nespustil.



Obr. 7 Mikroštruktúra pletív u rán vzniknutých v období VK v decembri. Pričný rez BZ. BZ na okraji rany pomerne hrubá, ale s postupujúcou vzdialenosťou od okraja rany slabnúca.

Fig. 7 Microstructure of tissue in wounds originated in dormant period in December. Cross section of barrier zone. Barrier zone on the edge of the wound quite thick, but with advancing distance from the wound edge disappearing.

ZÁVER

V práci bol sledovaný vplyv rozdielneho obdobia poranenia na zmenu štruktúry barierovej zóny tvoriaceho sa xylému vyvolaného poranením. Pozorovania na úrovni mikroštruktúry potvrdili výrazné odlišnosti v štruktúre bariérových zón a nového xylému, vytvoreného po poranení. Na základe dosiahnutých výsledkov môžeme povedať, že proces kompartmentalizácie je oveľa silnejší v čase VO, než období VK. Doba vzniku poranenia má značný vplyv na hojenie rán u buka. Odozva poranenia u rán vzniknutých koncom marca bola slabá, vzhľadom na latentný stav kambia a nízke priemerné denné teploty v čase poranenia a v prvých dňoch expozície rán. Naopak, odozva na poranenie v lete, vzhľadom na vysoké priemerné teploty bola silná, pričom obranné mechanizmy dokázali spoľahlivo ochrániť pletivá WW a kambium pred následnou inváziou patogénov. Na konci VO a v období VK je reakcia na poranenie zas slabá. Vzhľadom na utlmenú alebo neprebiehajúcu kambiálnu aktivitu v týchto obdobiach nedochádzalo k tvorbe nových pletív hneď, ale až na začiatku nasledujúceho VO. Taktiež mikroštruktúra xylému vytvoreného po poranení bola iná, než pred poranením. Vyznačovala sa znížením priemeru ciev a zvýšením podielu libriformných vlákien a nárastom hrúbky stržňových lúčov. Výsledky potvrdili výrazný vplyv oboch sledovaných faktorov na rozdiely v schopnosti ochrániť kambium pred infekciou a poškodením patogénmi.

LITERATÚRA

ALBERT, L., HOFMANN, T., NÉMETH, Z.I., RÉTFALVI, T., KOLOSZÁR, J., VARGA, S., CSEPREGI, I. 2003. Radial variation of total phenol content in beech (*Fagus sylvatica* L.) wood with and without red heartwood, 2003, European Journal of Wood and Wood Products, 61(3): 227–230.

- ARBELLAY, E., FONTI, P., STOFFEL, M. 2012. Duration and extension of anatomical changes in wood structure after cambial injury, 2012, *Journal of Experimental Botany*, 63(8): 3271–3277.
- AREND, M., FROMM, J. 2007. Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar, 2007, *Tree Physiology*, 27(7): 985–992.
- ASTRADE, L., BÉGIN, Y. 1997. Tree-ring response of *Populus tremula* L. and *Quercus robur* L. to recent spring floods of the Saône River, France, 1997, *Ecoscience*, 4(2): 232–239.
- BALLESTEROS, J.A., STOFFEL, M., BOLLSCHWEILER, M., BODOQUE, J.M., DÍEZ-HERRERO, A. 2010. Flash-flood impacts cause changes in wood anatomy of *Alnus glutinosa*, *Fraxinus angustifolia* and *Quercus pyrenaica*, 2010, *Tree Physiology*, 30(6): 773–781.
- BAUCH, J., SHIGO, A.L., STARCK, M. 1980. Wound effects in the xylem of *Acer* and *Betula* species, 1980, *Holzforschung* 34(5): 153–160.
- BIGGS, A.R. 1987. Occurrence and Location of Suberin in Wound Reaction Zones in Xylem of 17 Tree Species, 1987, *Phytopathology* 77(5): 718–725.
- COPINI, P., DEN OUDEN, J., DECUYPER, M., MOHREN, G.M.J., LOOMANS, A.J.M., SASS-KLAASSEN, U. 2014. Early wound reactions of Japanese maple during winter dormancy: the effect of two contrasting temperature regimes, 2014, *AoB Plants* 6: 1–8.
- ČUFAR, K., PRISLAN, P., DE LUIS, M., GRIČAR, J. 2008. Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe, 2008, *Trees - Structure and Function*, 22(6): 749–758.
- DEFIORIO, G., FRANZ, E., FINK, S., SCHWARZE, F.W.M.R. 2009. Host responses in the xylem of trees after inoculation with six wood-decay fungi differing in invasiveness, 2009, *Bot*, 87(1): 26–35.
- DUJESIEFKEN, D., LIESE, W. 1990. Einfluß der Verletzungszeit auf die Wundheilung bei Buche (*Fagus sylvatica* L.), 1990, *European Journal of Wood and Wood Products*, 48(3): 95–99.
- DUJESIEFKEN, D., LIESE, W., SHORTLE, W., MINOCHA, R. 2005. Response of beech and oaks to wounds made at different times of the year, 2005, *European Journal of Forest Research*, 124(2): 113–117.
- FONTI, P., GARCÍA-GONZÁLEZ, I. 2004. Suitability of chestnut earlywood vessel chronologies for ecological studies, 2004, *New Phytologist*, 163(1): 77–86.
- GREGORY, R.A. 1978. Living elements of the conducting secondary xylem of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.), 1978, *IAWA Bulletin* 4): 65–69.
- HOFMANN, T., ALBERT, L., RETFALVI, T. 2004. Quantitative TLC analysis of (+)-catechin and (-)-epicatechin from *Fagus sylvatica* L. with and without red heartwood., 2004, *JPC – Journal of Planar Chromatography – Modern TLC*, 17(5): 350–354.
- KÖRNER, C., PAULSEN, J. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures, 2004, *Journal of Biogeography*, 31(5): 713–732.
- LEV-YADUN, S., ALONI, R. 1992. The role of wounding and partial girdling in differentiation of vascular rays., 1992, *International Journal of Plant Sciences*, 153: 348–357.
- PEARCE, R.B. 1990. Occurrence of decay-associated xylem suberization in a range of woody species, 1990, *European Journal of Forest Pathology*, 20(5): 275–289.
- PEARCE, R.B., HOLLOWAY, P.J. 1984. Suberin in the sapwood of oak (*Quercus robur* L.): Its composition from a compartmentalization barrier and its occurrence in tyloses in undecayed wood., 1984, *Physiological Plant Pathology*, 24: 71–81.
- PEARCE, R.B., RUTHERFORD, J. 1981. A wound-associated suberized barrier to the spread of decay in the sapwood of oak (*Quercus robur* L.), 1981, *Physiological Plant Pathology*, 19(3): 359–369.
- PEARCE, R.B., SÜMER, S., DORAN, S.J., CARPENTER, T.A., HALL, L.D. 1994. Non-invasive imaging of fungal colonization and host response in the living sapwood of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) using nuclear magnetic resonance, 1994, *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 45(5): 359–384.
- POHJAMO, S.P., HEMMING, J.E., WILLFÖR, S.M., REUNANEN, M.H.T., HOLMBOM, B.R. 2003. Phenolic extractives in *Salix caprea* wood and knots, 2003, *Phytochemistry*, 63(2): 165–169.
- PRISLAN, P., SEHMITT, U., KOCH, G., GRICAR, J., CUFAR, K. 2011. Seasonal ultrastructural changes in the cambial zone of beech (*Fagus sylvatica*) grown at two different altitudes, 2011, *IAWA Journal*, 32(4): 443–459.
- RADEMACHER, P., BAUCH, J., SHIGO, A.L. 1984. Characteristics of xylem formed after wounding in *Acer*, *Betula*, and *Fagus*, 1984, *Iawa Bulletin* ns, 5(2): 141–150.

- ROSSI, S., DESLAURIERS, A., GRIÇAR, J., SEO, J.-W., RATHGEBER, C.B.K., ANFODILLO, T., MORIN, H., LEVANIC, T., OVEN, P., JALKANEN, R. 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates, 2008, *Global Ecology and Biogeography*, 17(6): 696–707.
- SHAIN, L. 1979. Dynamic responses of differentiated sapwood to injury and infection, 1979, *Phytopathology*, 69(10): 1143–1147.
- SHIGO, A.L. 1984. Compartmentalization: A conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves, 1984, *Annual Review Phytopathology* 22: 189–214.
- SHIGO, A.L., MARX, H.G. 1977. Compartmentalization of decay in trees, 1977, *USDA Agriculture Information Bulletin*, No.405: 1–73.
- SCHMITT, U., LIESE, W. 1992. Seasonal influences on early wound reactions in *Betula* and *Tilia*, 1992, *Wood SciTechnol*, 26(6): 405–412.
- SCHWARZE, F.W.M.R., GRÜNER, J., SCHUBERT, M., FINK, S. 2007. Defence reactions and fungal colonisation in *fraxinus excelsior* and *tilia platyphyllos* after stem wounding, 2007, *Arboricultural journal*, 30(1): 61–82.
- TARDIF, J.C., CONCIATORI, F. 2006. Influence of climate on tree rings and vessel features in red oak and white oak growing near their northern distribution limit, southwestern Quebec, Canada, 2006, *Canadian Journal of Forest Research*, 36(9): 2317–2330.
- THOMAS, F.M., BARTELS, C., GIEGER, T. 2006. Alterations in vessel size in twigs of *Quercus robur* and *Q-petraea* upon defoliation and consequences for water transport under drought, 2006, *Iawa Journal*, 27(4): 395–407.
- Tippett, J.T., Shigo, A.L. 1981. Barrier zone formation: A mechanism of tree defence against vascular pathogens, 1981, *Iawa Bulletin* ns, 2(4): 163–168.
- VÄLIMAA, A.L., HONKALAMPI-HÄMÄLÄINEN, U., PIETARINEN, S., WILLFÖR, S., HOLMBOM, B., VON WRIGHT, A. 2007. Antimicrobial and cytotoxic knotwood extracts and related pure compounds and their effects on food-associated microorganisms, 2007, *International Journal of Food Microbiology*, 115(2): 235–243.
- VEK, V., OVEN, P., HUMAR, M. 2013. Phenolic extractives of wound-associated wood of beech and their fungicidal effect, 2013, *International Biodeterioration & Biodegradation*, 77: 91–97.
- VEK, V., OVEN, P., POLJANŠEK, I. 2013. Content of Total Phenols in Red Heart and Wound-Associated Wood in Beech (*Fagus sylvatica* L.), 2013, *Drvna Industrija*, 64 (1): 25–32.

Pod'akovanie

Práca je súčasťou projektu 1/0320/16 ktorý je financovaný Vedeckou grantovou agentúrou MŠ SR a SAV.

Adresy autorov

Ing. Vladimír Račko, PhD.
 Ing. Oľga Mišíková, PhD.
 Technická univerzita vo Zvolene
 Drevárska fakulta
 Katedra náuky o dreve
 T. G. Masaryka 24
 960 53 Zvolen
 racko@tuzvo.sk
 misikova@tuzvo.sk