



STRES A VITALITA STROMU *Petr Čermák*



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost

INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Tento projekt je spolufinancován Evropským sociálním fondem a Státním rozpočtem ČR InoBio – CZ.1.07/2.2.00/28.0018

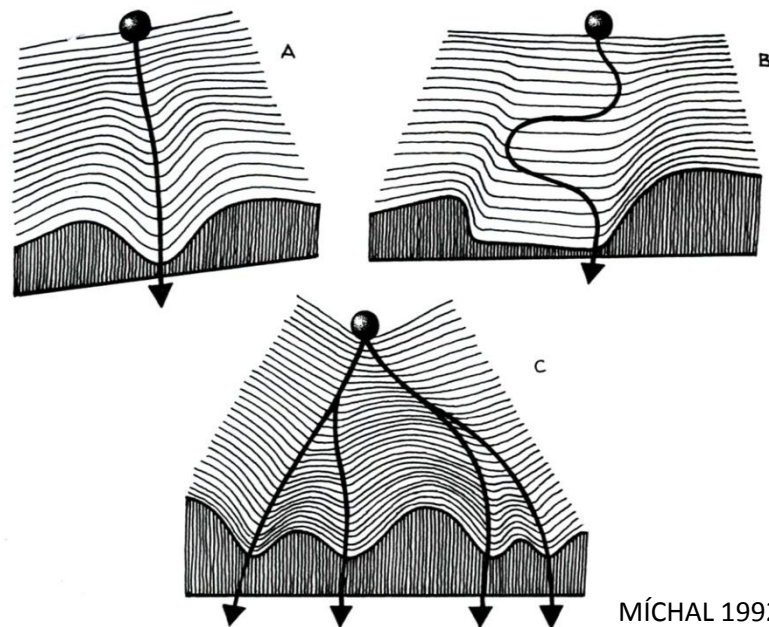
STABILITA ŽIVÉHO SYSTÉMU

HOMEOSTÁZE je souborem principů a mechanismů vedoucích v živých systémech na základě získaných informací k vyrovnávání odchylek vnějšího prostředí a tím k dynamické rovnováze vnitřního prostředí, které se tak stává relativně neodvislé od vnějších faktorů (odvozeno z CANNONA 1932).

Pojem homeostáze je dnes používán na různých úrovních živých systémů, včetně ekosystémů či krajiny (JENÍK 1970; ODUM 1971; MÍCHAL 1992). V tomto pojetí je **homeostáza takovou souhrou v oběhu látek a energií, která se sama udržuje a nevyžaduje vnější zásah či popud** (ODUM 1971).

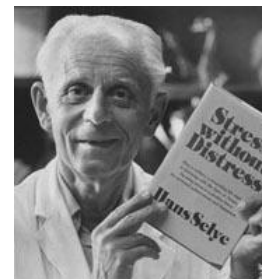
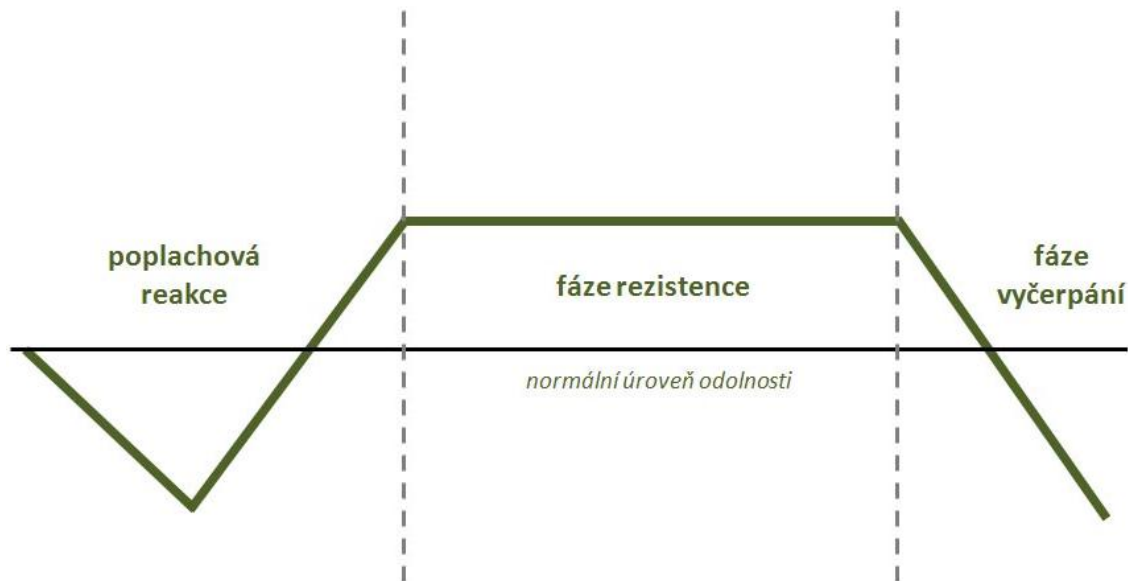
Za homeostatické lesní ekosystémy jsou považovány především **přirozené lesní ekosystémy**, které dokážou na exogenní vlivy reagovat změnami struktury a funkcí svých součástí – autoregulační procesy udržují stabilitu, nedochází ke katastrofickým zvrátům, dochází k cyklickým změnám – oscilacím kolem stabilního bodu (JENÍK 1970).

Stabilizace vyvíjejícího se systému znamená často spíše zabezpečení udržení dosavadní trajektorie jeho vývoje, než návrat tohoto do výchozího stavu. Pro označení procesů udržujících tuto „evoluční“ dynamickou rovnováhu použil WADDINGTON (1977) pojem **HOMEORHÉZA** = schopnost živých systémů udržovat svůj spontánní pohyb po určité trajektorii díky adaptivním autoregulačním mechanismům.



SELYEHO KONCEPCE STRESU

Pojem stres se v kontextu, v kterém je dnes používán, poprvé objevil v pracích kanadského endokrinologa Hanse Selyeho ve třicátých letech dvacátého století. Hans Selye studoval vliv vnějšího tlaku na experimentální zvířata tak, že je vystavoval nepříjemným či bolestivým stimulům. Zjistil, že všechna studovaná zvířata vykazovala velmi podobnou skupinu reakcí, jež bylo možno rozdělit do tří fází. Tuto skupinu reakcí pojmenoval „General Adaptation Syndrome“, tj. **obecný adaptační syndrom** (SELYE 1936).



Hans (János) Selye

(1907–1982). Endokrinolog, biolog, chemik, rakousko-maďarského původu. Jeho matka byla Rakušanka, otec Maďar, dětství strávil v Komárně. Studoval v Praze (lékařský diplom a doktorát z chemie – 1929), v Paříži, v Římě. V letech 1929–1932 byl asistentem na Patologickém ústavu Univerzity Karlovy. V roce 1931 získal Rockefellerovu cenu, díky které odcestoval do USA a později do Kanady. V letech 1932–1945 působil na McGill University Montreal, v letech 1945–1976 na Université de Montréal. Napsal více než 40 knih a 1 700 odborných článků.

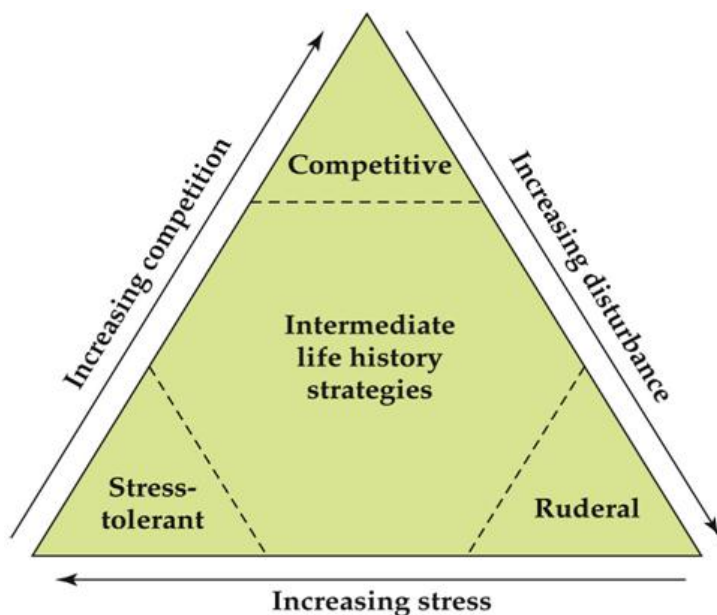
Tři fáze obecného adaptačního syndromu dle SELYEHO (1974)

- při poplachové reakci se objevuje pozorovatelná reakce organismu; pokud zátěž trvá, organismus se pokouší aktivovat prostředky na zvládnání stresu a ačkoliv se tlaku přizpůsobuje (a vykazuje tak vysokou odolnost)
- fáze rezistence; jeho zdroje se však postupně vyčerpávají, ve fázi vyčerpání organismus není schopen udržovat své běžné funkce.

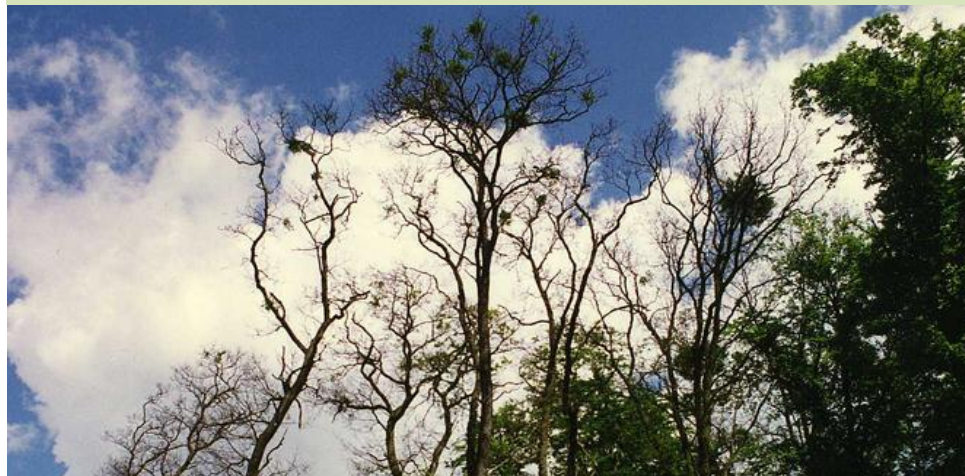
SELYEHO KONCEPCE STRESU

STRES je v Selyeho pojetí souborem nescifických reakcí organismu na jakýkoliv tlak na něj kladený. Stres je změnou v normální fyziologii organismu, která je tímto abnormálním tlakem prostředí způsobena. **Faktory (vnitřní, vnější), které stres vyvolávají**, se potom nazývají **STRESORY**. Odolnost (rezistence) je schopností odolávat působení stresorů s relativně malou odezvou při zachování schopnosti systému vrátit se do původního stavu, nebo do stavu jemu blízkému. Selyeho stresový koncept může být shrnut do dvou následujících vět:

- 1) **všechny působící faktory mohou být stresory a mohou vyvolávat stres či mít specifické účinky na organismy;**
- 2) **existují specifické a nescifické odpovědi na působení stresorů.**



Stres – odvozeno z anglického *stress* = napětí, namáhání, tlak. Ve středověké angličtině *destresse*, odvozené přes starou francouzštinu z latinského *stringere* = stahovat, utahovat, stísnit, sevřít, stlačovat.



LEVITTOVA KONCEPCE STRESU

Jiný přístup k definování a popisu stresu zvolil LEVITT (1972), a to na základě sledování reakcí vegetace na znečištění ovzduší. V Levittově pojetí je biologický stres faktorem vnějšího prostředí schopným indukovat potenciálně škodlivý účinek ve vnitřním prostředí živého organismu. Tento účinek nazval strain. **STRAIN může být vratný („elastic strain“), kdy organismus odolává účinkům vnějšího faktoru nebo permanentní („plastic strain“), kdy je organismus nevratně poškozený.**

ODOLNOST, tj. rezistenci vůči stresu definuje Levitt jako **schopnost rostliny udržet termodynamickou rovnováhu s působením stresu** (tj. s nepříznivým faktorem vnějšího prostředí) tak, aby nedošlo k poškozením vedoucím ke smrti. Skládá z:

- 1) vyhýbání se stresu („stress avoidance“)** – působení stresu je předcházeno využitím morfologických, fyzických, chemických nebo metabolických bariér; například zabráněním průniku do rostlinných pletiv nebo jejich vylučováním z pletiv;
- 2) tolerance stresu („stress tolerance“)** – dále se dělí na **vyhýbání se strainu („strain avoidance“)** a **toleranci strainu („strain tolerance“)**; při vyhýbání se strainu rostlina nevykazuje žádné morfologické nebo fyziologické změny přestože je vystavena působení stresu; při toleranci strainu dojde k zhoršení úrovně fyziologických procesů, rostlina však přežívá díky opravným nebo kompenzačním procesům, například díky nahrazování poškozených výhonů tvorbou sekundárních výhonů.

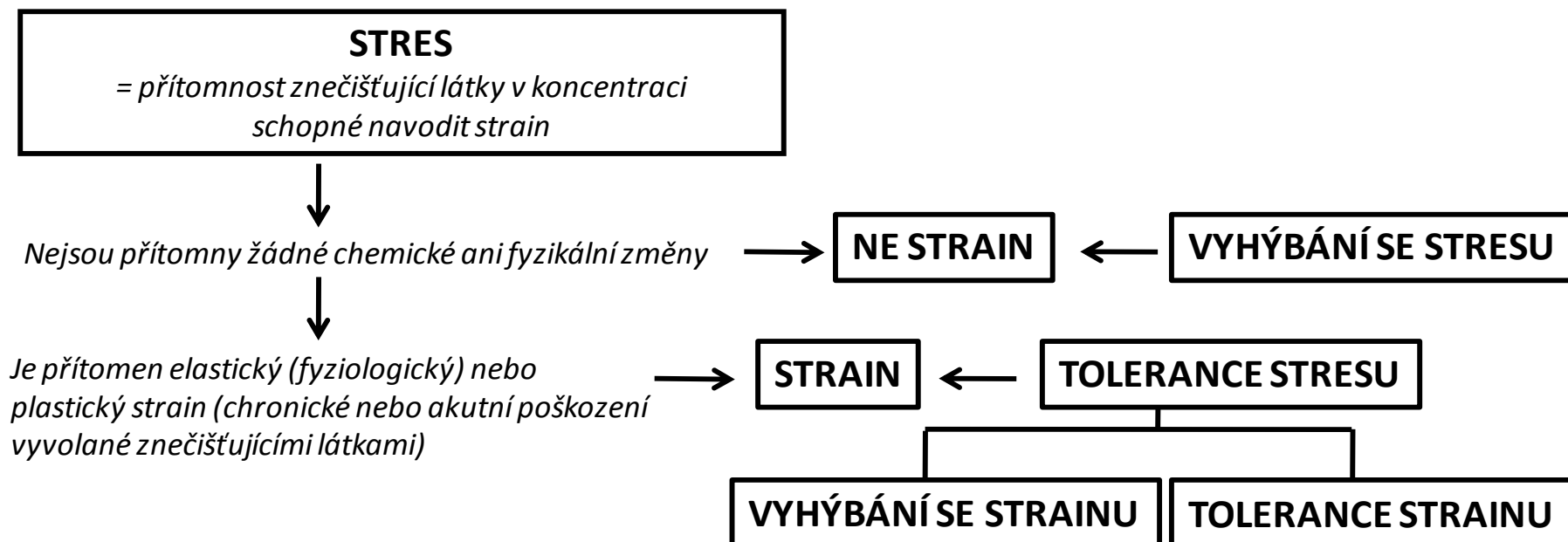


LEVITTOVA KONCEPCE STRESU

VYHÝBÁNÍ SE STRESU A TOLERANCE STRESU – PŘÍKLAD ZNEČIŠTĚNÍ OVZDUŠÍ (TAYLOR 1978)

Stres = existence takových koncentrací znečišťujících látek, které jsou schopné indukovat chemický nebo fyzický strain v rostlině.

Pokud látka nepronikne do listu, rostlina se vyhýbá stresu stejně jako strainu = **vyhýbání se stresu**. Pokud list absorbuje molekuly znečišťující látky, koncentrace toxických derivátů se postupně zvyšují a vedou k **elastickému (vratnému) či plastickému (permanentnímu) strainu**. Stejně vnitřní koncentrace látek mohou vyvolat různé strainya v závislosti na dalších působících faktorech (záření, dostupnost vody apod.). Tento odolnostní mechanismus je **vyhýbáním se strainu** – stres (látka) je absorbován listem, ale potenciální následek stresu není trvalý. *Tolerance strainu* je pak vnímána jako soubor jiných odolnostních mechanismů.



DNEŠNÍ POJETÍ STRESU

STRES = stav rostliny za podmínek tlaku na ní vyvíjeného.

STRES je stav, při kterém rozpor mezi rostlinnými požadavky a vnějšími faktory prostředí vede k počáteční destabilizaci funkcí, následované normalizací stavu a zlepšením rezistence rostliny. Pokud dojde k překročení hranice tolerance a vyčerpání adaptační kapacity, může být výsledkem stresu trvalé poškození nebo dokonce smrt (LARCHER 2001) .

STRAIN = odpověď na stres před vznikem poškození. V ekologii rostlin je přitom pojem strain používán dnes jen zřídka, obvykle je nahrazován spojením **reakce (odezva) na stres**.

POŠKOZENÍ = výsledek intenzivního působení stresu, které již dále nemohlo být kompenzováno (vše dle LICHTENTHALER 2006).

STRESOVÁ REZISTENCE = schopnost rostliny vydržet vnější tlak na ni vyvíjený realizovaná **aktivně = tolerance stresu** nebo **pasivně = vyhýbání se stresu** (LARCHER 2001).

STRESOVÁ TOLERANCE = schopnost vydržet vnitřní stres vyvolaný vnějším tlakem (STREET, ÖPIK 1986), tato schopnost je založena na fyziologických a biochemických změnách v metabolismu redukcí působení stresu na protoplast nebo umožňujících opravu vzniklých poškození.



DISPOZICE, PREDISPOZICE

Reakce dřeviny na působení stresorů a míra jejího případného následného poškození závisí kromě vlastní intenzity působení faktoru také na citlivosti dřeviny.

DISPOZICE DŘEVINY = *vnímavost dřeviny vůči stresorům způsobujícím chorobu či poškození.*

SCHWERDTFEGER (1970) rozeznává *normální dispozici*, která je vlastní každému druhu, ekotypu, vývojovému stádiu a *abnormální dispozici* danou nepříznivými stanovištními podmínkami. Odolnost chápe jako opak dispozice.

SZUJECKI (1980) rozlišuje dispozici jako náchylnost dřevin k onemocnění a **PREDISPOZICI jako přechodnou, získanou náchylnost dřeviny, vyvolanou vnějšími vlivy.**

Dispozici dřeviny dle STOLINY (1985) rozdělit na:

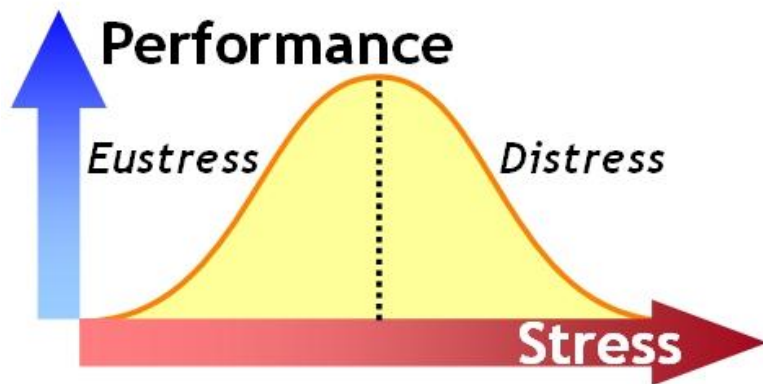
- **geneticky podmíněnou** – na úrovni druhů, poddruhů, kultivarů či ekotypů; mohou se například lišit dobou rašení a tím mít větší či menší pravděpodobnost koincidence rašení s výskytem pozdních mrazů či s výskytem housenek některých defoliátorů;
- **ontogeneticky podmíněnou** – náchylnost typická pro určitou růstovou fázi či vývojové stadium; k poškození mokrým sněhem jsou například nejvíce náchylné smrky ve středním věku (vzhledem k architektuře koruny a štíhlostnímu koeficientu);
- **danou prostředím a dalšími faktory** – většinou se uplatňuje jako umocnění geneticky a ontogeneticky podmíněné dispozice; může jít například o oslabení stromu působením klimatického faktoru jako je sucho či mráz (= predispozice dle Szujeckeho).



EU-STRES, DIS-STRES

Mírný stres do určité úrovně intenzity (nepřekračující adaptační schopnosti rostliny) může pozitivně aktivovat buněčný metabolismus, a tak stimulovat fyziologickou aktivitu rostlin. Tento typ stresu nezpůsobuje poškození, i když působí dlouhodobě. LAZARUS (1974) a SELYE (1975) ho označili pojmem **EU-STRES** = *aktivační či stimulační stres, který má pozitivní účinek na vývoj či přežití rostlin.*

DIS-STRES je stresem způsobujícím poškození. Má negativní vliv na vývoj a přežití rostlin v daném prostředí. V reálných podmínkách nastupuje dis-stres v případě, že stresor překročí určitou prahovou hodnotu, kterou rostliny nejsou schopny kompenzovat svým vnitřním reparačním mechanismem (LICHTENTHALER 1995, 2006). Relativní pozice prahové hodnoty závisí na druhu rostliny, na typu stresoru a na predispozici rostliny (růstové podmínky, vitalita dřeviny atd.).



Při **akutním (náhlém)** stresu jsou zpravidla reakce nápadnější, silnější a rychleji také vznikají poškození dřevin. Při **chronickém (vleklém)** stresu jsou reakce dřeviny na stresor pozvolnější, méně specifické, k poškození u vitálních stromů dochází až se zpožděním, poškození jsou častěji vratná, k silným dochází zpravidla až při vyčerpání stromu dlouhodobou zátěží.

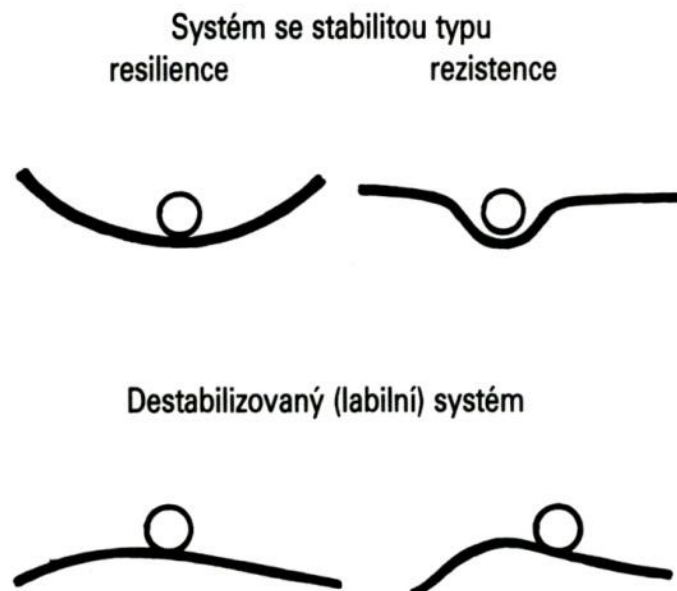
KONCEPCE STRESU NA ÚROVNI EKOSYSTÉMU A KRAJINY

Na ekosystémové úrovni definovali ODUM (1971) a FRANZ (1981) **stres jako stav ekosystému vzniklý z nesouladu mezi potřebou a nabídkou zdrojů projevující se strukturálními změnami vyvolanými zvýšenou spotřebou energie**. Stresorem tedy může být jakákoliv kvalitativní či kvantitativní změna faktoru prostředí, pokud způsobí mobilizaci zdrojů ekosystému a zvýšenou potřebu energie (LUGO, MCCORMICK 1981).

Vnější či vnitřní environmentální stresor, který způsobuje nesoulad mezi potřebou a nabídkou zdroje, byl BARRETTEM et al. (1976) označen jako perturbace.

PERTURBACE je jakákoliv vnější síla, která vychyluje systém z jeho dynamické rovnováhy (CHAPIN et al. 2002). Míru perturbace, kterou je systém ještě schopen tolerovat bez přechodu do jiného systému nazývá HOLLING (1973) **robustností** systému.

EKOLOGICKÁ STABILITA je schopnost systému přetrvávat i za působení rušivého vlivu a reprodukovat své podstatné charakteristiky v podmínkách narušování zvenčí (MÍCHAL 1992). Pokud se stabilita realizuje především vnitřními autoregulačními mechanismy, tj. systém vykazuje minimální změny (brání se změně), mluvíme o **REZISTENCI**, v případě, že se stabilita projevuje spontánním návratem do výchozího stavu, respektive na původní vývojovou trajektorii (návrat do normálu), mluvíme o **RESILIENCI**.



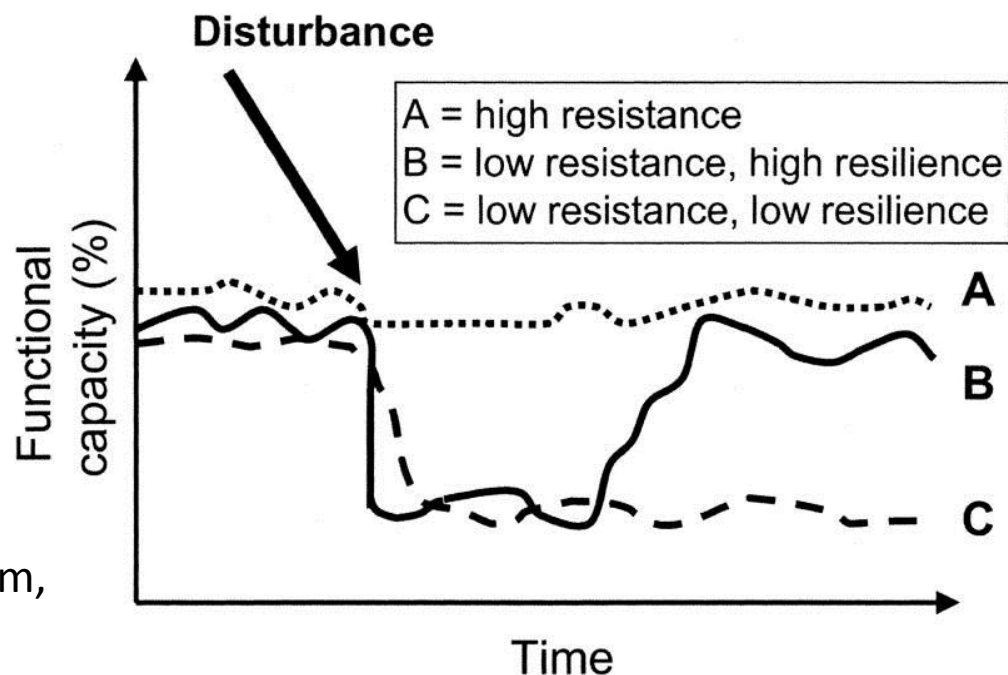
KONCEPCE STRESU NA ÚROVNI EKOSYSTÉMU A KRAJINY

Alternativním konceptem je disturbanční teorie rozvíjená v posledních desetiletích zejména v USA. **DISTURBANCE** je definována jako *událost náhle měnící dosavadní koloběh látek neočekávaným směrem, a to na úrovni jednotlivé rostliny, populace či ekosystémů* (SCHULZE et al. 2005). Podle PICKETTA et al. (1999) jde o událost, definovanou v čase a prostoru, která mění strukturu populace, společenstev a ekosystémů a způsobuje změny v dostupnosti živin a ve fyzikálních podmínkách stanoviště.

V ekologii společenstev jsou jako disturbance označovány události, které odstraní organismy a vytvoří tak prostor pro kolonizaci jedincům stejného nebo jiného druhu, situace kdy dojde k narušení populace či populací s přímou destrukcí biomasy.

Na krajinné úrovni jsou disturbance chápány jako jakékoliv destruktivní události a environmentální fluktuace (PICKETT, WHITE 1985) – bez ohledu na to, zda jsou tyto změny pro systém takzvaně normální (normalita je na této úrovni diskutabilní a obtížně definovatelná) nebo nikoli.

Disturbance není synonymem pro perturbaci, perturbace jsou širším pojmem, jde o jakoukoliv odchylku od normálu.



STRESORY

Podle intenzity a průběhu můžeme působení stresorů rozdělit na **akutní** a **chronické**.

Stresové faktory často působí v kombinaci, toto společné působení zesilující dopady stresu je označováno jako „multiple stress impact“ – **násobné působení stresových faktorů** (MOONEY et al. 1991).

Podle následnosti působení jsou stresory (MANION 1981):

- **predispoziční**, které oslabují stromy a redukují jejich schopnost tolerance a adaptace;
- **iniciující (spouštěcí, podněcující, startující, iniciační)**, které spustí chřadnutí;
- **přispívající** („contributing“), které zesilují tlak a vedou k poškození dřeviny, velmi často mají mortalitní charakter, navazujícími autory jsou tak často označovány jako **mortalitní** (např. MRKVA 1993).

Podle původu lze stresory rozdělit na přirozené (přírodní) stresory – **abiotické, biotické** a na stresory **antropogenní**.



DUÁLNÍ OHROŽENÍ = KLESAJÍCÍ ODOLNOST, NARŮSTAJÍCÍ STRES

Hlavním cílem tradiční ochrany dřevin bylo především předcházet vzniku škodlivých perturbací či disturbancí. S nárůstem četnosti a intenzity působících stresorů, a to zejména působí-li tyto stresory společně, přestává být takový přístup účinný. Je nutné se zaměřit na zvyšování odolnosti – v důsledku lidské činnosti totiž stále narůstá tlak na ekosystémy vyvíjený a přitom zároveň klesá jejich odolnost.

KLESAJÍCÍ ODOLNOST EKOSYSTÉMU

- devastace stanovišť
 - narušení stresových reakcí
 - snížení biodiverzity
 - vyčerpání genetické bohatosti
 - narušení imunitních systémů, vyčerpání adaptační kapacity
- etc.

ROSTOUCÍ STRESOVÝ TLAK

- znečištění ovzduší a další antropogenní kontaminace
 - změny koloběhu živin
 - klimatické změny
 - živočišné invaze – více generací, noví „náhlí“ patogeni, šíření druhů z teplejších oblastí
 - jiné vlivy průmyslu a dalších hospodářských odvětví
- etc.

Podle SCHABERGA et al. 2008, upraveno ČERMÁKEM 2012

**ROSTOUCÍ OHROŽENÍ (VÝZNAM A FREKVENCE) VELKÝMI DISTURBANCEMI
ZVÝŠENÍ RIZIKA ZTRÁT NA EKOSYSTEMOVÝCH SLUŽBÁCH**

REAKCE NA STRES

Dle úrovně a časového rámce působení stresu na dřevinu lze uvažovat o jeho odezvách na těchto úrovních:

- **na úrovni organely a aktivity jejích enzymů** – změny, které ovlivní funkci organely, se mohou odehrávat ve zlomcích sekund;
- **na úrovni buňky či pletiva** – reakce se projeví řádově po hodinách až týdnech;
- **na úrovni individua** – efekt se projeví po delším časovém období, řádově po roce (vegetačním období);
- **na úrovni společenstva** – pomalu se projevující dlouhodobý efekt;
- **na úrovni ekosystému** – sledovatelné často až po desítkách let.

Stresová odpověď je nejdříve rozpoznatelná na metabolické úrovni. Pokud stres dále trvá, pak jsou změny rozpoznatelné na mikroskopické úrovni a v konečné fázi jsou viditelné již na úrovni makroskopické.

Změny metabolismu mají často za následek změny rostlinných struktur na buněčné i morfologické úrovni (SCHULZE et al. 2005). Některé z těchto změn mohou být nevratné pozorované jako viditelné poškození. Působení stresu tedy může být rozpoznatelné na všech úrovních v závislosti na jeho intenzitě a délce trvání. Detekce časných reverzibilních fází je velmi důležitá pro ekosystémový management – umožňuje reagovat adekvátními opatřeními v časových horizontech, v kterých je jejich účinnost ještě možná.



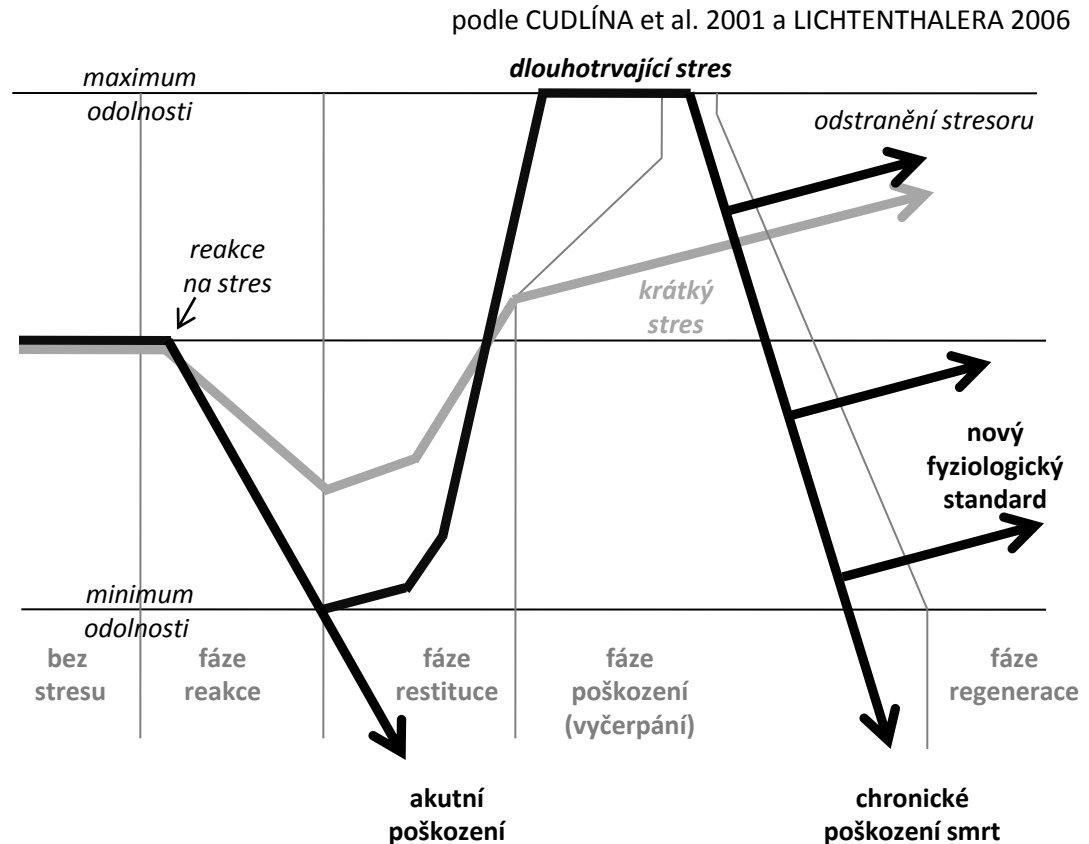
REAKCE NA STRES

Prvotní reakcí rostliny na chronický stres je pokles intenzity některých fyziologických funkcí rostliny – **FÁZE REAKCE (SIGNÁLNÍ ČI POPLACHOVÁ FÁZE)**. Rozkladné (katabolické) procesy převažují nad anabolickými (syntetickými), objevují se nespecifické příznaky snížené vitality, jako je defoliace či barevné změny v koruně. Postupně se aktivují stres zvládající mechanismy jako je přizpůsobení toku metabolitů, aktivace opravných (reparačních) procesů a vznik dlouhodobých fyziologických a morfologických adaptací.

Rostlina bude mít postupně ustanoven nový fyziologický standard, tj. úroveň fyziologických procesů, která je optimem při dané úrovni stresové zátěže, tento standard odpovídá maximální odolnosti – **FÁZE OBNOVY (FÁZE RESTITUCE, AKLIMAČNÍ FÁZE)**.

Degradační procesy jsou kompenzovány opravnými.

V některých pramenech je tato fáze dělena na dvě: **fázi restituční** – počáteční aktivace kompenzačních mechanismů a **fázi rezistence** – zvýšení odolnosti rostliny.



REAKCE NA STRES

Pokud stres dále pokračuje, rostlina se posouvá do **FÁZE POŠKOZENÍ (VYČERPÁNÍ)**. V této fázi je pozorováno znovu náhlé progresivní zhoršování zdravotního stavu, objevují se vážná nevratná poškození, která nakonec končí smrtí rostliny.

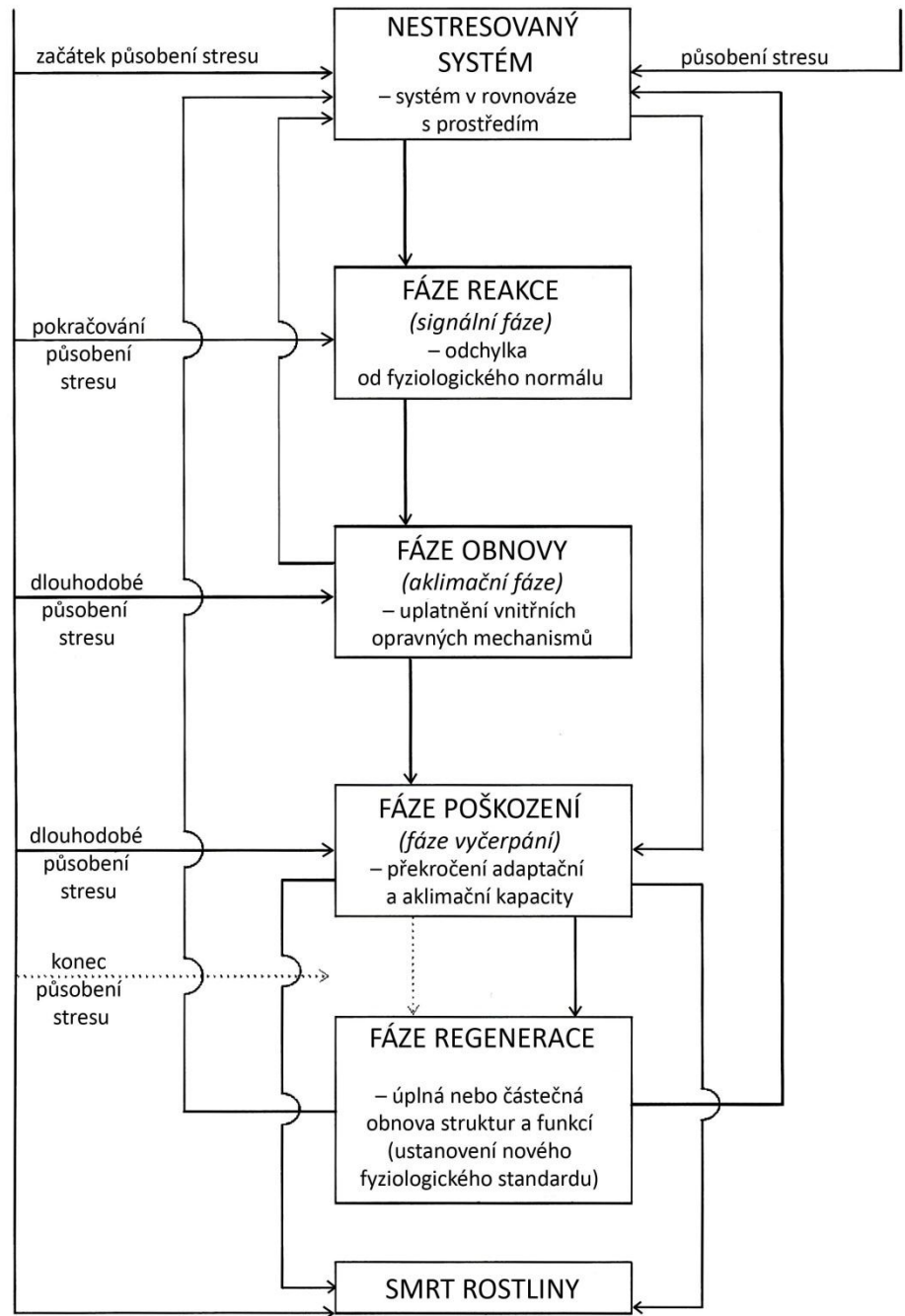
Pokud dojde k ústupu stresové zátěže před vyčerpáním adaptačního potenciálu rostliny, rostliny regenerují – **FÁZE REGENERACE**.

Je ustanoven nový fyziologický standard, jehož úroveň je dána mírou vyčerpání rostliny, jejími regeneračními schopnostmi, charakterem a rozsahem stresem vyvolaných poškození a vnějšími podmínkami pro regeneraci – především klimatickými podmínkami, ale také stanovištními či porostními (vnitrodruhová i mezidruhová konkurence).

dle CUDLÍNA et al. 2002, CUDLÍNA 2003
a LICHTENTHALERA 1995, 1997, upraveno

CHRONICKÝ STRES

AKUTNÍ STRES



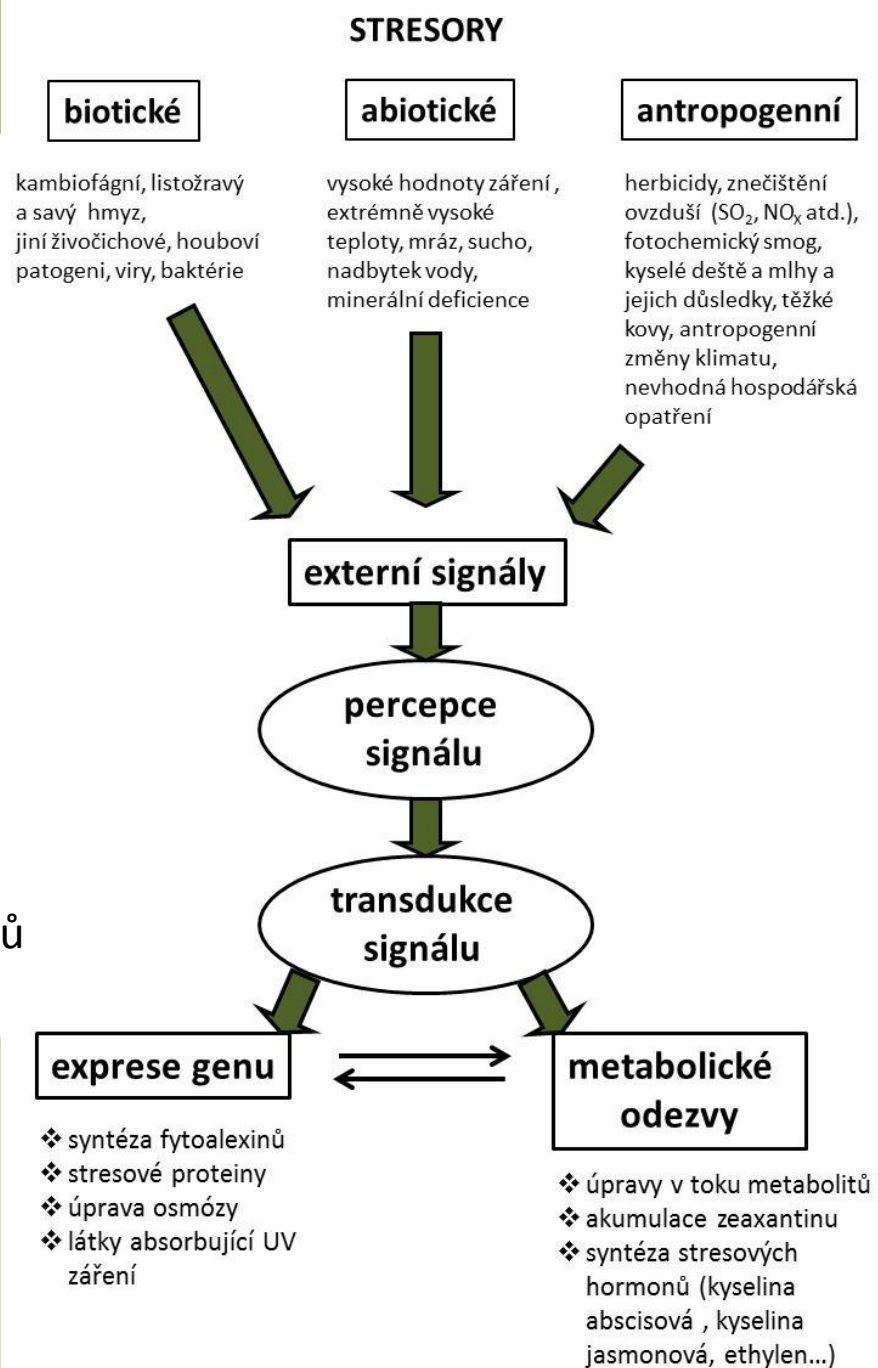
STRESORY JAKO EXTERNÍ SIGNÁLY

Reakci rostliny na stres lze popsat také z pohledu příjmu a zpracování signálů rostlinnými buňkami – veškeré stresory jsou externími signály.

Tyto signály jsou přijímány rostlinou, tj. dochází k jejich **PERCEPCI**. Vnější podněty jsou přijímány a je realizován jejich výběr, organizace a interpretace.

TRANSDUKCE SIGNÁLU je souborem procesů, kterými buňka změní jeden druh signálu na jiný. Výsledkem procesu transdukce je **odpověď na signál**. Odpovědi mohou být na jedné straně přímé **metabolické**, například úprava toků metabolitů, na druhé straně může být odpovědí aktivace **exprese genu**, syntéza stresových proteinů či stresových metabolitů.

Exprese genu je složitý komplexní proces, kterým je genetická informace uložená ve formě DNA přeměněna v konkrétní buněčné struktury. Produkty exprese genů jsou molekuly bílkovin, jsou jimi však i RNA. Exprese strukturálních genů obecně sleduje základní schéma, kdy je určitý úsek DNA (gen) přepsán v mediátorovou RNA a ta slouží jako matrice pro syntézu proteinu, který tomuto genu odpovídá (je jím kódován) a kterým (či skrze něj) je později daná funkce (odpověď) realizována.



podle LICHTENTHALERA 2006, upraveno

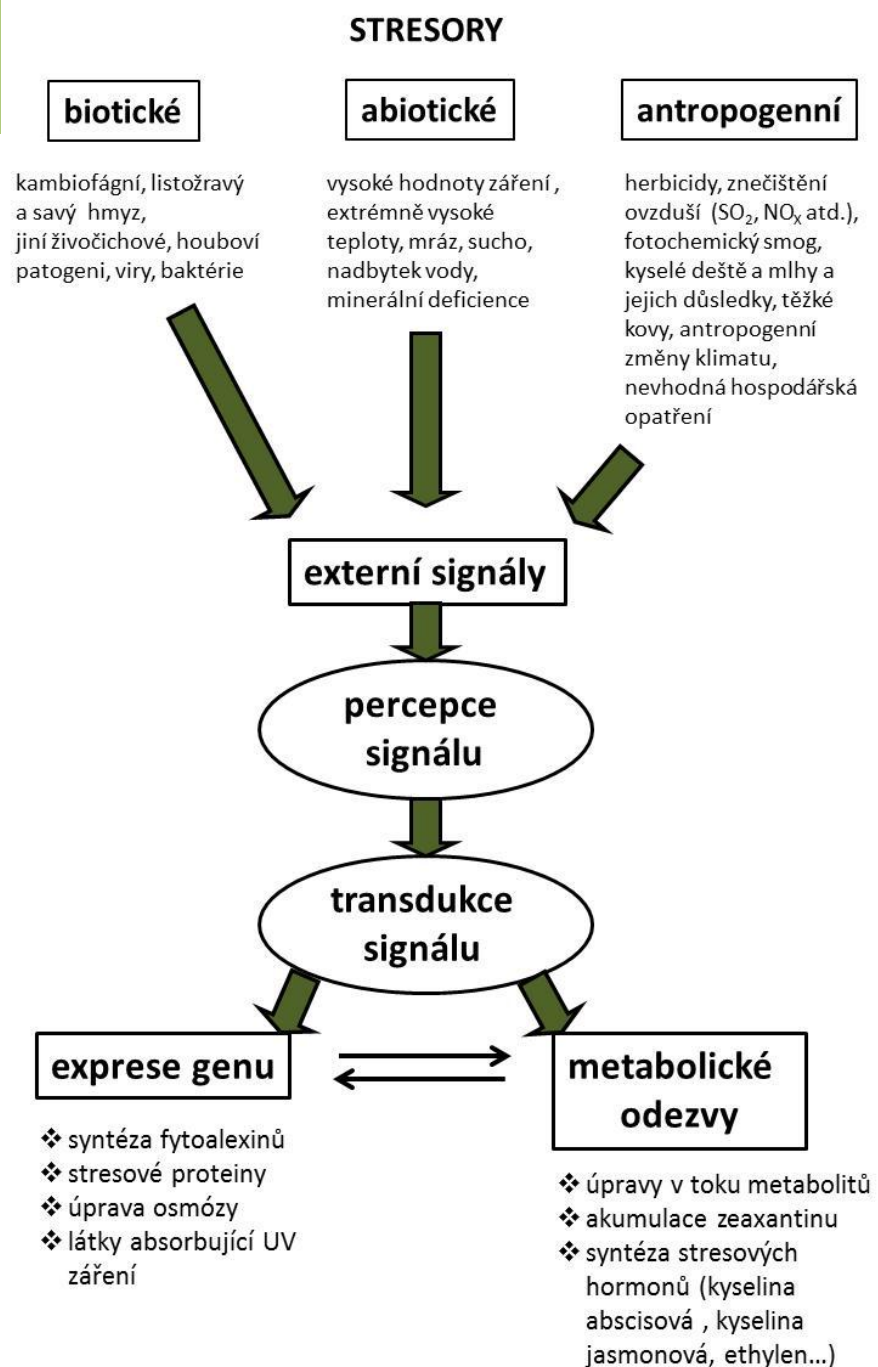
STRESORY JAKO EXTERNÍ SIGNÁLY

K nejčastějším nespecifickým restitučním procesům patří **tvorba či aktivace stresových proteinů**, dále dochází k tvorbě a odstraňování aktivních forem kyslíku v buňkách, k tvorbě stresových fytohormonů (například etylenu, kyseliny abscisové, jasmonové a polyamidů) a osmoregulačních sloučenin (například cukrů a polyalkaloidů).

Příkladem stresových proteinů mohou být například „**heat shock protein**“ **bílkoviny teplotního šoku (HSP)** či „**anaerobic stress proteins**“ (**ASP**) aktivované při nedostatku kyslíku.

HSP vznikly pravděpodobně s prvními buňkami v horkém prostředí. Jejich úloha v buňce je mnohostranná, základním úkolem však je ochrana správného prostorového uspořádání ostatních buněčných proteinů.

Většina HSP je v buňkách přítomna stále, aktivovány jsou až po náhlém zvýšení teploty a přispívají k zvýšení odolnosti rostlin. Některé proteiny teplotního šoku hrají významnou úlohu i za nestresových podmínek ve vývojových stádiích buňky, v buněčném cyklu, a tím ve výstavbě a funkci tkání.



podle LICHTENTHALERA 2006, upraveno

OBRANNÉ REAKCE ROSTLIN PŘI PŮSOBENÍ BIOTICKÝCH STRESORŮ

Základní, tj. **KONSTITUTIVNÍ OBRANU**, zajišťují u rostlin především nescifické obranné mechanismy, jako jsou krycí pletiva, kutikulární vosky, korkové vrstvy, klejoprskyřice či fenolické sloučeniny. Konstitutivní obrana může být chemická i mechanická, morfologická i fyziologická.

Mechanickou morfologickou obranou jsou například trny a trichomy. Trny znesnadňují či znemožňují konzumaci většími herbivory, trichomy brání pohybu, přichycení k povrchu a také kladení vajíček herbivorním členovcům. V některých případech však mohou trichomy herbivorům naopak pomáhat – poskytují samicím potřebnou oporu při ovipozici, mohou také mechanicky bránit přítomnosti parazitoidů.

Velmi specifickou formou obrany rostlin je pak **tvorba latexu**, který stojí na pomezí mezi chemickou a mechanickou morfologickou obranou. Latex se vyskytuje nezávisle u několika skupin rostlin, vždy však spolu s množstvím morfologických adaptací. Na rostlinách produkujících latex se pak vyskytují převážně úzce specializovaní herbivoři.



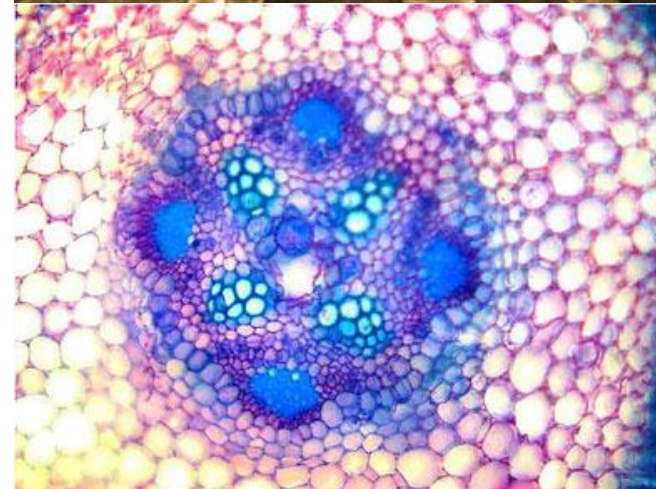
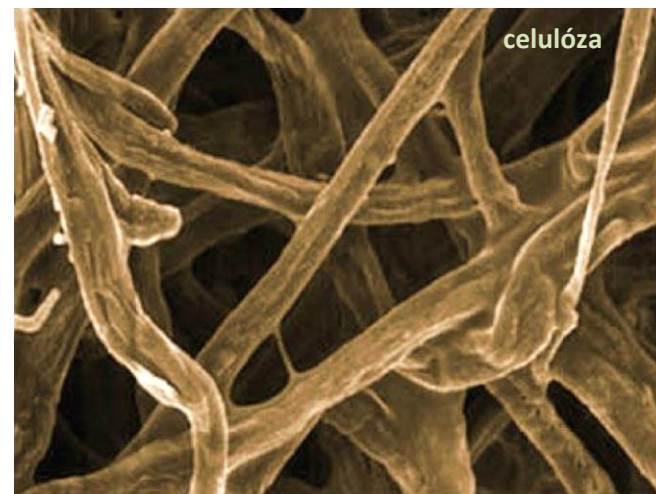
OBRANNÉ REAKCE ROSTLIN PŘI PŮSOBENÍ BIOTICKÝCH STRESORŮ

Po překonání základní obrany atakujícím organismem se spouští obranné reakce, které jsou reakcí na prezenci poškozených či infikovaných pletiv. Jde o tzv. **INDUKOVANOU OBRANU** – nespecifickou či specifickou odezvu na poškození či stres vyvolané herbivorem či patogenem.

Přímá obrana indukovaná obrana může být chemická, mechanická, patří sem také mimikry (například napodobování snůšek vajíček rostlinou, jak tomu je u některých mučenek).

Při chemické obraně rostliny svými metabolity negativně působí na atakující organismy, například brání průniku dalších patogenních jedinců do vnitřního prostředí, činí rostlinu nechutnou, snižují její výživnou hodnotu, nebo jsou pro herbivory toxické. Neznámějšími látkami z této skupiny jsou lignin a celulóza.

Protože se uplatňuje obecný princip akce–reakce, došlo postupně u řady atakujících druhů k přizpůsobením se k produkci těchto látek. Pro některé potravní specialisty tak nemusí být zmíněné sekundární metabolity škodlivé, mnozí z nich se je dokonce naučili využívat ve svůj prospěch – například některé housenky využívají rostlinou produkováné toxiny pro svoji vlastní obranu (např. proti plísním).



lignifikovaná buněčná stěna (modře)

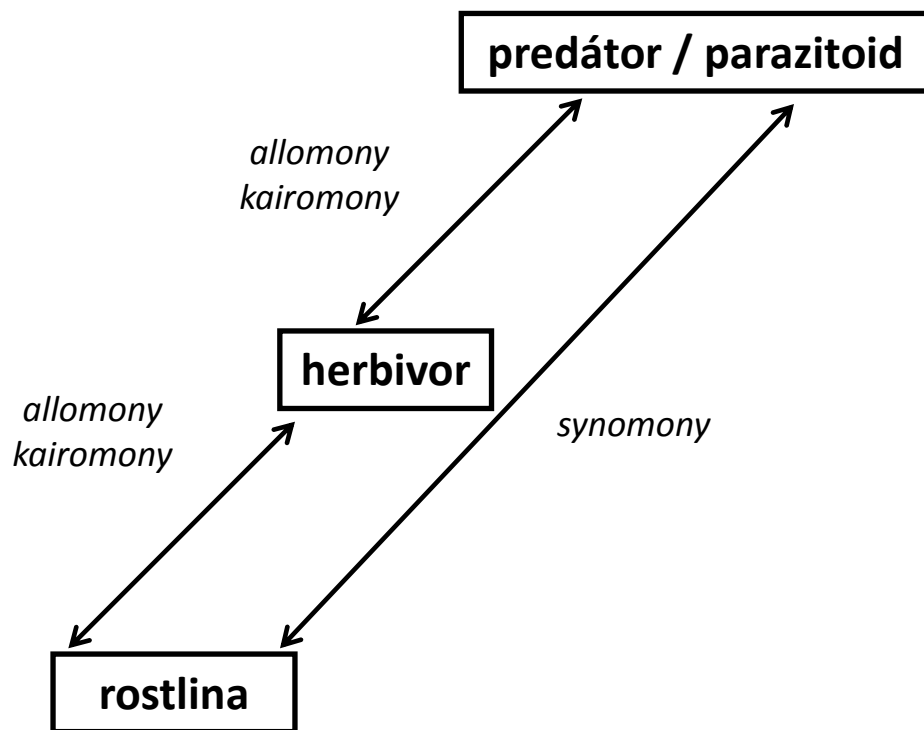
OBRANNÉ REAKCE ROSTLIN PŘI PŮSOBENÍ BIOTICKÝCH STRESORŮ

Při **nepřímé obraně** indukované obraně působí rostliny na herbivory prostřednictvím vlivu na populaci či populace predátorů a parazitoidů těchto herbivorů. Většinou jde o produkci látek, které motivují predátory či parazitoidy, často jsou cíleně zaměřeny na obranu proti konkrétnímu druhu a někdy i instaru herbivorního hmyzu.

Spouštěčem vylučování může být poškození herbivorem nebo nakladení vajíček na list či větvičku. Zpravidla rostlina nereaguje na pouhé mechanické poškození, k reakci je potřebná přítomnost herbivorního hmyzu.

V literatuře lze nalézt také spekulace, že by rostliny mohly reagovat již na pouhý kontakt s hmyzem, prozatím však tento mechanismus nebyl exaktně doložen.

Uvolňované látky přitahují predátory či parazitoidy, kteří pak snižují populační hustotu herbivorů.



Při **přímé obraně** rostlina vylučuje semiochemikálie ze skupiny allomonů (látky umožňující mezidruhovou komunikaci, z níž má prospěch vysílající), zároveň však vylučuje také tzv. kairomony, které předávají signály, z níž má prospěch příjemce; látky ze stejných skupin jsou využívány také v komunikaci herbivor–predátor.

Při **nepřímé obraně** vylučují rostliny synomony (látky umožňující mezidruhovou komunikaci, z níž má prospěch vysílající i příjemce).

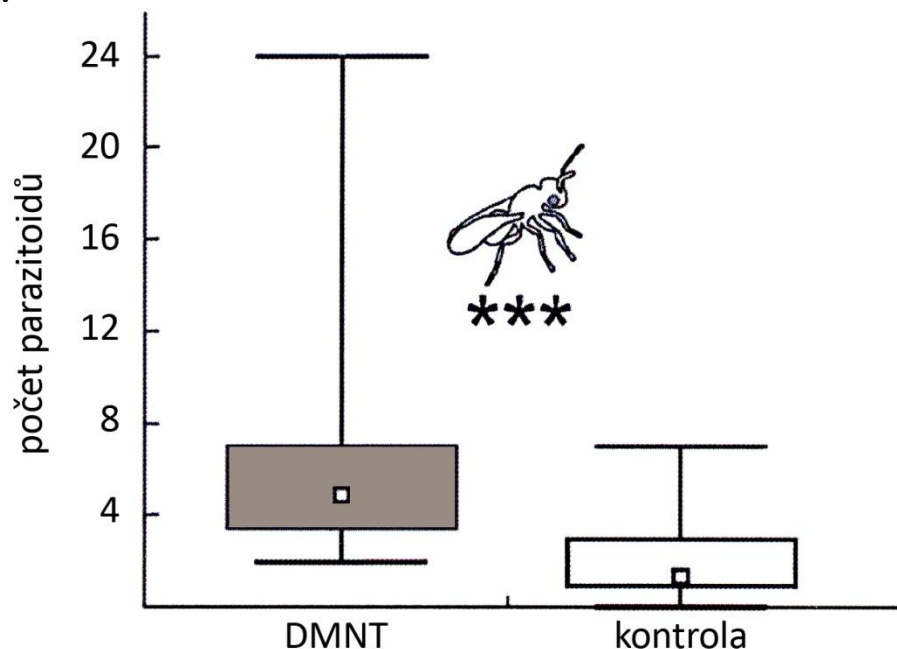
OBRANNÉ REAKCE ROSTLIN PŘI PŮSOBENÍ BIOTICKÝCH STRESORŮ

PŘÍKLAD NEPŘÍMÉ INDUKOVANÉ OBRANY (PODLE BÜCHEL et al. 2011)

Vaječná snůška bázlivce *Xanthogaleruca luteola* na listech jilmu habrolistého *Ulmus minor* vyvolává emisi směsi látek sestávající se z terpenoidů a dalších těkavých sloučenin.

Tyto látky produkované listem přitahují k vajíčkům bázlivce pozornost specializovaného parazitoida chalcidky *Oomyzus gallerucae*. Uvolňování těchto látek přitom probíhá velmi sofistikovaně, zvýšená produkce byla zaznamenána již 3–4 hodiny po té, co se vajíčka objevila na listu, po 5 dnech díky inhibitorům syntézy (jako je např. fosmidomycin) již produkce klesala a 7 den poklesla na výchozí stav před ovipozicí. To plně koresponduje s délkou trvání stádia vajíček – po 7 dnech se již na listech objevují larvy a na jejich parazitoidy nemají tyto látky žádný účinek.

Účinnost chemické komunikace byla ověřována porovnáním odchyty chalcidek do pastí s hlavním atraktantem s homoterpenem ϵ -4,8-dimethyl-1,3,7-nonatrien (DMNT) a odchyty do pastí bez atraktantu. Odchyt v pastích s atraktantem byl významně vyšší.



VITALITA DŘEVINY – DEFINICE

VITALITA (ŽIVOTNOST) = schopnost organismu realizovat životní cyklus za daných podmínek životního prostředí. Různí autoři publikovali své vlastní definice vitality, často podmíněné konkrétním metodickým přístupem či vědeckou disciplínou.

VITALITA = *schopnost přetrvávat při působení stresu.*

VITALITA je *kapacita dřeviny žít, růst a vyvíjet se, tj. schopnost asimilovat uhlík, odolávat stresu, adaptovat se na měnící environmentální podmínky a rozmnožovat se* (BRANG 1998; LARCHER 2001).

GEHRING (2004) vidí vitalitu uvnitř pomyslného trojúhelníku s vrcholy „stresová tolerance“, „délka života“ a „růst a reprodukce“.

Optimální (maximální) vitalita stromu není v podstatě zjistitelná, jasně rozpoznatelnou je zpravidla pouze minimální vitalita – smrt dřeviny.

Sledovat můžeme pouze změny vitality prostřednictvím vhodných indikátorů.

Někteří autoři proto k vitalitě přistupují přímo z pohledu indikátorů, například ORESHKIN et al.

(1997) používají termín vitalita ve smyslu kvantitativního hodnocení relativního zdraví stromu, například prostřednictvím jeho přírůstu.



INDIKÁTORY VITALITY

Při terénních studiích věnovaných vitalitě narazíme na dva základní problémy:

- 1) *jak určit a kvantifikovat*** (ať už absolutně či relativně) vhodný indikátor vitality;
- 2) *jak zhodnotit sílu a dobu trvání působícího stresu***. Indikátory přitom, jak logicky vyplývá z výše uvedeného, nemohou určit absolutní úroveň vitality, pracuje se s jejich relativními hodnotami.

Indikátory vitality mohou být například: průhlednost (transparence) koruny, délka jehlic, luminiscence, aromatické volativní látky v jehlicích, elektrický odpor v kambiu, elektrický potenciál... Použitelnost většiny indikátorů je silně limitována, jsou vhodné jen v některých kontextech, u některých druhů dřevin apod.

Pro běžný monitoring, zejména při sledování většího množství stromů a ploch, je pravděpodobně nejvhodnější používat kombinaci dvou běžných a relativně snadno zjistitelných indikátorů vitality:

- ***růstu***, zejména tloušťkového (radiálního) růstu;
- ***defoliace*** (či transparence).

Defoliace je relativní ztráta asimilačního aparátu v koruně stromu, respektive v její ohodnotitelné (nezastíněné) části v porovnání s korunou referenčního stromu. Vyjádřena je v % nebo v jiné relativní jednotce.

Transparence koruny je definována jako světlo procházející danou korunou navíc v porovnání se světlem procházejícím korunou plně olistěnou. Vyjádřena je v procentech.

Tloušťkový růst může být zjišťován kontinuálně pásovými přírůstoměry (dendrometry) nebo elektronickými pásovými dendrometry, retrospektivně letokruhovou analýzou – vývrty odebrané přírůstovým nebo zezem a vyhodnocené standardními dendrochronologickými metodami.



DEFOLIACE A RADIÁLNÍ RŮST JAKO INDIKÁTORY VITALITY

Růstové procesy lze při jisté míře zjednodušení seřadit dle důležitosti: růst asimilačního aparátu, růst kořenů, růst pupenů, růst zásobních pletiv, růst stonku a obranných komponentů a reprodukční růst (WARING 1987).

Přirůst kmene jako méně důležitý proces může tedy být snížen velmi brzy po vzniku stresové situace. Není to ovšem obligatorní reakce, v některých případech k propadu růstu nedochází nebo k němu dochází až se zpožděním.

Produkce listoví je při méně silném stresu často držena na dosavadní úrovni. Při extrémním stresu (např. silné sucho) postupně výrazně klesá růst pupenů a kořenů a následně se objeví defoliace, v některých případech velmi rychle po nástupu stresu, zpravidla však se zpožděním několika měsíců, jak například dokládá na extrémní suché epizodě v roce 2003 DOBBERTIN (2004).

Tento sled reakcí je typický pro střednědobé a dlouhodobé abiotické a antropogenní stresy:

propad tloušťkového růstu



defoliace



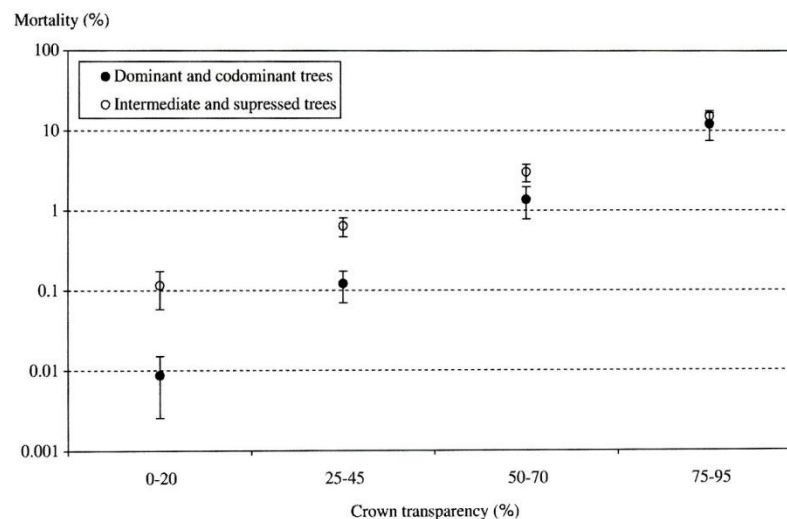
DEFOLIACE A RADIÁLNÍ RŮST JAKO INDIKÁTORY VITALITY

Pro potřeby indikace vitality je při sledování růstu stromů potřebné porovnávat zjištěné hodnoty s odpovídajícími hodnotami referenčními, tj. s růstem zdravých stromů bez stresové zátěže, s růstem daných stromů v období mimo stres nebo s očekávanými hodnotami růstu získanými z odpovídajících růstových modelů.

Jako referenční může být použit strom s nejmenší defoliací (SOLBERG 1999). Za nejzazší indikátor vitality pak lze považovat přežití stromu – růst uhynulých stromů může být porovnáván s růstem u přežívajících stromů. Růst lze jako indikátor vitality použít jen pro delší časová období, reakce na krátkodobý stres nemusí korespondovat s dlouhodobými změnami vitality stromu (DOBBERTIN 2005).

Pro defoliaci koruny je referenční hodnotou buď ideální strom s optimálním olistěním či ojehlíčením (**absolutní referenční strom**) nebo strom s nejnižší průhledností nalezenou v místních růstových podmínkách (**místní referenční strom**, EICHHORN et al. 2004).

Výhodou defoliace či transparence je bezprostřednější vztah s mortalitou. Vztah mezi transparenčí a mortalitou dřevin dokládají například DOBBERTIN a BRANG (2001) na datech ze švýcarských ploch sítě ICP Forest z let 1990–1997 – **se vzrůstající transparenčí exponenciálně roste mortalita v následujícím roce.**



Průměrná roční mortalita se směrodatnými odchylkami na švýcarských plochách Level I ICP Forests 1990–2000, seskupeno podle tříd transparence koruny a sociálního statutu stromu (DOBBERTIN 2005)

DEFOLIACE A RADIÁLNÍ RŮST JAKO INDIKÁTORY VITALITY

NEVÝHODY DEFOLIACE JAKO INDIKÁTORU

Neodráží trend vývoje korunové části (INNES 1987), tedy to zda se koruna obnovuje či chřadne (CUDLÍN et al. 2001).

Neumožňuje také klasifikovat stromy podle formy projevu jejich odolnosti (charakteru jejich stresové odpovědi), tj. určit zda je strom resistantní nebo resilientní (POLÁK et al. 2007).

Z tohoto úhlu pohledu je výhodné použít indikátory, které umožňují detekovat a kvantifikovat regenerační procesy v koruně. Za optimální lze považovat indikátor, který by byl úzce svázán s anatomickou stavbou – časová prodleva mezi dopadem stresových faktorů a stresovou odpovědí na anatomické úrovni je totiž obvykle kratší než na makroskopické úrovni. Tento indikátor by zároveň měl obsahovat informaci o rozdělování produktů fotosyntézy (např. jaká je produkce asimilačních a generativních orgánů či syntéza ochranných chemických látek) a o budoucím potenciálu produkce asimilačních orgánů (CUDLÍN 2009).

Tyto předpoklady naplňuje například **hodnocení transformace struktury korun a růstu vzorníkových větví smrku ztepilého** (CUDLÍN et al. 2000) nebo hodnocení vývojových typů pupenů smrku (POLÁK et al. 2004, 2007).



DEFOLIACE A RADIÁLNÍ RŮST JAKO INDIKÁTORY VITALITY

Růst může jako ukazatel vitality sloužit až po patřičné kalibraci – porovnání růstu soliterních stromů se stromy výrazně si konkurujícími; stromů odumírajících a přežívajících; stromů s onemocněním a bez něho atd. Je přitom důležité si uvědomit, že při vyhodnocení dat je nutné brát v úvahu znatelné růstové výkyvy oběma směry, nízký růst bude s vysokou pravděpodobností ukazovat na sníženou vitalitu, extrémně vysoký růst může (za určitých okolností) snížení vitality následně vyvolat.

Přestože použití defoliace a radiálního růst má řadu úskalí, oba indikátory mají také zřejmé pozitivní vlastnosti.

VÝHODOU kombinace dlouhodobého sledování defoliace a růstu je mimo jiné možnost přesnější identifikace stresorů, na které dřevina reaguje. Je to umožněno jejich výše uvedenými odlišnostmi ve sledu a rychlosti reakce na jednotlivé stresory. V některých případech je prvotní pozorovatelnou reakcí na působící faktor defoliace (např. u žíru hmyzu), zatímco reakce přírůstu na kmeni má zpoždění; v jiných případech, jak už bylo výš řečeno, se bezprostředně projevuje propad růstu, zatímco redukce ogehličení je často viditelná až po několika měsících.

VÝHODOU zjišťování radiálního růstu je pochopitelně navíc možnost získat informace zpětně letokruhovou analýzou.



VLIV KLIMATU NA RADIÁLNÍ RŮST SMRKU ZTEPILÉHO

Faktory prostředí ovlivňující fyziologické a růstové procesy stromů se trvale promítají do struktury vytvářené biomasy – stromy stavbou svých letokruhů v podstatě monitorují stav prostředí (FRITTS 1976), tj. **intenzita působení faktorů se odráží v radiálním přírůstu stromů**. Díky dendrochronologickým metodám lze získat zpětně informace za dlouhá období a dát je do souvislosti s jednotlivými stresory. Radiální růst tak lze použít mimo jiné pro indikaci vlivu klimatických faktorů na vitalitu dřevin, respektive k identifikaci růstových reakcí na klima.

Optimální podmínky pro růst smrku ztepilého jsou perhumidní – hodnoty Langova dešťového faktoru nad 120 (průměrná roční teplota nepřevyšuje 6°C a roční srážky přesahují 800 mm).

Smrk je dřevinou kontinentálního klimatu s původním rozšířením ohraničeným roční izohyetou 800 mm nebo hodnotou De Martonneho indexu aridity $I > 60$ (VINŠ et al. 1997).

Srážky i teploty mohou být s radiálním růstem v pozitivním i negativním vztahu. Vliv může mít jak klima v roce, kdy je vytvářen letokruh, tak v roce předcházejícím.



předchozí rok

aktuální rok

Horké a suché jaro
*(duben–červen celé období
nebo některé měsíce)*

DOBBERTIN 2005
PICHLER, OBERHUBER 2007

Horké léto
*(červen–září, celé období
nebo některé měsíce)*

FELIKSIK 1993
MÄKINEN et al., 2001
ANDREASSEN et al., 2006
AFFOLTER et al., 2010

AAKALA, KUULUVAINEN, 2011
RYBNÍČEK et al. 2012a, b, c

Chladná a suchá zima

ROLLAND, LEMPERIERE 2004

Komfortní srážky
ve vegetační sezóně
(jako celku nebo některé měsíce)

FELIKSIK 1993
PICHLER, OBERHUBER, 2007
AFFOLTER et al., 2010
AAKALA, KUULUVAINEN, 2011

RYBNÍČEK et al. 2009, 2010,
2012a, c

Vysoké srážky v září

RYBNÍČEK et al. 2010, 2012a

Chladné babí léto
(září)

MZE ČR, VÚLHM 2004

Teplý říjen

RYBNÍČEK et al. 2010, 2012a,c

Teplý začátek zimy
(prosinec)

MZE ČR, VÚLHM 2004

Nízký
přírůst

Vysoký
přírůst

MÄKINEN et al., 2000
SAAVA ET AL., 2006
ANDREASSEN et al., 2006
AAKALA, KUULUVAINEN, 2011

RYBNÍČEK et al. 2012b

ROLLAND, LEMPERIERE 2004

RYBNÍČEK et al. 2012a

BOURIAUD, POPA 2009
AFFOLTER et al., 2010

RYBNÍČEK et al. 2012a, b

WIMMER, GRABNER 1997

FELIKSIK 1993
MZE ČR, VÚLHM 2004

RYBNÍČEK et al. 2009, 2012a, b

FELIKSIK et al 1994
VITAS, 2004
KOPROWSKI, ZIELSKI, 2006
BOURIAUD, POPA 2009

AFFOLTER et al., 2010
RYBNÍČEK et al. 2010, 2012a, b

FELIKSIK et al 1994
NEUMANN, ROHLE 2001
MZE ČR, VÚLHM 2004

FELIKSIK, WILCZYŃSKI, 2009
RYBNÍČEK et al. 2010

FELIKSIK et al 1972
PETITCOLAS 1993
SANDER et al. 1995

BEDNARZ et al. 1997
BÜNTGEN et al., 2007
RYBNÍČEK et al. 2009

Teplý leden

Velmi teplé jaro
*(březen–květen, celé období
nebo některé měsíce)*

Horké léto
*(červen–září, celé období
nebo některé měsíce)*

Velmi deštivé léto
(červen–srpen)

Vyšší jarní srážky
*(březen–květen, celé období
nebo některé měsíce)*

Vyšší letní srážky
*(červen–srpen, celé období
nebo některé měsíce)*

Teplé jaro
*(březen–květen, celé období
nebo některé měsíce)*

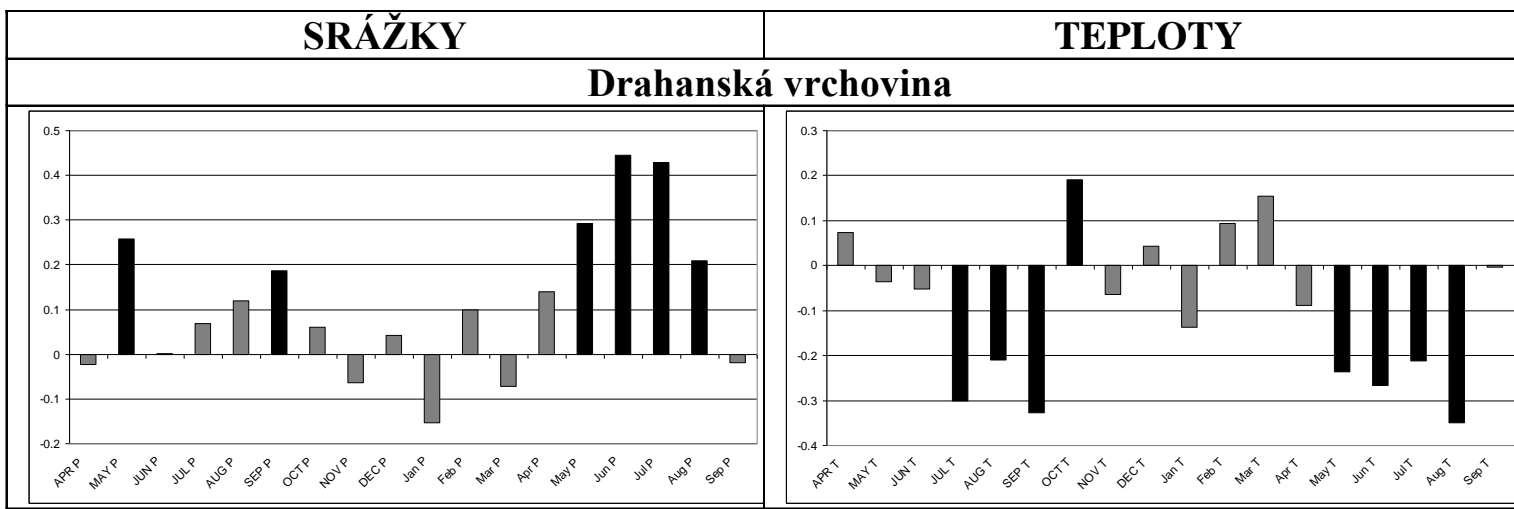
Teplé léto
*(červen–září, celé období
nebo některé měsíce)*

VLIV KLIMATU NA RADIÁLNÍ RŮST SMRKU ZTEPILÉHO

PŘEDCHOZÍ ROK

Z faktorů ovlivňujících **pozitivně** radiální růst smrku v následujícím roce se jeví jako nejvýznamnější (a také nejčastěji prokázaný) **komfortní dostatek srážek ve vegetační sezóně**. Dostatek vody má příznivý vliv na vitalitu stromu a na tvorbu zásobních látek využívaných k růstu v počáteční fázi tvorby letokruhu. Výše srážek (zejména na konci sezóny) také pochopitelně ovlivňuje množství disponibilní vody v půdě v jarním období příštího roku.

Z faktorů ovlivňujících **negativně** radiální růst smrku v následujícím roce se jeví jako nejvýznamnější **vysoké teploty na jaře a v létě**. Důvodem je pravděpodobně snížení zásob vody v půdě vlivem zvýšené evapotranspirace. Další příčinou snížení přírůstu může být teplotou indukovaný nárůst tvorby květních pupenů – kvetení a tvorba šišek jsou pak realizovány na úkor radiálního přírůstu (CHALUPKA et al. 1975). Negativní vliv letních teplot se obecně uplatňuje především v nižších polohách a v méně chladných středních polohách.



Korelační koeficienty vztahu mezi šířkou letokruhu smrku ztepilého a měsíčními úhrny srážek a průměry teplot, černé sloupce jsou statisticky významné hodnoty RYBNÍČEK et al. 2012

VLIV KLIMATU NA RADIÁLNÍ RŮST SMRKU ZTEPILÉHO

ROK VZNIKU LETOKRUHU

Pozitivní vliv na radiální růst v roce vzniku letokruhu mohou mít jarní a letní srážky i teploty. Na jaře smrk obnovuje svou fotosyntetickou kapacitu. Tato obnova je ovlivňována jak srážkami, tak průměrnou teplotou vzduchu a přítomností silných nočních mrazů (BERGH, LINDER 1999). Dalším vysvětlením pozitivního vlivu jarních teplot na růst smrku může být dřívější rozmrazání půdy (a tím i vyšší půdní teplota).

Teploty na jaře a v létě roku, v kterém vzniká letokruh, mají obecně častěji ***pozitivní vztah*** k radiálnímu přírůstu (***zejména horské či severské lokality,*** než vztah negativní .

V pahorkatinných podmínkách střední Evropy mohou být jarní či letní teploty v ***negativním*** korelačním vztahu k radiálnímu růstu, jak bylo zjištěno v našich studiích na územích Dražanské a Českomoravské vrchoviny (RYBNÍČEK et al. 2012a, b).

Asimilace smrkového porostu je závislá na dopadající sluneční radiaci. V extrémně horkých a suchých dnech dochází, zejména kolem poledne, k přivírání průduchů a následně také k omezení produkce. V celkové uhlíkové bilanci se v extrémních dnech tak uplatňuje znatelná deprese fotosyntézy, spolu s vysokou autotrofní respirací a utlumenou heterotrofní respirací. Výsledkem je ztrátová celodenní bilance uhlíku v důsledku převládání disimilačních procesů za dnů, kdy bychom na základě dostatečného příkonu zářivé energie přitom očekávali bilanci aktivní (JANOUSH et al., 2004; MAREK et al., 2011).



TRANSFORMACE STRUKTURY KORUNY SMRKU ZTEPILÉHO

Dobrý makroskopický marker použitelný jako indikátor vitality by měl umožnit detekovat a kvantifikovat regenerační proces v koruně, umožnit identifikovat resistantní, resilientní a citlivé stromy k násobnému dopadu stresových faktorů. Měl by :

- (1) být úzce svázán s anatomickou stavbou, neboť časová prodleva mezi dopadem stresových faktorů a stresovou odpovědí na anatomické úrovni je obvykle kratší než na makroskopické úrovni, a
- (2) reflektovat informaci o rozdělování produktů fotosyntézy vzhledem k individuálním “sinkům” (např. produkce asimilačních a generativních orgánů, syntéza ochranných chemických látek) a budoucímu potenciálu produkce asimilačních orgánů.

Ze sledovaných indikátorů – např. defoliace koruny, poškození jehlic, výskyt suchých větví, tvar horní části koruny, počet a poškození kořenových špiček, výskyt plodnic ektomykorhizních hub, přirozené zmlazení, změny bylinného patra – se nejlépe osvědčila **transformace struktury korun a vzorníkových větví** (CUDLÍN a kol. 2000a).

Na trvalých výzkumných plochách jsou ve smrkových porostech starších 40 let vyhodnocovány kromě základních charakteristik podle mezinárodního programu ICP-Forest – sociální postavení, typ větvení, defoliace, barevné změny jehlic atd. také tvar horní části koruny, defoliace primární struktury, způsob poškození (LESINSKI 1989) a výskyt sekundárních výhonů. Z posledních dvou charakteristik je pro střední – produkční část koruny odvozen **stupeň transformace koruny**.

TRANSFORMACE STRUKTURY KORUNY SMRKU ZTEPILÉHO

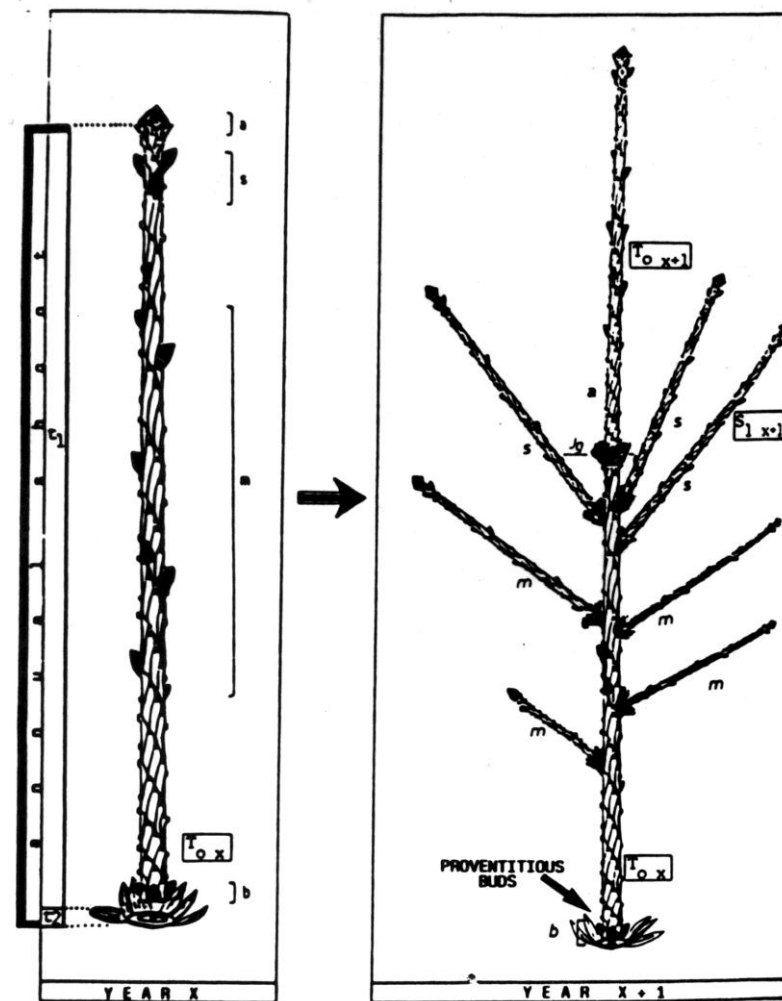
V průběhu vývoje smrku dochází ke tvorbě třech typů výhonů, které se liší dobou mezi založením pupene a vyrašením výhonu:

- **proleptické** výhony (syleptické) vznikají z pupene založeného v tomtéž vegetačním období
- **pravidelné (primární)** výhony se tvoří z přezimujícího pupene, založeného v minulé vegetační sezóně
- **náhradní (sekundární)** výhony vyrážejí na dva a více let starém dřevě.

Transformace struktury koruny je tedy proces, při kterém dochází k postupnému nahrazování primárních výhonů sekundárními výhony.

Sekundární výhony se tvoří zvláště intenzivně při narušení rovnováhy mezi celkovým množstvím asimilačních orgánů a vnějšími (přísun fotosynteticky aktivního záření) nebo vnitřními (příjem vody a živin) podmínkami pro fotosyntetickou asimilaci.

Základní metodou určování typu výhonu (primární, sekundární) je jeho stáří vzhledem k „mateřskému dřevu“, ze kterého vyrůstá.



TRANSFORMACE STRUKTURY KORUNY SMRKU ZTEPILÉHO

sekundární výhony



poškozené primární
výhony



TRANSFORMACE STRUKTURY KORUNY SMRKU ZTEPILÉHO

STUPNĚ TRANSFORMACE KORUNY

- **Stupeň 0** – menší odkmenové nebo mozaikovitě poškození, procento sekundárních výhonů < 20 %.
- **Stupeň 1** – odkmenové nebo mozaikovitě poškození, nahrazované tvorbou sekundárních výhonů, sekundární výhony 21–50 %.
- **Stupeň 2** – začínající okrajové poškození (suché terminály větví I. řádu), často podvrcholové poškození, většinou v kombinaci s odkmenovým nebo mozaikovitým poškozením, sekundární výhony 51–80 %.
- **Stupeň 3** – převládající okrajové poškození, často v kombinaci s výše zmíněnými typy poškození, procento sekundárních výhonů 81–99 %.
- **Stupeň 4** – okrajové poškození u všech větví produkční části koruny, často v kombinaci s výše zmíněnými typy poškození, procento sekundárních výhonů 100 %.



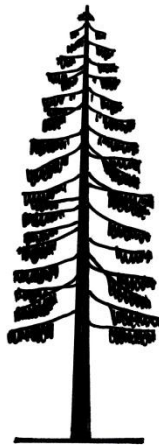
vrcholové



periferní



okno



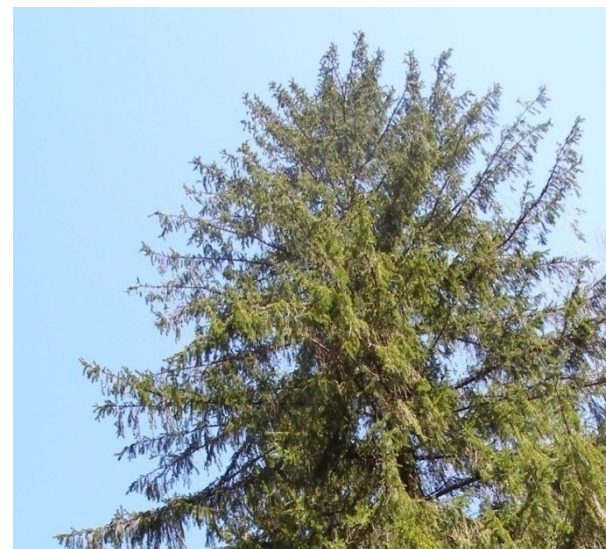
odkmenové



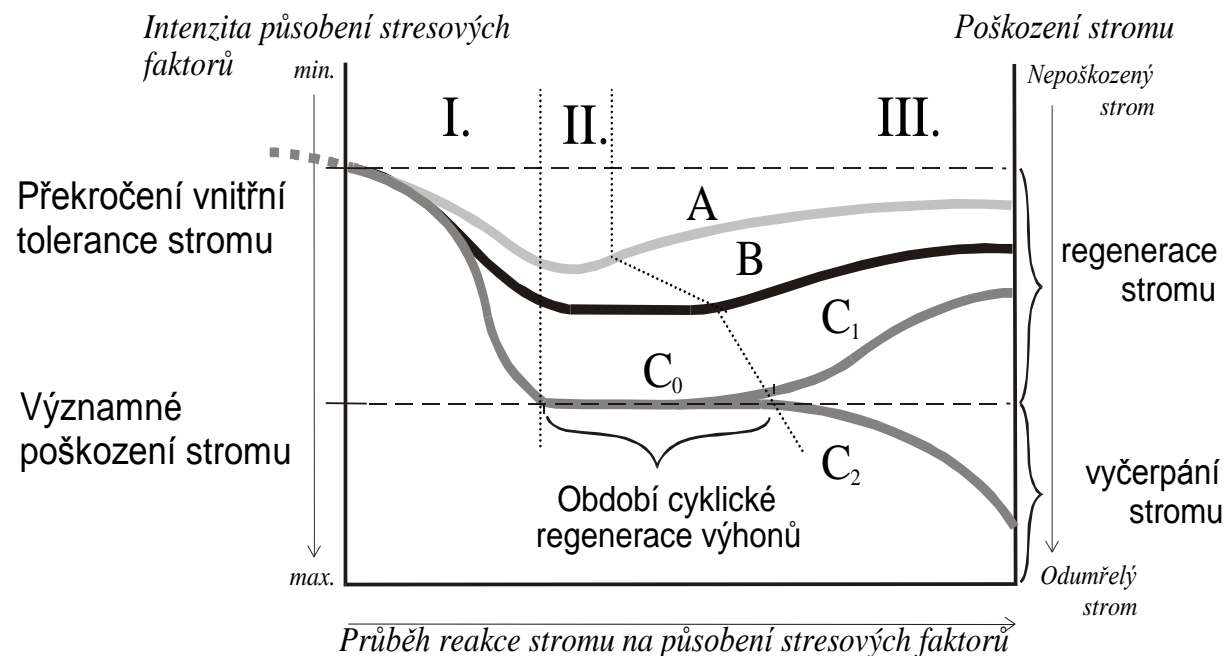
rovnoměrné



nerovnoměrné



TRANSFORMACE STRUKTURY KORUNY SMRKU ZTEPILÉHO



A - Reakce stromů na **krátkodobé stresového působení**, které překročilo vnitřní toleranci stromu; poškozené asimilační orgány byly brzy téměř zcela nahrazeny regeneračními procesy.

B - Reakce stromů na **déletrvající stresové působení**, které překročilo vnitřní toleranci stromu; poškozené asimilační orgány byly postupně do značné míry nahrazeny regeneračními procesy po kratším či delším období cyklické regenerace výhonů.

C - Reakce stromů na **chronické stresové působení**, které způsobilo významné poškození stromu; delší dobu trvající období cyklické regenerace výhonů může skončit úplným vyčerpáním a odumřením stromu, anebo postupnou regenerací asimilačních orgánů.

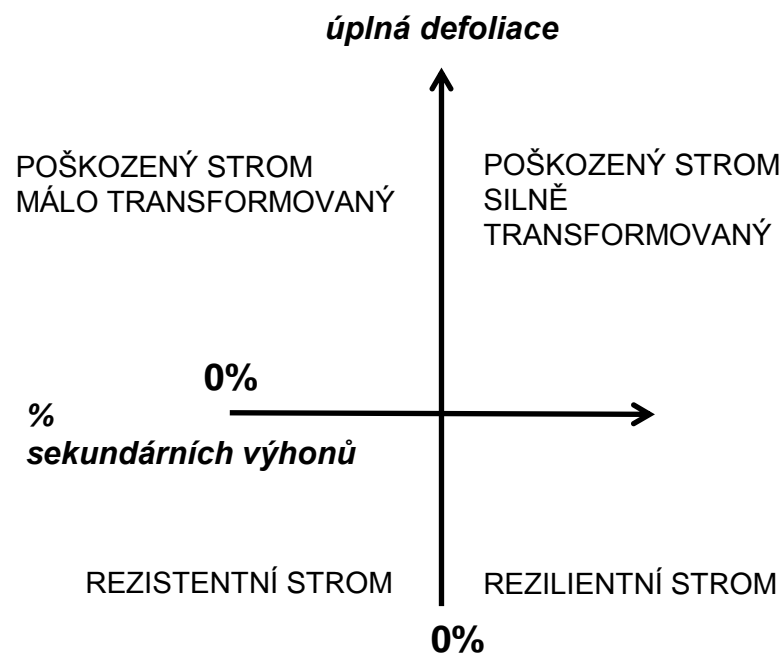
- I. Období reakce stromů na stresové působení**, které překročilo vnitřní toleranci stromu, kdy procesy poškození převažují dočasně nad regeneračními.
- II. Období cyklické regenerace výhonů** – období, kdy procesy poškození jsou v rovnováze s regeneračními.
- III. Období, kdy převažují buďto regenerační procesy, anebo dochází k úplnému vyčerpání a odumření stromu.**

TRANSFORMACE STRUKTURY KORUNY SMRKU ZTEPILÉHO



Hodnocené stromy lze také zařadit do jedné ze **čtyř kategorií stresové reakce** (CUDLÍN et al, 2003):

- strom rezistentní
- rezilientní
- poškozený strom málo transformovaný
- poškozený strom silně transformovaný



Kategorie stresové reakce	Celková defoliace [%]	Procento sekundárních výhonů [%]
Rezistentní strom	≤ 35% - slabě poškozený strom	≤ 50% - slabě transformovaný strom
Rezilientní strom	≤ 35% - slabě poškozený strom	> 50% - silně transformovaný strom
Poškozený strom málo transformovaný	>35% - středně až silně škozený strom	≤ 50% - slabě transformovaný strom
Poškozený strom silně transformovaný	>35% - středně až silně škozený strom	> 50% - silně transformovaný strom