Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Bakalářská práce

Ekologické trendy v produkci xylému dřevin

Ecological trends in xylem production of woody plants

Jan Tichý

Vedoucí práce: doc. Mgr. Václav Treml, Ph.D.

Praha, 2021

Charles Univerzity
Faculty of Science

Poděkování

Tímto bych rád poděkoval svému školiteli doc. Mgr. Václavu Tremlovi, Ph.D. za jeho trpělivost, ochotu a cenné rady. Dále děkuji Adéle Pavlišové a celé mojí rodině za podporu během studia a psaní této práce.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně s použitím citované literatury pod vedením doc. Mgr. Václav Treml, Ph.D. a souhlasím s jejím zveřejněním.

V Praze dne: 5. 5. 2021

Abstrakt

Xylogeneze (formování dřeva) je jedním z nejdůležitějších biologických procesů na Zemi. Dřeviny během tohoto procesu ukládají atmosférický uhlík, a jsou tak zásadním aktérem v koloběhu uhlíku, potažmo i v interakcích biosféry a klimatického systému Země. Na průběh xylogeneze má vliv mnoho faktorů, mezi hlavní patří fotoperioda, teplota a dostupnost vody. Význam a dopad jednotlivých faktorů na xylogenezi se mění s časem a místem na Zemi. Kambium, které svým dělením tvoří dřevo, vstupuje během roku do dormantní a aktivní fáze. V rámci změn aktivity kambia se tvoří letokruhy, ze kterých je možné vyčíst, v jakých podmínkách se strom nacházel při tvorbě daného letokruhu. Tato charakteristická vlastnost dřeva je předmětem mnohých studií a můžeme ji využít při zkoumání dopadů klimatické změny na xylogenezi.

Klíčová slova: *Xylém, dřeviny, teplota, voda, fotoperioda, globální oteplování*

Abstract

Xylogenesis (wood formation) is one of the most important biological processes on Earth. Woody plants store atmospheric carbon during this process and are thus an essential player in the carbon cycle, and therefore in the interactions of the biosphere and the Earth's climate system. The course of xylogenesis is affected by many factors, the main factors include photoperiod, temperature and water availability. The significance and impact of individual factors on xylogenesis changes with time and place on Earth. The cambium, which by its division forms wood, enters the dormant and active phase during the year. As part of the changes in the activity of the cambium, rings are formed from which it is possible to read the conditions in which the tree was located during the formation of the given tree ring. This characteristic feature of wood is the subject of many studies and can be used to investigate the effects of climate change on xylogenesis.

Keywords: *Xylem, woody plants, temperature, water, photoperiod, global warming*

Obsah

1. ÚVOD 1

2. STAVBA DŘEVA 2

2.1. Xylém 2

2.2. Floém 3

2.3. Kambium 3

2.4. Dřevo jehličnanů a listnáčů 3

2.5. Jádrové a bělové dřevo 4

2.6. Letokruh 4

3. XYLOGENEZE 5

3.1. Dělení 6

3.2. Zvětšování 6

3.3. Stavba sekundární buněčné stěny 6

3.4. Impregnace buněčné stěny 7

3.5. Programovaná buněčná smrt 7

4. FENOLOGIE TVORBY DŘEVA A JEJÍ ŘÍZENÍ 7

4.1. Vztah tvorby dřeva k vnějším faktorům 7

4.1.1. Délka dne a dostupnost fotosynteticky aktivního záření 7

4.1.2. Teplota 9

4.1.3. Dostupnost vody 9

4.1.4. Dostupnost živin 10

4.2. Vnitrodruhová variabilita ve formování dřeva 12

4.2.1. Sociální postavení a kompetice 12

4.2.2. Věk 12

4.2.3. Semenné roky 13

4.2.4. Ekotyp 13

4.2.5. Reakční dřevo 14

5. XYLOGENEZE A GLOBÁLNÍ OTEPLOVÁNÍ 14

5.1. Působení globálního oteplování na xylogenezi 14

5.2. Ukládání uhlíku do dřeva 15

5.3. Modely tvorby dřeva 17

6. NEJISTOTY V METODICE VÝZKUMU TVORBY DŘEVA 17

7. ZÁVĚR 19

8. CITOVANÁ LITERATURA 20

1. Úvod

Xylém je jedním z nejhojnějších a nejdůležitějších organických materiálů na Zemi. Ať už jako opora rostliny, úložiště zásobních látek, transportní koridor nebo úložiště uhlíku je nenahraditelnou strukturou pro správné fungování celých ekosystémů (Myburg et al. 2013). Významně se podílí na koloběhu vody, uhlíku a distribuci tepla na Zemi (Rathgeber et al. 2016).

Xylém neboli dřevo je také jednou z klíčových látek naší civilizace. Díky dřevu jsme byli schopni tepelně upravit potravu, efektivně lovit, zdolávat oceány, topit v zimních měsících a mnoho dalšího. Dnes jej používáme v nesčetném množství oborů a průmyslových odvětví, od psacích tužek přes palivo, po podklady paleobiologických rekonstrukcí minulosti Země.

Dřevo je jedním z hlavních obnovitelných zdrojů na Zemi. Jeho největší množství najdeme v lesních ekosystémech, které pokrývají přes jednu třetinu pevniny a které hrají roli v množství ekologických procesů. Díky aktivnímu vychytávání uhlíku z atmosféry mají lesy zásadní úlohu v uhlíkovém cyklu (Pan et al. 2011). Účast na těchto procesech se dá přepočítat na ekonomickou hodnotu, což se poté označuje jako ekosystémová služba lesů. Mezi ekosystémové služby patří také zadržování a filtrace vody, filtrace vzduchu, regulování klimatu, biodiverzita, rekreace, turismus a další. Celkové roční služby pouze boreálních lesů jsou odhadovány na necelých 900 miliard dolarů (Krieger 2001). Z těchto důvodů je nezbytné důkladně pochopit fungování fotosyntézy a xylogeneze.

Schopnost xylému zabudovat uhlík je ovlivněna mnoha faktory. V zájmu zachování kvality životního prostředí je nebytné tyto vztahy znát. Díky těmto znalostem je totiž možné nejen nastavit hospodaření v lesích, ale také zefektivnit vychytávání uhlíku z atmosféry (Harmon 2001), a tím významně zpomalit globální oteplování.

Cílem práce je shrnout dosavadní znalosti xylogeneze, fenologie tvorby dřeva a sekvestrace uhlíku lesních ekosystémů v závislosti na environmentálních podmínkách. Tato práce by měla čtenáři poskytnout vhled do základů problematiky. Zmíněny budou také případné nedostatky a pokroky v současném výzkumu.

2. Stavba dřeva

Pro základní funkce dřevin je nezbytná přítomnost dělivého pletiva kambia, které produkuje dvě základní složky dřevin, xylém a floém. Dřevo můžeme klasifikovat do několika skupin podle jeho různých vlastností. Ať už na úrovni jedince, tak na úrovni druhové.

2.1. Xylém

Xylém je pletivo cévnatých rostlin, tvořící většinovou část kmene stromu. Mezi jeho hlavní funkce patří fyzická opora, transport látek a ukládání zásobních látek (Pallardy 2007).

Fyzická opora dává stromu značnou výhodu v boji o sluneční záření, které je nezbytné pro fotosyntézu. Hmota kmene je ze značné části tvořena odumřelými buňkami, které nepotřebují žádnou energii ke svému provozu (Körner 2012). Strom tak může efektivně přerůst ostatní vegetaci a díky kapilárnímu systému tracheid nebo trachejí dokáže komunikovat se zbytkem rostliny. **Transpirační proud** využívá tohoto systému trachejí/tracheid a zajišťuje zásobování nadzemní části rostliny vodou s rozpuštěnými minerály. Tato míza proudí z kořene do listů rostliny. Hlavním pohonem toho proudu je podtlak tvořený evapotranspirací na povrchu listů a kapilarita xylémových buněk. Rychlost transpiračního proudu je dána množstvím odpařené vody na povrchu rostliny. Rostlina může regulovat tuto rychlost zavíráním a otevíráním průduchů (Fanourakis et al. 2020).

Xylém se skládá ze tří hlavních komponentů: dřevních vláken, vodivých elementů a parenchymu. Dřevní vlákna jsou fyzickou oporou stromu, vodivými elementy jsou cévy a cévice a parenchym je místem pro skladování zásobních látek. Parenchymatické buňky jsou malé a jsou součástí horizontální paprsčité struktury, takzvaných dřeňových paprsků. (Wheeler 2001).

Cévy (též tracheje) tvoří svazek cévních článků spojených perforovanými koncovými stěnami (tzv. deska perforační) do trubicovitého útvaru. Vyskytují se v xylému rostlin krytosemenných a některých rostlin výtrusných. **Cévice** (též tracheidy) jsou úzké trubicovité buňky, které na sebe navazují a jejichž příčné stěny nejsou perforované. Jde o vývojově starší a z hlediska transportu méně dokonalý cévní element. Tracheidy jsou jediný cévní element u většiny rostlin výtrusných a rostlin nahosemenných. Mohou se vyskytovat i u rostlin krytosemenných (Kubát et al. 2003).

Průměr vodivých elementů se mění s pozicí v kmeni. Lumen (dutina vedoucí tekutinu) se zužuje od báze po špičku kmene. Šířka lumenů se zmenšuje také od kořenů po ty nejmenší

větvičky. Této charakteristice dřeva se říká „conduit tapering“ neboli „potrubní ztenčení“ a její funkcí je udržení kapilárních vlastností dřeva ve vysokých polohách stromu (Anfodillo et al. 2012; Lintunen a Kalliokoski 2010). Šířka lumenu je zásadně ovlivněna velikostí rostliny. Plyne z toho také věkový/velikostní trend v průměrech lumenů vodivých elementů, u malých/mladých stromů jsou v dané výšce kmene lumeny úzké, u velkých/starých stromů jsou ve stejné výšce kmene lumeny široké (Olson et al. 2014).

2.2. Floém

Floém je situován mezi borkou a kambiem. Jeho hlavní funkce je transport cukernatých látek, vyprodukovaných fotosyntézou, směrem od listů do zbytků rostliny. Tato funkce je zajištěna systémem buněk zvaných sítkovice. Sítkovice mají podlouhlý tvar a v místech jejich propojení jsou hustě penetrovány, v této časti buňky probíhá posun asimilátů (zejména sacharózy) do sousedící buňky. Sítkovice svým uspořádáním tvoří provazovité útvary, čímž propojují odlehlá místa rostliny, kterými jsou například list a kořen (Thompson a Wang 2017).

2.3. Kambium

Kambium je tenká vrstva dělivých buněk, pouhým okem nepozorovatelná. Patří mezi sekundární meristémy. Nachází se mezi xylémem a floémem. Jeho hlavní funkcí je tvorba sekundárního xylému a floému. Periodická aktivita kambia je velmi dobře pozorovatelná na **letokruzích dřeva**, které můžeme odhalit příčným řezem nebo vývrtem, získaným pomocí Presslerova přírůstkového nebozezu (Tomášková a Kubásek 2016).

2.4. Dřevo jehličnanů a listnáčů

Stavba dřeva se liší mezi druhy i jedinci. Jedním z hlavních rozdílů je hustota dřeva. Dřevo s menší hustotou je charakteristické pro jehličnany. Tvořeno je zejména tracheidami (axiální složka) a dřeňovými paprsky (parenchymatické buňky) v radiálním směru. Takové dřevo nazýváme měkké dřevo neboli softwood (Wiedenhoeft a Miller 2005). Tuto stavbu nacházíme například u druhů *Abies alba, Picea abies a Pinus silvestris* (Jupa 2017).

Dřevo s větší hustotou je typické pro listnáče. Tvořeno je vodivými elementy – trachejemi, tracheidami, libriformními vlákny v axiálním směru a dřeňovými paprsky v radiálním směru. Takové dřevo nazýváme tvrdé dřevo neboli hardwood (Wiedenhoeft a Miller 2005). Tuto stavbu nacházíme například u *Fagus sylvatica, Qeurcus robur a Acer Pseudoplatanus* (Jupa

2017). Listnáče dělíme mezi stromy s kruhovým a difúzním uspořádáním velkých trachejí (také označovaných jako makropóry), patrných na příčném řezu. Kruhově pórovité stromy (například *Quercus, Aesculus a Ulmus)* mají tracheje vzniklé dříve během vegetační sezóny násobně větší než tracheje z pozdější části sezóny. Difuzně pórovité stromy (například *Salix, Betula a Acer)* mají tracheje napříč vegetační sezónou relativně stejně velké (Pallardy 2007).

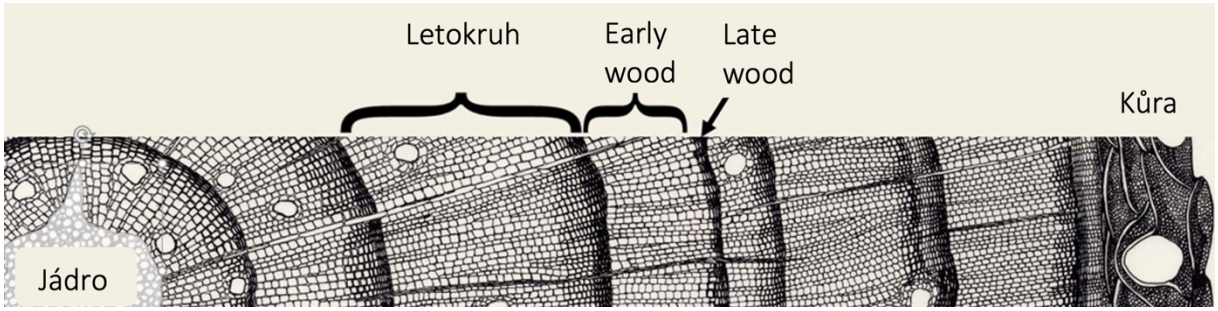
2.5. Jádrové a bělové dřevo

Jako **jádrové dřevo** se označují vnitřní vrstvy sekundárního xylému ("dřeva") ve starších částech stonků a kořenů dřevin. Tato část xylému už není schopná ani transportu (z důvodu ucpání cévních elementů (Tomášková a Kubásek 2016)), ani ukládání rezervních látek a neobsahuje živé buňky. Její primární funkce je fyzická opora dřeviny. Také může uchovávat sekundární metabolity, které zlepšují odolnost dřeva vůči houbám nebo vlhkosti. Tyto látky jsou produkovány parenchymatickými buňkami před tím, než odumřou. Jádrové dřevo má obvykle tmavší zbarvení než vnější vrstvy, kterým se říká bělové dřevo. Toto zbarvení je často důsledkem přítomnosti právě sekundárních metabolitů (Wheeler 2001; Wiedenhoeft a Miller 2005).

Jako **bělové dřevo** se označuje vnější část sekundárního xylému, která obsahuje živé parenchymatické buňky, a v níž probíhá transport vody a ukládání rezervních látek. Je obvykle světleji zbarvena než vnitřní vrstvy jádrového dřeva (Wiedenhoeft a Miller 2005). Množství bělového dřeva záleží na stáří a druhu stromu (Gartner a Meinzer 2005). Zároveň vypovídá o velikosti koruny a tím v podstatě i o vitalitě stromu a jeho sociálním postavení (Güney 2018).

2.6. Letokruh

Během roku se působením různých faktorů mění míra xylogeneze. Kambium je v zimních měsících dormantní, xylogeneze tedy neprobíhá. Na jaře pak začíná aktivovat a vytváří se nové buňky xylému. Toto periodické střídání podmínek dává vzniknout letokruhům (Rathgeber et al. 2016).



Obrázek č. 1 – Příčný řez kmene stromu. Letokruhy jsou starší směrem od kůry do středu kmene, v tomto případě zprava doleva. Dobře patrné jsou jarní i letní části letokruhů. Upraveno podle (Univerzity of Toronto 2019).

Letokruh je struktura, kterou lze dobře pozorovat na příčném řezu kmenem (viz obrázek č. 1). Vzniká sezónním střídáním aktivity kambia. Letokruh je tvořen světlou, jarní částí (early wood) a tmavou, letní částí (late wood). Jarní dřevo vzniká na začátku vegetační sezóny a je tvořeno velkými tenkostěnnými buňkami. Letní dřevo navazuje svým vznikem na jarní dřevo a je tvořeno menším množstvím buněk o menším průměru s tlustou buněčnou stěnou (Kubát et al. 2003). Změny podmínek prostředí se odrážejí na anatomii letokruhů (Schweingruber 2007). O tom více v následujících kapitolách.

Studiem letokruhů se zabývá obor dendrochronologie. Získáváním a interpretací dat uchovaných v letokruzích můžeme nahlédnout do minulosti ontogeneze daného stromu a rekonstruovat podmínky, ve kterých jedinec rostl. Na základě těchto proxy dat se dají sledovat také disturbance, vývoj klimatu a další klíčové ekologické procesy (The Editors of Encyclopaedia Britannica 1998; Vaganov et al. 2006). Nejdelší dendrochronologické záznamy z povodí Mohanu sahají více než 12 000 let do minulosti (Friedrich et al. 2004).

3. Xylogeneze

Xylogeneze je proces vzniku xylému, tj. diferenciace buněk, které vznikly dělením v kambiální zóně. Během xylogeneze dochází k mnoha důležitým morfologickým a fyziologickým změnám buňky (Rossi et al. 2012). Xylogeneze je rozdělena do pěti hlavních fází. **Dělení**, tedy oddělení dceřiné buňky od mateřské, **zvětšování dceřiné buňky**, **stavba sekundární buněčné stěny**, při které se ukládá celulóza a hemi-celulóza, **impregnace buněčné stěny** pomocí ligninu a **programovaná buněčná smrt**. Začátek těchto fází je ovlivněn řadou faktorů, které popisuji dále (Rathgeber et al. 2016).

3.1. Dělení

Dělení buněk kambia je první fází xylogeneze. Nová buňka xylému vznikne dělením mateřské buňky kambia. Tento proces je naprosto zásadní pro xylogenezi. Bez vzniku nových buněk by se nemohli uskutečnit další fáze a přírůst dřeva by byl nulový. Nástup aktivity kambia ukončuje dormanci. Ta nastane znovu až s příchodem podmínek, které jsou neslučitelné s růstem. Pro chápání procesu xylogeneze je tedy nezbytné vědět, jaké faktory působí na dělení kambia (Vaganov et al. 2006). Buňky kambia se dělí celý život, zatímco buňky trvalých pletiv ne. Například buňky xylému se dál nedělí ale diferencují do své funkční podoby (Tomášková a Kubásek 2016). Samotné vytvoření nové buňky xylému trvá v rozmezí dvou týdnů až dvou měsíců (Larson 2012). Trvání tohoto procesu je ovlivněno mnoha faktory, například klimatem či druhem dřeviny (Delpierre et al. 2019).

3.2. Zvětšování

Buňka xylému má v této fázi pouze primární stěnu (Rathgeber et al. 2016). Buňka signifikantně nabývá na objemu. Tento proces je nevratný. Některé xylémové buňky zvětší svůj objem více než 30 000krát oproti své počáteční meristematické velikosti. Nárůst velikosti je podstatný zejména u vodivých elementů xylému, jelikož právě jejich dostatečná velikost umožňuje průběh transpiračního proudu (Cosgrove 2005).

3.3. Stavba sekundární buněčné stěny

Po dokončení zvětšování buňky začíná stavba sekundární buněčné stěny. Ta se skládá převážně z celulózy, podle Cosgrova (2005) nejhojnějším biopolymerem na zemi, a je zároveň jejím největším zdrojem. Dalšími složkami jsou hemi-celulóza, lignin a malé množství proteinů a enzymů. Funkce sekundární buněčné stěny je hlavně fyzická opora rostliny (The Editors of Encyclopaedia Britannica 2019; Zhong et al. 2018). Tvoří se pod primární buněčnou stěnou, která je tenčí a má menší podíl celulózy. Sekundární buněčná stěna má tři vrstvy: S_1, S_2, a S_3, které se navzájem liší hlavně orientací celulózových mikrotubulů, což výrazně přispívá k pevnosti struktury. Je zde také malý rozdíl v poměru celulózy a hemi-celulózy (Conners 2001).

3.4. Impregnace buněčné stěny

Lignifikace je proces impregnace buněčné stěny hydrofobním biopolymerem ligninem. Lignin tvoří průměrně 26 až 35 % sušiny dřeva, při čemž jehličnany mají jeho procentuální zastoupení větší než listnáče. Lignifikací se buněčná stěna stává tvrdší a ztrácí část své pružnosti (Tomášková a Kubásek 2016). Lignin také zajišťuje menší propustnost vody. Aby však byly zachovány kapilární vlastnosti cévních elementů, není v buněčné stěně rozmístěn rovnoměrně. Nejméně je impregnována sekundární buněčná stěna, právě pro zachování kapilarity. Sousedící primární buněčná stěna je impregnována více a nejvíce ligninu se nachází ve střední lamele, amorfní vrstvě na rozhraní sousedících buněk (Zhong a Ye 2009)

3.5. Programovaná buněčná smrt

Posledním stádiem dospívání buňky je její programované odumření neboli apoptóza. Tato finální fáze je nezbytná pro naplnění její funkčnosti, zvláště pro cévní elementy. Při odumření buňky zůstává přítomna buněčná stěna a tak je možné vzniklou dutinou (lumenem) transportovat mízu (Bollhöner et al. 2012).

4. Fenologie tvorby dřeva a její řízení

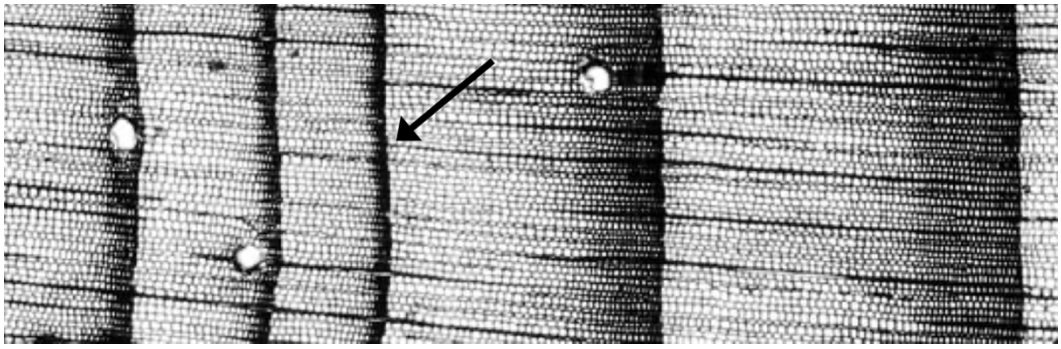
4.1. Vztah tvorby dřeva k vnějším faktorům

Aktivita kambia a růst dřeviny je ovlivněna různými vnějšími faktory. Kambium je vůči změnám velmi citlivé a na jejich působení reaguje změnou aktivity. Někdy může zcela přerušit svoji aktivitu a později, za vhodných podmínek, ji znovu obnovit (Pallardy 2007). Podle různých autorů se důležitost faktorů liší. Ukazuje se, že na severní polokouli je ve středních a vyšších polohách nejdůležitějším faktorem majícím vliv na rychlost xylogeneze teplota. Nicméně i „chilling“ (akumulace záporných teplot – jarovizace), „forcing“ (akumulace kladných teplot přesahující určitou prahovou hodnotu) a fotoperioda hrají v tomto procesu klíčovou roli (Huang et al. 2020)*. Podle Vaganova (2006) mají mnohé studie protichůdné výsledky, jelikož nepočítají s působením více faktorů najednou.

4.1.1. Délka dne a dostupnost fotosynteticky aktivního záření

Zatímco klima a dostupnost vody ovlivňují xylogenezi přímo, fotoperioda má nepřímý vliv přes fotosyntetické procesy (Vaganov et al. 2006). Stejně jako nedostatek vody, tak i

nedostatek fotosynteticky aktivního záření vede ke zpomalení růstu, a to až několikanásobně. Zpomalí se dělení buněk, jejich elongace a ovlivněna je i jejich diferenciace. Strom je potom malého vzrůstu a vytváří pouze omezené množství listů. Extrémní zastínění může vést nakonec až k odumření dřeviny. Pokud je však z okolí jedince včas odstraněn zdroj stínu, typicky v důsledku nějaké disturbance, je dřevina schopná znovu naplno využít svého růstového potenciálu a dochází k náhlému a rapidnímu nárůstu biomasy (viz obrázek č. 2) (Schweingruber 2007). Světelná intenzita a délka dne má pozitivní dopad také na semenáčky. U druhu Picea sitchensis vedlo navýšení délky dne z 12h na 18h ke více než zdvojnásobení tloušťky stěn i průměrů lumenů u trachejí (Vaganov et al. 2006)*. Stromy boreálních a temperátních lesů vykazují největší přírůst xylému kolem letního slunovratu, tedy nejdelšího dne v roce, nikoliv během nejteplejší části roku. Tato skutečnost poukazuje na důležitost fotoperiody při tvorbě dřeva (Rossi et al. 2006b).



Obrázek č. 2 – Příčný řez kmene stromu. Tři starší letokruhy vlevo od šipky vznikaly za zhoršených světelných podmínek. Letokruhy vpravo od šipky vznikaly po zlepšení světelných podmínek. Upraveno podle (Schweingruber 2007).

Dostupnost fotosynteticky aktivního záření je závislá na propustnosti atmosféry. Propustnost je ovlivněna vulkanickými erupcemi, které do atmosféry dodávají velké množství aerosolu, emisemi antropogenního původu a oblačností. Snížení propustnosti atmosféry způsobené aerosoly nazýváme „global dimming“ (Stine a Huybers 2014; Stanhill a Cohen 2001). Teoreticky je možné rekonstruovat množství fotosynteticky aktivního záření v minulosti, jelikož global dimming mění hustotu letokruhů (Stine a Huybers 2014).

Fotoperioda je však těsně spjata s teplotou a je proto obtížné tyto dva faktory zkoumat odděleně. Je známo, že jarní nárůst aktivity kambia a její podzimní pokles a následný začátek dormance je významně ovlivněn fotoperiodou, nicméně také teplota, která s měnícím se světlem koreluje, hraje v tomto procesu klíčovou roli. Ačkoliv je relativně dobře prozkoumán vliv fotoperiody na primární meristémy, je potřeba dalších studií, které by upřesnily také vliv na sekundární růst dřevin (Huang et al. 2020).

4.1.2. Teplota

Teplota určuje dobu, kdy kambium začíná aktivovat, kdy naopak upadá do dormantní fáze, a jakým způsobem dochází ke střídaní těchto fází. Čím větší míra sezonality, tím výraznější rozdíly můžeme mezi oběma fázemi během roku pozorovat (Gricar et al. 2007; Oribe a Kubo 1997). Zvyšující se teplota je hlavním faktorem zejména během jara, zatímco přes léto produkce koreluje spíše s dostupností vody (Cabon et al. 2020).

Teplota se odvíjí od geografické polohy – se vzdáleností od rovníku a s vyšší nadmořskou výškou klesá. V takových polohách je jarní počátek aktivity kambia zpožděn oproti polohám nižších zeměpisných šířek a nadmořských výšek (Cabon et al. 2020; Jyske et al. 2014). Výzkum působení teploty se doposud orientoval spíše k místům vysokých zeměpisných šířek, kde se předpokládá, že je teplota hlavní limitující faktor xylogeneze (Vaganov et al. 2006).

Bylo experimentálně dokázáno, že lokální zvýšení teploty stromu může vést k rychlejšímu nástupu aktivity kambia oproti stromům bez umělého navýšení teploty. Naopak prudký pokles teploty vede ke zkrácení aktivní fáze kambia, snížení dělivosti kambiálních buněk, zmenšení průměru tracheid, ztloustnutí buněčné stěny tracheid a nástupu dormantní fáze kambia (Begum et al. 2018; Gricar et al. 2007).

V případě velmi krátké vegetační sezóny, dané například prudkým ochlazením v létě, vzniká letokruh zvaný „light ring“ (světlý letokruh). Vyznačuje se pouze tenkou vrstvou letního dřeva o tloušťce jedné nebo několika málo buněk. Strom je v těchto místech slabý a náchylný ke zlomu. light ring se využívá jako signál vulkanické aktivity při dendrochronologických výzkumech (Filion et al. 1986).

Pokud začne kambium aktivovat na jaře příliš brzy, může docházet k pomrznutí a následnému poškození celého stromu (Hadad et al. 2020). Při příchodu velkého mrazu během raných fází xylogeneze mohou buňky zkolabovat a dát tak vzniknout poškozenému letokruhu neboli „frost ringu“ (mrazovému letokruhu). (Schweingruber 2007). Frost rings a light rings spolu částečně korelují, a to v letech velkých vulkanických erupcí, jelikož po výbuchu sopky nastává obvykle ochlazení klimatu (Filion et al. 1986).

4.1.3. Dostupnost vody

Voda je pro život a růst stromu esenciální. Její nedostatek způsobuje to, že strom vytváří tenčí letokruhy s menším podílem letního dřeva. Některé stromy podstupující stres z nedostatku vody, můžou mít přírůst omezený dokonce jen na pár buněk jarního dřeva a na

jednu buňku dřeva letního. Tyto buňky, vzniklé za nepříznivých podmínek, jsou menší velikosti, než buňky z období dostatku (Vaganov et al. 2006). Experimentálně to ukazuje například Vieira (2020). Skupině stromů *(Pinus pinaster)* byla odepřena dostupnost vody v půdě od 59. do 274. dne roku, čímž byly simulované předpovídané změny srážek způsobené globálním oteplováním. Oproti kontrolní skupině stromů bez manipulace srážek produktivita kambia výrazně klesla. A ani při dodatečnému zavlažení v září nedošlo znovu k obnovení kambiální aktivity.

V případě, že sucho trvá příliš dlouho, může strom vytvořit tzv. falešné letokruhy. Strom vystavený suchu vytvoří tenkou vrstvu letního dřeva. Později během vegetační sezóny, kdy se navýší množství srážek, strom opět začne produkovat jarní dřevo a dává vzniknout falešnému letokruhu (Copenheaver et al. 2006). Ten je také možné nazývat IADF (Inntra-annual density fluctuation). IADF jsou obecně jevy, při kterých dochází k anatomické změně letokruhu oproti „standartní podobě" (viz kapitola 2.6). Tyto jevy jsou velmi časté v oblasti mediteránu (Micco et al. 2016). Při znalosti širších okolností a správné interpretaci je možné využít falešných letokruhů jako zdroje proxy dat pro klimatologické a dendrochronologické výzkumy (Copenheaver et al. 2006; Wimmer et al. 2000).

V tropech jsou výkyvy teplot podstatně menší, a tak příliš neovlivňují aktivitu kambia. Ani délka dne se během roku téměř nemění, a tak je i role fotoperiody téměř zanedbatelná. Na důležitosti nabývají jiné faktory, zejména dostupnost vody. Během období sucha nastává dormantní fáze kambia a během období dešťů kambium aktivuje. Některé stromy tak, i přestože to v tropech není obvyklé, tvoří letokruhy. Tato skutečnost se však liší mezi druhy a stanovišti (Breitsprecher a Bethel 1990; Brienen et al. 2016).

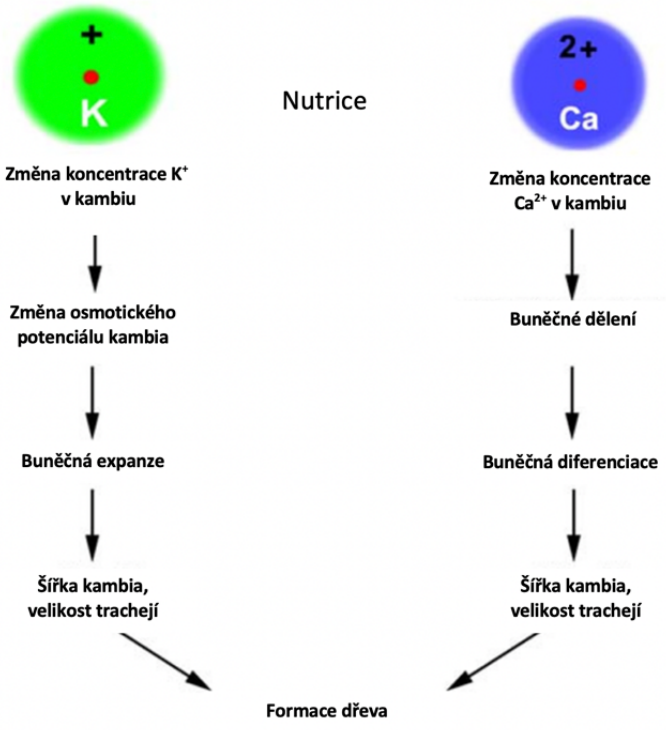
4.1.4. Dostupnost živin

Více než polovina prvků periodické tabulky byla nalezena v dřevinách. Ne všechny jsou ale pro růst dřeviny nezbytné. Potřebné prvky vyšších koncentrací (>1,000 ppm) jsou dusík, fosfor, draslík, vápník, hořčík a síra. Tyto prvky jsou označovány jako makronutrienty. Prvky potřebné v menších koncentracích (<1,000 ppm) se nazývají mikronutrienty, nebo také stopové prvky a jsou jimi železo, mangan, zinek, měď, bor, molybden, chlor a nikl. Pokud je v lesním ekosystému některých živin nedostatek, následky bývají spíše chronické než katastrofické a jsou tedy na první pohled málo zřejmé (Pallardy 2007).

Pokud je stromu poskytnut dostatek všech mikro i makronutrientů, může výrazně navýšit roční přírůsty xylému. Kalliokoski (2013) dodával vybrané skupině stromů (*Picea abies*)

dostatek živin a výsledkem u nich bylo prodloužení aktivní fáze kambia o desítky procent (20 - 50 %) oproti stromům rostoucím bez zásahu. Neovlivnilo to začátek aktivity kambia, zato přechod do dormantní fáze nastal výrazně později. Dalším dopadem bylo navýšení počtu tracheid o zhruba 50 % a jejich nárůst do šířky o 11 %. Deficit jednoho prvku může mít mnoho různých následků a pokud není dřevině včas daný prvek poskytnut, odumírá. Každý prvek je esenciální pro mnoho procesů, a proto nemůžeme přisuzovat jednomu prvku jednu konkrétní funkci. Nicméně jsou procesy, při kterých jsou dané prvky potřeba více než ostatní. Například železo, dusík a síra jsou nezbytné pro správný průběh fotosyntézy, zatímco vápník a draslík hrají přímou roli v průběhu xylogeneze (Pallardy 2007).

Vápník navyšuje míru dělení kambia a draslík pozitivně ovlivňuje zvětšování nových buněk xylému a celkovou velikost trachejí (viz obrázek č. 3). Tato tvrzení byla potvrzena experimentem, kde topoly vystavené nedostatku vápníku nebo draslíku vykazovali útlum kambiální aktivity, menší roční přírůst a menší velikost trachejí (Fromm 2010).



Obrázek č. 3 – Působení draslíku (vlevo) a vápníku (vpravo) na aktivitu kambia. Upraveno podle (Fromm 2010).

4.2. Vnitrodruhová variabilita ve formování dřeva

4.2.1. Sociální postavení a kompetice

Sociální postavení stromů se dělí podle Kraftovy stupnice z roku 1884 do pěti hlavních skupin podle výšky od dominantních (největších) po potlačené (nejmenší). Od sociálního postavení se pak odvíjí míra zastínění jedince (Assmann 1970). O tom více v kapitole 4.1.3.

Sociální postavení hraje zásadní roli během života stromu. Mimo jiné určuje, jakým způsobem bude probíhat xylogeneze. Rathgeber (2011) se snažil ve svém výzkumu zafixovat co nejvíce proměnných (věk, klimatické podmínky atd.), a tím eliminovat ovlivnění výsledků. Soustředil se s na jedinou proměnou a tou bylo dbh (diameter at breast height), kterým chtěl vystihnout jejich sociální postavení. Stromy *(Abies alba)* rozdělil do tří skupin, a to na dominantní skupinu s dbh 30-50 cm, potlačenou skupinu s dbh 0-15 cm a střední skupinu s dbh 15-30 cm. Cílem výzkumu bylo zjistit jakým způsobem sociální postavení ovlivňuje xylogenezi. Výsledkem bylo zjištění, že stromy u dominantní skupiny měly přírůst xylému více než o třetinu větší, než stromy střední skupiny a téměř třikrát větší přírůst než stromy potlačené skupiny, a to ze dvou důvodů. 1) Xylogeneze probíhala u dominantní skupiny **déle**, průměrně o 19 dní oproti střední skupině a o 70 dní oproti potlačené skupině. Délka xylogeneze korelovala s výškou stromu, pravděpodobně díky jejich lepší pozici koruny vůči brzkému jarnímu oteplení. 2) Xylogeneze probíhala u dominantní skupiny až dvakrát **rychleji** než u střední skupiny a více než třikrát rychleji u potlačené skupiny. Zde měla vliv velikost koruny, která s rychlostí xylogeneze korelovala. Rozdíl v šířce letokruhů byl ze 75 % způsoben rychlostí a z 25 % délkou xylogeneze. Tento výzkum dobře znázorňuje důležitost sociálního postavení stromu.

Se sociálním postavením souvisí také kompetice, která je definována jako boj jedinců o nějaký omezený zdroj. Tím nemusí být pouze světlo zmiňované výše, ale také voda či živiny, které jsou rovněž velmi důležitým faktorem pro růst stromu (Bugmann 2001). Při velkém množství stromů na omezeném prostoru míra kompetice stoupá a stromy rostou výrazně pomaleji. Vzdálenost a velikost stromů má tedy zásadní vliv na xylogenezi (Das 2012).

4.2.2. Věk

Věk je velmi důležitou charakteristikou každého stromu. Ovlivňuje, jak citlivě budou stromy reagovat na změny podmínek prostředí. Stáří stromu určuje například to, jak změny teploty působí na začátek aktivity kambia. Mladší jedinci při jarním oteplení reagují rychleji a jejich produkce xylému začíná podstatně dřív než u jedinců starších (Zeng et al. 2018). Přechod

do dormance nastává u starších stromů dříve a jejich xylogeneze je pomalejší. Starší jedinci mají tím pádem na příčném řezu menší roční přírůst xylému než jedinci mladší, přesto je celková produkce xylému u starších jedinců větší, a to díky rozlehlejší ploše aktivního kambia (Rossi et al. 2008). Mladšímu stromu k nastartování aktivity kambia stačí nižší teplota působící po kratší dobu, zatímco starší jedinec potřebuje teploty vyšší a působící déle. Begum (2010) porovnala aktivitu kambia u 55 a 80 let starých stromů *(Cryptomeria japonica)*. 80 let starý strom potřeboval k zahájení aktivity kambia o stupeň vyšší teplotu (11 stupňů celsia) a její působení o dva dny déle (28 dní) než strom starý 55 let. Stáří stromu *(Picea abies)* však nemá vliv na dobu, kdy je kambium během roku nejaktivnější (Hacurová et al. 2020).

Xylogeneze tedy probíhá u různě starých stromů odlišně. Není však zcela jasné, jestli je rozdíl způsoben věkem nebo velikostí stromů, jelikož starší stromy jsou zpravidla větší (Rossi et al. 2008).

4.2.3. Semenné roky

Tvorbu dřeva ovlivňuje také to, v jakém roce z hlediska produkce generativních orgánů se strom nachází. U stromů se totiž v průběhu let mění jeho rozmnožovací potenciál. Jednou za několik let (frekvence závisí na druhu stromu) nastává tzv. semenný rok („mast year“), kdy dojde k rapidnímu a synchronnímu navýšení produkce semen, šišek či jiných generativních orgánů oproti předcházejícím sezónám (The Editors of Encyclopaedia Britannica 2012). Stromy vytvářející oproti ostatním jedincům až několikanásobně větší množství generativních orgánu se nazývají „superproducers“. Během semenných let je radiální růst těchto superproducers negativně ovlivněn jejich masivní produkcí šišek. Ostatní stromy během semenných let prokazují menší radiální nárůst pouze za přítomnosti nízkých teplot během léta. Superproducers jsou na tato studená léta během semenných let obzvláště citliví (Hacket-Pain et al. 2019; Selås et al. 2002).

4.2.4. Ekotyp

Stromy se v rámci jednoho druhu přizpůsobily různým podmínkám svých stanovišť, a tak vytvořili druhovou podjednotku zvanou ekotyp. Jednotlivé ekotypy mají průběh xylogeneze a jiných fyziologických procesů přizpůsobený svým podmínkám (Vaartaja 1959). Některé ekotypy *(Picea abies)* na základě fotoperiody zastavují aktivitu kambia dříve než ekotypy z teplejších oblastí a to pravděpodobně proto, aby se vyhnuly pomrznutí při prvních podzimních mrazech (Heide 1974). Podle Nechity et.al (2017) vytvořilo Karpatské pohoří bioklimatickou bariéru.

Populace stromů na obou stranách (severozápadní a jihovýchodní) reagují odlišně na změny teploty a dostupnost vody. Pro skupinu na severozápadní straně je limitujícím faktorem dostupnost vody na začátku léta. Stromy na druhé straně bariéry jsou ovlivněny zejména teplotami zimy a časného jara.

4.2.5. Reakční dřevo

Podoba letokruhů se také mění podle toho, zda strom roste v náklonu. Stává se tak například pokud strom roste ve svahu nebo je vychýlen působením větru. V takových podmínkách se strom snaží vyrovnat náklon kmene asymetrickou produkcí reakčního dřeva. To se od normálního dřeva liší svou anatomickou stavbou. Tlakové dřevo („compression wood“) je reakčním dřevem jehličnatých stromů, které se tvoří na spodní straně kmene. Tlakové dřevo je dobře pozorovatelné pouhým okem a má oproti standartnímu dřevu velké množství ligninu a malé množství celulózy. Reakčním dřevem listnatých stromů je tahové dřevo („tension wood“), které se tvoří na vrchní straně kmene a svou kontrakcí narovnává kmen. Tahové dřevo je chudé na lignin a je možné ho odlišit pouze pod mikroskopem (Westing 1965).

5. Xylogeneze a globální oteplování

Globální oteplování různým způsobem ovlivňuje xylogenezi a lesní ekosystémy na celém světě. Výjimkami nejsou ani lokality, kde dostupnost vody nebyla doposud limitujícím faktorem xylogeneze. Poškození lesů a jejich schopnosti xylogeneze mohou být způsobeny dlouhodobými klimatickými jevy (například suchem nebo vysokými teplotami) či krátkodobými klimatickými jevy (například ledovými bouřemi nebo hurikány) (Allen et al. 2010).

5.1. Působení globálního oteplování na xylogenezi

Celkové navýšení teploty a častější a delší období sucha způsobené globálním oteplováním mají za následek zvýšenou mortalitu stromů (Allen et al. 2010). Sucho zkracuje dobu aktivity kambia a snižuje tak produkci dřeva a schopnost dřeviny ukládat uhlík. Tento problém je zvláště patrný v semi-aridních oblastech (například v mediteránu), kde je voda limitujícím faktorem růstu (Vieira et al. 2020). Stejně je tomu v Asii, kde v semi-aridních oblastech stromy vlivem nedostatku srážek zpomalují růst dřeva a dochází zde i k navýšení jejich mortality. Nedostatek vody je navíc umocněn lokálním zvýšením teploty, které zvyšuje nárok na odpařenou vodu stromem (Liu et al. 2013).

Probíhající klimatická změna přináší dřívější konec zimního období a tím i brzký nástup jara a dá se tedy očekávat, že ukončení dormantní fáze a začátek xylogeneze bude s oteplováním probíhat dříve (Begum et al. 2018). Tím se prodlouží vegetační sezóna stromu, a tedy i doba, kdy je kambium aktivní. Samotné oteplení by tedy mohlo vést k větší produkci xylému v oblastech, kde je teplota limitujícím faktorem. Toto tvrzení podporuje Jyskeho (2014) výzkum, kde se stromy v boreálních lesích, kde je vody dostatek, adaptovaly na brzké začátky jarního oteplení dřívější produkcí trachejí a prodloužením xylogeneze. Tento jev však nemusí být vždy žádoucí, jelikož brzy z jara, kdy je teplota ještě nestálá, může mít za následek pomrznutí stromu a vytvoření poškozeného letokruhu zvaného frost ring (viz 4.1.2).

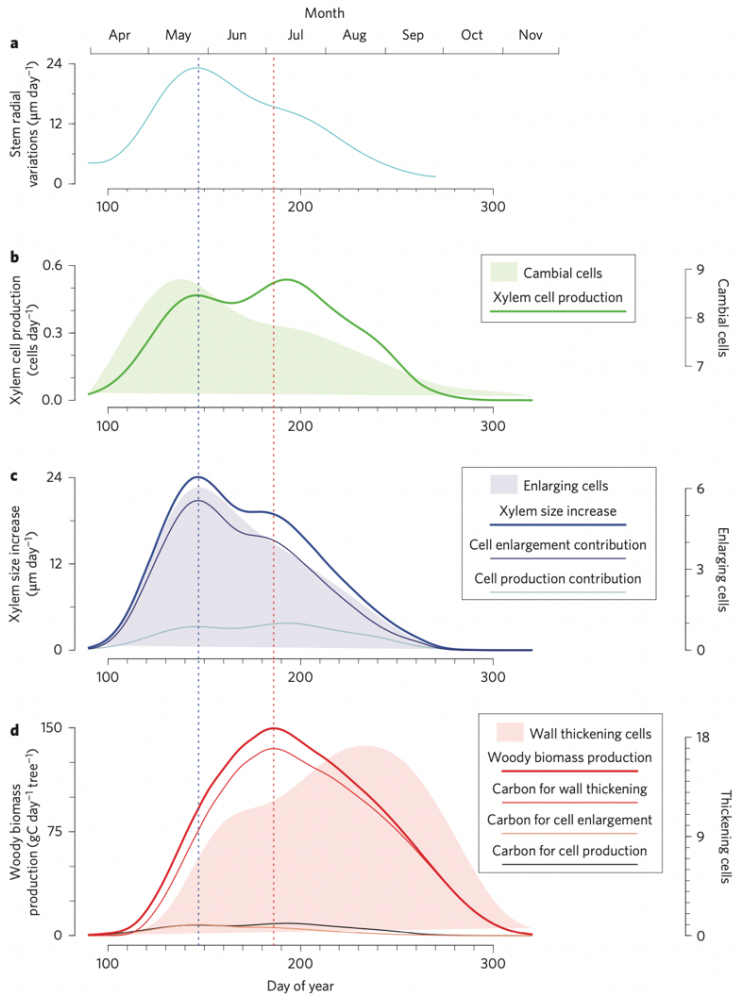
Globální oteplování způsobuje také změny v intenzitě a frekvenci extrémních výkyvu počasí. Čím dál tím častěji se vyskytují jevy jako ledové bouře, hurikány, povodně a požáry a působí škody neboli disturbance na dřevinách. Pokud nezpůsobí okamžitý úhyn, změní alespoň průběh xylogeneze, a to úměrně k rozsahu poškození (IPCC 2014; Schweingruber 2007).

Zároveň však les hraje významnou roli ve vývoji klimatu. Lesní ekosystém má nižší albedo (odrazivost) než většina ostatních ekosystémů. Pohlcuje tedy více slunečního záření než například travnaté plochy. Velikost albeda závisí na množství proměnných jako jsou typ lesa, zasněžení či míra olistění (Betts a Ball 1997; Culf et al. 1995). I přes nízké albedo, respektive větší množství pohlceného tepla, lesy ve výsledku zemský povrch ochlazují, a to zejména kvůli vysoké míře evapotranspirace. Nehledě na další ochlazovací funkce lesa, jako je tvorba srážek či zadržování vody v krajině (Liu et al. 2018; Sheil a Murdiyarso 2009).

5.2. Ukládání uhlíku do dřeva

Uhlíková sekvestrace neboli ukládání uhlíku ve stabilní formě do pevných struktur, je přirozený proces, který probíhá během fotosyntézy a následné xylogeneze. Lesy tak zpomalují růst koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře, jednoho z hlavních skleníkových plynů, a tím zpomalují i globální oteplovaní (Harmon 2001; Pan et al. 2011). Odhaduje se, že lesy za rok uloží 2.4 petagramů uhlíku. To je zhruba 160 milionů plejtváků obrovských. Z toho tropické lesy uloží zhruba polovinu tohoto uhlíku, temperátní lesy okolo 30 % a boreální lesy 20 %. To je způsobeno hlavně jejich množstvím biomasy na plochu, celkovou plochou a délkou vegetační sezóny. Nicméně odhadování uloženého uhlíku do lesních ekosystémů je komplikovaný proces, zvláště v tropických oblastech, kde je odhad ztížený odlesňováním, jehož následkem je velké množství emisí (Bonan 2008; Pan et al. 2011).

Ukládání uhlíku získaného z atmosféry pomocí fotosyntézy neprobíhá během xylogeneze rovnoměrně. Maximum zabudování uhlíku je opožděno někdy i přes měsíc za maximem radiálního přírůstu (viz obrázek č. 4). Hlavním sinkem neboli úložištěm uhlíku ve dřevě je sekundární buněčná stěna. Uhlík se do ní nejvíce ukládá během jejího tloustnutí a následné impregnace ligninem. Prodleva mezi zvětšením nové buňky xylému a zabudováním uhlíku je dána návazností těchto procesů. Ihned po vzniku se totiž začíná nová buňka xylému zvětšovat a teprve buňka své finální velkosti může začít budovat sekundární buněčnou stěnu. Při 90 % šířky ročního přírůstu je celkové množství zabudovaného uhlíku do buněčných stěn zhruba na 70 % svého ročního maxima (Cuny et al. 2015).



Obrázek č. 4 – Na tomto obrázku vidíme průběh hodnot během roku a) radiální přírůst – v mikrometrech za den b) přírůst xylému – v buňkách za den c) zvětšení buněk – v mikrometrech za den d) množství zabudovaného uhlíku – v gramech na strom. Zdroj : (Cuny et al. 2015)

5.3. Modely tvorby dřeva

Abychom mohli předpovídat, jak globální oteplování ovlivní chování stromů a lesních ekosystémů, je nezbytné znát co nejlépe fenologii tvorby dřeva. Na základě těchto znalostí se pak dají vytvářet ekofyziologické modely s vyšší přesností výsledků (Delpierre et al. 2019). Pro další zpřesnění výsledků je potřeba co největší množství dendrochronologických dat, získaných dlouhodobým pozorováním (Medvigy et al. 2009; Vaganov et al. 2006).

Dříve se v modelech počítalo s tím, že schopnost rostliny ukládat uhlík je „source limited" (limitována zdrojem). Jinými slovy množstvím dostupného uhlíku získaného fotosyntézou. Ukazuje se však, že mnohem důležitější limitací je zpomalení růstu působením environmentálních faktorů. Množství zabudovaného uhlíku tedy není pouze „source limited" ale také „sink limited" (limitováno úložištěm) (Fatichi et al. 2014).

Existuje mnoho modelů, které simulují tvorbu dřeva a alokaci uhlíku v různých podmínkách. Počítá se v nich s velkým množstvím faktorů, například s teplotou, úhrnem srážek, dostupností vody v půdě, dostupností fotosynteticky aktivního záření, hloubkou kořenového systému nebo listovou plochou stromu. Například model Vaganov – Shashkin, který simuluje sezónní růst a formaci letokruhů, počítá s třemi proměnnými – světlem, teplem a srážkami. Výsledkem je sezónní produkce buněk a jejich velikost (Medvigy et al. 2009; Vaganov et al. 2006).

Takové modely poskytují užitečná data i pro takzvané ESMs („Earth system models") modely, které simulují fyzické, chemické a biologické procesy ovlivňující zemské klima. ESMs jsou důležité také z důvodu jejich schopnosti předpovídat dopady změn klimatu na společnost. Předpovídají například dostupnost vody, bohatost žní nebo riziko požárů (Bonan a Doney 2018).

6. Nejistoty v metodice výzkumu tvorby dřeva

Během psaní této práce jsem narazil na řadu problémů v metodice sběru dat. Prvním problémem je poškozovaní stromů vyvrtáváním vzorků dřeva Presslerovým přírůstkovým nebozezem. Rozsah tohoto poškození se úměrně zvětšuje, čím je strom menší, a může tak docházek k ovlivnění výsledků (Helliwell 2007; Maeglin 1979). Presslerův přírůstkový nebozez se však používá pouze při odběru vzorku zahrnujícího i ty nejstarší letokruhy, tedy v případě potřeby určení kompletní dendrochronologie stromu. Pro zkoumání aktivity kambia obvykle

stačí pouze malý vzorek materiálu, který je odebrán nástrojem zvaným Trephor. Vzorek se nazývá „microcore“, je to zhruba 2cm dlouhý válec o průměru 1mm (Rossi et al. 2006a).

Další metodou, která se pro studium xylogeneze využívá, je měření radiálního růstu pomocí dendrometrů. I zde dochází k chybám v měření. Je totiž zřejmé, že kmen se může radiálně rozšířit nasátím vody, a to bez toho, aby fakticky rostl. Při vyhodnocování dat je tedy nutné s touto chybou počítat. Existují již modely, které tuto chybu dokážou téměř eliminovat (Chan et al. 2016; Mencuccini et al. 2017).

Problematické může být také měření dbh. Při přeměřování obvodovou páskou po několika letech se může stát, že dojde v rámci kmene k posunu místa měření. To může mít za následek výraznou odchylku od předchozích dat. Laserové měření by mohlo být řešením, to však pouze v lesích kde spodní větvě nesahají příliš nízko (Tansey et al. 2009). Pro měření dbh a práci s dendrometry nastává ještě jeden společný problém, a tím jsou změny povrchu stromu. V místě měření se může vyskytnout anomálie, které ovlivní výsledky (Drew a Downes 2009; Hamilton 1975).

Dalším značným problémem je variabilita. Na světě je velké množství druhů a poddruhů, stromů a keřů, ty se navíc vyskytují v celé škále ekologických podmínek. Tím pádem je obtížné nebo nemožné prohlásit výsledky jedné studie jako univerzální pro všechny dřeviny.

Velké množství faktorů, které ovlivňují xylogenezi, je také překážkou výzkumu. Izolace jednoho faktoru je velmi komplikovaná a je téměř nemožné studovat působení faktorů bez vzájemného ovlivnění (Vaganov et al. 2006).

Míra poznání není konzistentní a často nedostatečná pro přesné chápání dynamiky xylogeneze. To platí i pro sekvestraci uhlíku lesními ekosystémy. Při psaní práce jsem došel k názoru, že rozsah výzkumu je největší u jehličnatých stromů severní polokoule. To je také jedním z důvodů, proč jsem se v práci zaměřil na temperátní a boreální lesy. Je nutné uskutečnit ještě řadu výzkumů pro získání kompletnějšího přehledu a odpovědí na aktuální otázky. Jakým způsobem budou dřeviny reagovat na změnu klimatu v budoucnosti? Jak bude ovlivněna sekvestrace uhlíku? (Bonan a Doney 2018).

7. Závěr

Xylogeneze je řízena řadou faktorů, z nichž nejdůležitější jsou dostupnost fotosynteticky aktivního záření, teplota a dostupnost vody. V různých geografických oblastech se stává limitujícím jiný z faktorů. V chladných oblastech temperátních a boreálních lesů je xylogeneze limitována především teplotou a dostupností světla. Kambium zde má pouze omezenou dobu, kdy jsou teploty i světelné podmínky optimální pro jeho aktivitu. Naopak v tropických oblastech či v oblastech mediteránu, kde je dostatečně vysoká teplota po celý rok, se stává limitujícím faktorem dostupnost vody. Nedostatek vody zde způsobuje zpomalení či úplné zastavení přírůstu dřeva. Nicméně i v těchto oblastech, kde je během roku světla dostatek, se světlo v určitých případech může stát limitující. Jedinci rostoucí v bezprostřední blízkosti si navzájem stíní a o světlo kompetují, což zvýhodňuje ty stromy, které se jako první dostanou do korunového patra. Jedinci, kteří zůstali v zástinu, přirůstají obvykle jen velmi pomalu, někdy nedostatek světla způsobí až jejich úhyn. Kromě vnějších faktorů má tedy také vnitrodruhová variabilita zásadní vliv na průběh xylogeneze. Ve své práci jsem shrnul, jakým způsobem tyto faktory xylogenezi ovlivňují v různých ekologických podmínkách. Nastínil jsem také, jak se jejich vliv bude měnit s měnícím se klimatem.

Xylogeneze dřevin se ukazuje jako stále důležitější proces, a to zejména díky schopnosti ukládat atmosférický uhlík do pevné formy, čímž dochází ke zpomalení globálního oteplování. Měnící se klima má však na xylogenezi negativní vliv a významně omezuje aktivitu kambia. Lesní ekosystémy jsou proto klíčové pro vývoj klimatu na Zemi a naším velkým zájmem by mělo být co nejhlubší porozumění jejich fungování.

8. Citovaná literatura

ALLEN, Craig D., Alison K. MACALADY, Haroun CHENCHOUNI, Dominique BACHELET, Nate MCDOWELL, Michel VENNETIER, Thomas KITZBERGER, Andreas RIGLING, David D. BRESHEARS, E. H. (Ted) HOGG, Patrick GONZALEZ, Rod FENSHAM, Zhen ZHANG, Jorge CASTRO, Natalia DEMIDOVA, Jong-Hwan LIM, Gillian ALLARD, Steven W. RUNNING, Akkin SEMERCI a Neil COBB, 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*. **259**(4), 660–684.

ANFODILLO, Tommaso, Annie DESLAURIERS, Roberto MENARDI, Laura TEDOLDI, Giai PETIT a Sergio ROSSI, 2012. Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem. *Journal of experimental botany*. **63**(2), 837–45.

ASSMANN, Ernst, 1970. *The principles of forest yield study: studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands*. Oxford: Pergamon press.

BEGUM, Shahanara, Kayo KUDO, Md Hasnat RAHMAN, Satoshi NAKABA, Yusuke YAMAGISHI, Eri NABESHIMA, Widyanto NUGROHO, Yuichiro ORIBE, Peter KITIN, Hyun-O JIN a Ryo FUNADA, 2018. Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees*. **32**, 1–13.

BEGUM, Shahanara, Satoshi NAKABA, Yuichiro ORIBE, Takafumi KUBO a Ryo FUNADA, 2010. Cambial sensitivity to rising temperatures by natural condition and artificial heating from late winter to early spring in the evergreen conifer Cryptomeria japonica. *Trees*. **24**(1), 43–52.

BETTS, Alan K. a John H. BALL, 1997. Albedo over the boreal forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*. **102**(24), 28901–28909.

BOLLHÖNER, Benjamin, Jakob PRESTELE a Hannele TUOMINEN, 2012. Xylem cell death: emerging understanding of regulation and function. *Journal of Experimental Botany*. **63**(3), 1081–1094.

BONAN, Gordon B., 2008. Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science*. B.m.: American Association for the Advancement of Science, **320**(5882), 1444–1449.

BONAN, Gordon B. a Scott C. DONEY, 2018. Climate, ecosystems, and planetary futures: The challenge to predict life in Earth system models. *Science*. B.m.: American Association for the Advancement of Science, **359**(6375), 533–543.

BREITSPRECHER, A. a J. S. BETHEL, 1990. Stem-Growth Periodicity of Trees in a Tropical Wet Forest of Costa Rica. *Ecology*. **71**(3), 1156–1164.

BRIENEN, Roel J. W., Jochen SCHÖNGART a Pieter A. ZUIDEMA, 2016. Tree Rings in the Tropics: Insights into the Ecology and Climate Sensitivity of Tropical Trees. In: Guillermo GOLDSTEIN a Louis S. SANTIAGO, ed. *Tropical Tree Physiology: Adaptations and Responses in a Changing Environment*. Switzerland: Springer International Publishing, Tree Physiology, s. 439–461.

BUGMANN, Harald, 2001. A Review of Forest Gap Models. *Climatic Change*. **51**(3), 259–305.

CABON, Antoine, Richard L. PETERS, Patrick FONTI, Jordi MARTÍNEZ-VILALTA a Miquel De CÁCERES, 2020. Temperature and water potential co-limit stem cambial activity along a steep elevational gradient. *New Phytologist*. **226**(5), 1325–1340.

CONNERS, T. E., 2001. Wood: Ultrastructure. In: K. H. Jürgen BUSCHOW, Robert W. CAHN, Merton C. FLEMINGS, Bernhard ILSCHNER, Edward J. KRAMER, Subhash MAHAJAN a Patrick VEYSSIÈRE, ed. *Encyclopedia of Materials: Science and Technology*. Oxford: Elsevier, 9751–9759.

COPENHEAVER, Carolyn A., Elizabeth A. POKORSKI, Joseph E. CURRIE a Marc D. ABRAMS, 2006. Causation of false ring formation in Pinus banksiana: A comparison of age, canopy class, climate and growth rate. *Forest Ecology and Management*. **236**(2), 348–355.

COSGROVE, Daniel J., 2005. Growth of the plant cell wall. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. **6**(11), 850–861.

CULF, A. D., G. FISCH a M. G. HODNETT, 1995. The Albedo of Amazonian Forest and Ranch Land. *Journal of Climate*. B.m.: American Meteorological Society, **8**(6), 1544–1554.

CUNY, Henri, Cyrille RATHGEBER, David FRANK, Patrick FONTI, Harri MÄKINEN, Peter PRISLAN, Sergio ROSSI, Edurne MARTINEZ DEL CASTILLO, Filipe CAMPELO, Hanuš VAVRČÍK, Jesús CAMARERO, Marina BRYUKHANOVA, Tuula JYSKE, Jozica GRICAR, Vladimir GRYC, Martin DE LUIS, Joana VIEIRA, Katarina CUFAR, AV KIRDYANOV a Meriem FOURNIER, 2015. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. *Nature Plants*. **15160**, 1–6.

DAS, Adrian, 2012. The effect of size and competition on tree growth rate in old-growth coniferous forests. *Canadian Journal of Forest Research*. **42**, 1983–1995.

DELPIERRE, Nicolas, Ségolène LIREUX, Florian HARTIG, Jesus Julio CAMARERO, Alissar CHEAIB, Katarina ČUFAR, Henri CUNY, Annie DESLAURIERS, Patrick FONTI, Jožica GRIČAR, Jian-Guo HUANG, Cornelia KRAUSE, Guohua LIU, Martin de LUIS, Harri MÄKINEN, Edurne Martinez del CASTILLO, Hubert MORIN, Pekka NÖJD, Walter OBERHUBER, Peter PRISLAN, Sergio ROSSI, Seyedeh Masoumeh SADERI, Vaclav TREML, Hanus VAVRICK a Cyrille B. K. RATHGEBER, 2019. Chilling and forcing temperatures interact to predict the onset of wood formation in Northern Hemisphere conifers. *Global Change Biology*. **25**(3), 1089–1105.

DREW, David a Geoffrey DOWNES, 2009. The use of precision dendrometers in research on daily stem size and wood property variation: A review. *Dendrochronologia*. **27**, 159–172.

FANOURAKIS, Dimitrios, Sasan ALINIAEIFARD, Arne SELLIN, Habtamu GIDAY, Oliver KÖRNER, Abdolhossein REZAEI NEJAD, Costas DELIS, Dimitris BOURANIS, Georgios KOUBOURIS, Emmanouil KAMBOURAKIS, Nikolaos NIKOLOUDAKIS a Georgios TSANIKLIDIS, 2020. Stomatal behavior following mid - or long - term exposure to high relative air humidity: A review. *Plant Physiology and Biochemistry*. **153**, 92–105.

FATICHI, Simone, Sebastian LEUZINGER a Christian KÖRNER, 2014. Moving beyond photosynthesis: from carbon source to sink-driven vegetation modeling. *New Phytologist*. **201**(4), 1086–1095.

FILION, Louise, Serge PAYETTE, Line GAUTHIER a Yves BOUTIN, 1986. Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool. *Quaternary Research*. **26**(2), 272–279.

FRIEDRICH, Michael, Sabine REMMELE, Bernd KROMER, Jutta HOFMANN, Marco SPURK, Klaus KAISER, Christian ORCEL a Manfred KÜPPERS, 2004. The 12,460-year Hohenheim oak and pine tree-ring chronology from Central Europe; A unique annual record for radiocarbon calibration and paleoenvironment reconstructions. *Radiocarbon*. **46**(3), 1111–1122.

FROMM, Jörg, 2010. Wood formation of trees in relation to potassium and calcium nutrition. *Tree Physiology*. **30**(9), 1140–1147.

GARTNER, Barbara L. a Frederick C. MEINZER, 2005. Structure-Function Relationships in Sapwood Water Transport and Storage. In: N. Michele HOLBROOK a Maciej A. ZWIENIECKI, ed. *Vascular Transport in Plants*. Burlington: Academic Press, Physiological Ecology, 307–331.

GRICAR, Jozica, Martin ZUPANČIČ, Katarina CUFAR a Primoz OVEN, 2007. Regular cambial activity and xylem and floem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce. *Wood Science and Technology*. **41**, 463–475.

GÜNEY, Aylin, 2018. Sapwood Area Related to Tree Size, Tree Age, and Leaf Area Index in Cedrus libani. *Bilge International Journal of Science and Technology Research*. **2**(1), 83–91.

HACKET-PAIN, Andrew, Davide ASCOLI, Roberta BERRETTI, Maurizio MENCUCCINI, Renzo MOTTA, Paola NOLA, Pietro PIUSSI, Flavio RUFFINATTO a Giorgio VACCHIANO, 2019. Temperature and masting control Norway spruce growth, but with high individual tree variability. *Forest Ecology and Management*. **438**, 142–150.

HACUROVÁ, Jana, Jakub HACURA, Vladimír GRYC, Jakub ČERNÝ a Hanuš VAVRČÍK, 2020. Xylogenesis and phloemogenesis of Norway spruce in different ages stands at middle altitudinal zone. *Wood Research*. **65**(6), 937–950.

HADAD, Martin, Jacques C. TARDIF, France CONCIATORI, Justin WAITO a Alana WESTWOOD, 2020. Climate and atmospheric circulation related to frost-ring formation in Picea mariana trees from the Boreal Plains, interior North America. *Weather and Climate Extremes*. **29**, 1–12.

HAMILTON, G. J., 1975. *Forest mensuration handbook*. London: H.M.S.O. Forestry Commission booklet; no. 39.

HARMON, M.E., 2001. Carbon Sequestration in Forests: Addressing the Scale Question. *Journal of Forestry*. **99**(4), 24–29.

HEIDE, Ola M., 1974. Growth and Dormancy in Norway Spruce Ecotypes (Picea abies) I. Interaction of Photoperiod and Temperature. *Physiologia Plantarum*. **30**(1), 1–12.

HELLIWELL, Rodney, 2007. A short note on effects of boring holes in trees. *Arboricultural Journal*. **30**(3), 245–248.

HUANG, Jian-Guo, Qianqian MA, Sergio ROSSI, Franco BIONDI, Annie DESLAURIERS, Patrick FONTI, Eryuan LIANG, Harri MÄKINEN, Walter OBERHUBER, Cyrille RATHGEBER, Roberto TOGNETTI, Vaclav TREML, Bao YANG, Jiao-Lin ZHANG, Serena ANTONUCCI, Yves BERGERON, Jesús CAMARERO, Filipe CAMPELO, Katarina CUFAR a Emanuele ZIACO, 2020. Photoperiod and temperature as dominant environmental drivers triggering secondary growth resumption in Northern Hemisphere conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **117**, 1–8.

CHAN, Tommy, Teemu HÖLTTÄ, Frank BERNINGER, Harri MÄKINEN, Pekka NÖJD, Maurizio MENCUCCINI a Eero NIKINMAA, 2016. Separating water-potential induced swelling and shrinking from measured radial stem variations reveals a cambial growth and osmotic concentration signal. *Plant, Cell & Environment*. **39**(2), 233–244.

IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Geneve: IPCC.

JUPA, Radek, 2017. SIGNIFICANCE OF SELECTED STRUCTURAL TRAITS OF XYLEM FOR ITS RELIABLE FUNCTION. 1–210.

JYSKE, Tuula, Harri MÄKINEN, Tuomo KALLIOKOSKI a Pekka NÖJD, 2014. Intra-annual tracheid production of Norway spruce and Scots pine across a latitudinal gradient in Finland. *Agricultural and Forest Meteorology*. **194**, 241–254.

KALLIOKOSKI, Tuomo, Harri MÄKINEN, Tuula JYSKE, Pekka NÖJD a Sune LINDER, 2013. Effects of nutrient optimization on intra-annual wood formation in Norway spruce. *Tree Physiology*. **33**(11), 1145–1155.

KÖRNER, Christian, 2012. Treelines Will be Understood Once the Functional Difference Between a Tree and a Shrub Is. *AMBIO*. **41**(3), 197–206.

KRIEGER, Douglas J, 2001. *Economic Value of Forest Ecosystem Services: A Review*. Washinton, D.C.: The Wilderness Society.

KUBÁT, Karel, Tomáš KALINA, Jaroslav KOVÁČ, Dagmar KUBÁTOVÁ, Karel PRACH a Zdeněk URBAN, 2003. *Botanika*. Praha: Scientia.

LARSON, Philip R., 2012. *The Vascular Cambium: Development and Structure*. Berlin.: Springer Science & Business Media.

LINTUNEN, Anna a Tuomo KALLIOKOSKI, 2010. The effect of tree architecture on conduit diameter and frequency from small distal roots to branch tips in Betula pendula, Picea abies and Pinus sylvestris. *Tree physiology*. **30**(11), 1433–1447.

LIU, Hongyan, A. Park WILLIAMS, Craig D. ALLEN, Dali GUO, Xiuchen WU, Oleg A. ANENKHONOV, Eryuan LIANG, Denis V. SANDANOV, Yi YIN, Zhaohuan QI a Natalya K. BADMAEVA, 2013. Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests of Inner Asia. *Global Change Biology*. **19**(8), 2500–2510.

LIU, Zhihua, Ashley P. BALLANTYNE a L. Annie COOPER, 2018. Increases in Land Surface Temperature in Response to Fire in Siberian Boreal Forests and Their Attribution to Biophysical Processes. *Geophysical Research Letters*. **45**(13), 6485–6494.

MAEGLIN, Robert R., 1979. *Increment Cores How to collect, Handle, and Use Them*. U.S.A: U.S Departmant of Agriculture. General technical report.

MEDVIGY, S. C. WOFSY, J. W. MUNGER, D. Y. HOLLINGER a P. R. MOORCROFT, 2009. Mechanistic scaling of ecosystem function and dynamics in space and time: Ecosystem Demography model version 2. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*. **114**, 1–21.

MENCUCCINI, Maurizio, Yann SALMON, Patrick MITCHELL, Teemu HÖLTTÄ, Brendan CHOAT, Patrick MEIR, Anthony O'GRADY, David TISSUE, Roman ZWEIFEL, Sanna SEVANTO a Sebastian PFAUTSCH, 2017. An empirical method that separates irreversible stem radial growth from bark water content changes in trees: theory and case studies. *Plant, Cell & Environment*. **40**(2), 290–303.

MICCO, Veronica, Filipe CAMPELO, Martin DE LUIS, Achim BRÄUNING, Michael GRABNER, Giovanna BATTIPAGLIA a Paolo CHERUBINI, 2016. Intra-annual density fluctuations in tree rings: How, when, where, and why? *IAWA journal / International Association of Wood Anatomists*. **37**(2), 232–259.

MYBURG, Alexander A., Simcha LEV-YADUN a Ronald R. SEDEROFF, 2013. Xylem Structure and Function. In: *eLS*. B.m.: American Cancer Society.

NECHITA, Constantin, Ionel POPA a Ólafur EGGERTSSON, 2017. Climate response of oak (Quercus spp.), an evidence of a bioclimatic boundary induced by the Carpathians. *Science of The Total Environment*. **599–600**, 1598–1607.

OLSON, Mark E., Tommaso ANFODILLO, Julieta A. ROSELL, Giai PETIT, Alan CRIVELLARO, Sandrine ISNARD, Calixto LEÓN-GÓMEZ, Leonardo O. ALVARADO-CÁRDENAS a Matiss CASTORENA, 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters*. **17**(8), 988–997.

ORIBE, Yuichiro a Takafumi KUBO, 1997. Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiology*. **17**(2), 81–87.

PALLARDY, Stephan G., 2007. *Physiology of Woody Plants*. 3. vyd. Missoury: Academic Press.

PAN, Yude, Richard A. BIRDSEY, Jingyun FANG, Richard HOUGHTON, Pekka E. KAUPPI, Werner A. KURZ, Oliver L. PHILLIPS, Anatoly SHVIDENKO, Simon L. LEWIS, Josep G. CANADELL, Philippe CIAIS, Robert B. JACKSON, Stephen W. PACALA, A. David MCGUIRE, Shilong PIAO, Aapo RAUTIAINEN, Stephen SITCH a Daniel HAYES, 2011. A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*. B.m.: American Association for the Advancement of Science, **333**(6045), 988–993.

RATHGEBER, Cyrille B. K., Henri E. CUNY a Patrick FONTI, 2016. Biological Basis of Tree-Ring Formation: A Crash Course. *Frontiers in Plant Science*. B.m.: Frontiers, **7**(734), 1–7.

RATHGEBER, Cyrille, Sergio ROSSI a Jean-Daniel BONTEMPS, 2011. Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. *Annals of botany*. **108**, 429–438.

ROSSI, Sergio, Tommaso ANFODILLO a Roberto MENARDI, 2006a. Trephor: A New Tool for Sampling Microcores from tree stems. *IAWA Journal*. B.m.: Brill, **27**(1), 89–97.

ROSSI, Sergio, Annie DESLAURIERS, Tommaso ANFODILLO a Marco CARRER, 2008. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist*. **177**(1), 199–208.

ROSSI, Sergio, Annie DESLAURIERS, Tommaso ANFODILLO, Hubert MORIN, Antonio SARACINO, Renzo MOTTA a Marco BORGHETTI, 2006b. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist*. **170**(2), 301–310.

ROSSI, Sergio, Hubert MORIN a Annie DESLAURIERS, 2012. Causes and correlations in cambium phenology: towards an integrated framework of xylogenesis. *Journal of Experimental Botany*. **63**(5), 2117–2126.

SELÅS, Vidar, Gianluca PIOVESAN, Jonathan ADAMS a Mauro BERNABEI, 2002. Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Canadian Journal of Forest Research*. **32**, 217–225.

SHEIL, Douglas a Daniel MURDIYARSO, 2009. How Forests Attract Rain: An Examination of a New Hypothesis. *BioScience*. **59**(4), 341–347.

SCHWEINGRUBER, Fritz Hans, 2007. *Wood Structure and Environment*. Berlin.: Springer Science & Business Media.

STANHILL, Gerald a Shabtai COHEN, 2001. Global dimming: a review of the evidence for a widespread and significant reduction in global radiation with discussion of its probable causes and possible agricultural consequences. *Agricultural and Forest Meteorology*. **107**(4), 255–278.

STINE, A. R. a P. HUYBERS, 2014. Arctic tree rings as recorders of variations in light availability. *Nature Communications*. B.m.: Nature Publishing Group, **5**(3836), 1–8.

TANSEY, K., N. SELMES, A. ANSTEE, N. J. TATE a A. DENNISS, 2009. Estimating tree and stand variables in a Corsican Pine woodland from terrestrial laser scanner data. *International Journal of Remote Sensing*. B.m: Taylor & Francis, **30**(19), 5195–5209.

THE EDITORS OF ENCYCLOPAEDIA BRITANNICA, 1998. Dendrochronology | paleontology. *Encyclopedia Britannica*. Dostupné z: https://www.britannica.com/science/dendrochronology.

THE EDITORS OF ENCYCLOPAEDIA BRITANNICA, 2012. Mast seeding | biology. *Encyclopedia Britannica*. Dostupné z: https://www.britannica.com/science/mast-seeding.

THE EDITORS OF ENCYCLOPAEDIA BRITANNICA, 2019. cell wall | Description, Properties, Components, & Communication. *Encyclopedia Britannica*. Dostupné z: https://www.britannica.com/science/cell-wall-plant-anatomy.

THOMPSON, G. A. a H. L. WANG, 2017. Phloem. In: Brian THOMAS, Brian G MURRAY a Denis J MURPHY, ed. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*. 2. vyd. Oxford: Academic Press, s. 110–118.

TOMÁŠKOVÁ, Ivana a Jiří KUBÁSEK, 2016. *Fyziologie lesních dřevin I.* Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze.

UNIVERZITY OF TORONTO, 2019. *Dendrochronology | Department of Geography, Geomatics and Environment*. Dostupné z: https://www.utm.utoronto.ca/geography/undergraduate/courses/ggr304.

VAARTAJA, Olli, 1959. Evidence of Photoperiodic Ecotypes in Trees. *Ecological Monographs*. B.m.: Ecological Society of America, **29**(2), 92–111.

VAGANOV, Eugene, Malcolm HUGHES a Alex SHASHKIN, 2006. *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments*. 1. vyd. Berlín: Springer.

VIEIRA, Joana, Ana CARVALHO a Filipe CAMPELO, 2020. Tree Growth Under Climate Change: Evidence From Xylogenesis Timings and Kinetics. *Frontiers in Plant Science*. B.m.: Frontiers, **11**(90), 1–11.

WESTING, Arthur H., 1965. Formation and Function of Compression Wood in Gymnosperms. *Botanical Review*. B.m.: New York Botanical Garden Press, **31**(3), 381–480.

WHEELER, E., 2001. Wood: Macroscopic Anatomy. In: K. H. Jürgen BUSCHOW, Robert W. CAHN, Merton C. FLEMINGS, Bernhard ILSCHNER, Edward J. KRAMER, Subhash MAHAJAN a Patrick VEYSSIÈRE, ed. *Encyclopedia of Materials: Science and Technology*. Oxford: Elsevier, s. 9653–9657.

WIEDENHOEFT, Alex a Regis MILLER, 2005. 2 Structure and Function of Wood. *Handbook of Wood Chemistry and Wood Composites*. 9–33.

WIMMER, Rupert, Giorgio STRUMIA a Franz HOLAWE, 2000. Use of false rings in Austrian pine to reconstruct early growing season precipitation. *Canadian Journal of Forest Research*. **30**, 1691–1697.

ZENG, Qiao, Sergio ROSSI a Bao YANG, 2018. Effects of Age and Size on Xylem Phenology in Two Conifers of Northwestern China. *Frontiers in Plant Science*. **8**, 1–9.

ZHONG, Ruiqin, Dongtao CUI a Zheng-Hua YE, 2018. Secondary cell wall biosynthesis. *New Phytologist*. **221**(4), 1703–1723.

ZHONG, Ruiqin a Zheng-Hua YE, 2009. Secondary Cell Walls. In: *eLS*. B.m.: American Cancer Society.

*Sekundární citace