

**Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta
Katedra Fyzické geografie a geoekologie**

**Charles University, Faculty of Science
Department of Physical Geography and Geoecology**

Doktorský studijní program: Fyzická geografie a geoekologie
Doctoral study programme: Physical geography and geoecology

*Autoreferát disertační práce
Summary of the Doctoral thesis*



Jan Tumajer

Quantitative vessel parameters of broadleaves as a tool for reconstruction of physical
geographical processes

Kvantitativní parametry cév listnáčů jako nástroj pro rekonstrukci fyzickogeografických procesů

Supervisor: Doc. Mgr. Václav Treml, Ph.D.

Praha, 2018

Abstract

Trees adjust wood anatomical structure to environmental conditions, predisposing time series of quantitative wood anatomical parameters to be valuable source of palaeoenvironmental information. In this doctoral project we analysed the response of vessel parameters of i) floodplain *Quercus robur* to groundwater level fluctuation, hydroclimate variability and extreme events (droughts and floods), and of ii) *Betula pendula* to mechanical damage caused by various disturbances.

Although climatic signal as well as pointer years stored in tree-ring width chronologies of *Quercus robur* largely differ between sites, quantitative vessel parameters contain spatially-homogenous positive signal of previous year summer temperature and current year winter/early spring temperature. The only between-site difference in wood anatomical chronologies is negative effect of moisture on vessel size in floodplain, which does not occur in not-flooded lowland sites. We suggest that while tree productivity benefits from high water availability, the wood anatomical structure of *Quercus robur* is constrained by high soil water saturation in floodplain zone. In addition, the response of tree-ring widths to moisture availability is not uniform inside single stand, but subgroups of trees with completely opposite response coexist (drought limited and moisture limited individuals). The first group of trees significantly reduced their growth after decline of groundwater level, meanwhile the latter group increased productivity. Existence of subgroups with contrasting response to groundwater fluctuations was not observed in case of vessel anatomical series, where individual trees share common climatic signal.

In addition to climate and hydrological conditions, processes causing mechanical damage also alter wood anatomical structure. Vessel size observed in the first tree-ring after stem scarring was by 60 % smaller compared to value expected based on linear age trend. In the following period, vessel size continuously increased, reaching pre-event level in third tree-ring after disturbance. Considering various types of mechanical damage, scarring of bark and cambium, stem tilting and decapitation cause the strongest decrease of vessel size in *Betula pendula*, which significantly outweighs ontogenetic trends and climatic signal. Wood anatomical anomalies spread along and around entire tree stem in case of tilted and decapitated individuals; contrary, xylem compartmentalization through adjustment of vessel size takes place only nearby callus tissue in scarred trees. Root exposure and stem base burial represent disturbances with less apparent response in wood anatomical structure. In case of most serious deformations, it takes more than 3 years to recover pre-disturbance wood anatomical structure. Decline in vessel size is not adequately compensated by increase in vessel number during this period, resulting in significant drop in xylem specific hydraulic conductivity. This indicates that predicted increase in intensity and frequency of disturbances related to climate change may alter transpiration capacity of forest stands.

The results of presented studies indicate that quantitative wood anatomical parameters of broadleaves should be perceived as multi-source driven parameter integrating effects of ontogeny, climate, soil hydrology and disturbances. Vessel size contains different environmental signal than tree-ring widths. Moreover, their signal is less between-site and between-tree variable than signal stored in tree-ring widths. This makes vessel parameters valuable proxy for reconstruction of former fluctuations in hydroclimatic conditions. In addition, abrupt adjustment of vessel size may be used as a tool to date former mass-movements and other types of disturbances. However, proper approaches are required for extraction of desired part of information and filtering out the noise from time series of wood anatomical parameters.

Keywords

Betula pendula, dendrochronology, disturbances, floodplain forest, mass-movement, *Quercus robur*, vessel, wood anatomy

Abstrakt

Anatomická stavba dřeva je citlivá k vlivům prostředí, což umožňuje následné využití časových řad kvantitativních anatomických parametrů jako zdroje paleoenvironmentálních dat. V této disertační práci jsem studoval odezvu parametrů cév i) dubů letních rostoucích v údolní nivě ke změnám v hladině podzemní vody, klimatu, hydrologických podmínek a k výskytu extrémních hydrologických a meteorologických jevů (sucha, povodně) a ii) bříz bělokorych na mechanické poškození vlivem disturbancí různého typu.

Zatímco klimatický signál šířek letokruhů i letokruhové signatury vykazují velkou prostorovou variabilitu, kvantitativní parametry jejich cév mají společný prostorově homogenní signál (pozitivní vliv teploty v létě předchozího roku, v zimě a na začátku jara). Jediný stanovištní rozdíl v klimatickém signálu chronologií založených na cévách je negativní vliv vysoké vlhkosti na velikost cév, pozorovaný pouze v nivě a ne v od řeky vzdálenějších nížinných porostech. To naznačuje, že vývoj efektivních vodivých pletiv dubu je v záplavové zóně limitován vysokou saturací půdního profilu vodou, ačkoliv vysoká dostupnost vody je tam pozitivní z pohledu produktivity. Odezva šířek letokruhů ke změnám v dostupnosti vody není v případě dubů uniformní ani v rámci jednoho porostu vlivem koexistence jedinců se zcela opačným vztahem k dostupnosti vody (jedinci limitovaní suchem a jedinci limitovaní nadměrnou půdní saturací). Šířka letokruhů jedinců z první skupiny poklesla během období se sníženou hladinou podzemní vody, zatímco jedinci ze druhé skupiny ve stejném období zrychlili přírůst. Existence skupin odlišně reagujících jedinců nebyla doložena v případě časových řad anatomických parametrů cév, jejichž série pocházející z rozdílných stromů mají v rámci porostu společný klimatický signál a podobnou odezvu na extrémní události.

Kromě hydroklimatických podmínek je anatomická stavba dřeva citlivá i na mechanické poškození kmene. Průměrná velikost cév je v prvním roce po zjizvení kmene o více než 60 % menší než velikost cév očekávaná na základě lineárního věkového trendu. V následujících letokruzích se postupně zvyšuje a po třech letech dosahuje hodnot odpovídajících letokruhům před poškozením. Z rozdílných typů mechanické deformace vyvolávají nejsilnější propad velikosti cév břízy bělokore: zjizvení kmene spojené s poškozením borky a kambia, naklonění kmene a odlomení vzrostného vrcholu a části koruny. Intenzita této odezvy výrazně převyšuje změny kvantitativních anatomických parametrů řízené ontogeneticky (věkový trend) a klimaticky. Exhumace kořenového systému a zasypání báze kmene sedimenty vyvolávají slabší odezvu v anatomické stavbě. Anatomické anomálie jsou po naklonění a dekapitaci patrné podél celého obvodu kmene i po jeho celé délce; naopak v případě zjizvení dochází k modifikaci anatomické struktury pouze v části těsně přiléhající ke kalusu (hojivé pletivo uzavírající ránu). U těchto silných forem mechanického poškození se anatomická struktura nevrátí do svého původního stavu za méně než 3 roky. Během této periody není pokles ve velikosti cév kompenzován nárůstem jejich počtu, což vede k signifikantnímu poklesu specifické hydraulické vodivosti letokruhů. To naznačuje, že očekávaná rostoucí intenzita a frekvence lesních disturbancí může ovlivnit transpirační kapacitu lesních porostů.

Výsledky předložených studií naznačují, že kvantitativní parametry anatomické stavby listnáčů by měly být chápány jako parametr ovlivňovaný několika faktory, včetně ontogenetického vývoje, klimatu, půdní vlhkosti a disturbancí. Kvantitativní anatomické časové řady obsahují jiný typ signálu než šířky letokruhů, který je navíc méně stanovištně podmíněný a neliší se mezi jednotlivými jedinci v rámci konkrétního stanoviště. To dělá z cév listnáčů cenné proxy pro rekonstrukci variability klimatu a datování hydrologických procesů v minulosti. Náhlé anomálie ve velikosti cév mohou být využity jako nástroj pro datování svahových pohybů a dalších typů disturbancí. Vzhledem k tomu, že časové řady parametrů cév jsou řízeny různými vnitřními i vnějšími vlivy, je pro získání požadované části signálu nutné použít odpovídající metodické postupy pro odfiltrování nežádoucího signálu jako šumu.

Klíčová slova

anatomie dřeva, *Betula pendula*, céva, dendrochronologie, disturbance, lužní les, *Quercus robur*, svahové pohyby

1. Introduction

Increasing number of studies has recently documented potential of wood anatomical time series in the fields of dendroclimatology (González and Eckstein 2003; Fonti and García-González 2008; Eilmann et al. 2009), dendrohydrology (St. George 2010; Ballesteros et al. 2010; Wertz et al. 2013) and mass-movement dating (Heinrich and Gärtner 2008; Arbella et al. 2012, 2013). Due to different processes and limiting factors involved in development of conduit dimensions (Pallardy 2008), their time series often contain different climatic signal than commonly used tree-ring widths (Fonti et al. 2009). Although obtaining time series of wood anatomical parameters is more laborious and time consuming comparing tree-ring widths, due to recent development of new tools and standardized procedures (Gärtner and Nievergelt 2010; von Arx et al. 2016) this disadvantage becomes minimized. In addition, strong climatic signal of anatomical time series in 'moderate' sites without climatically limited productivity is a great advantage comparing tree-ring widths (Fonti and García-González 2008) together with stronger common signal between-trees and between-sites (Granda et al. 2018).

Conduit size and other wood anatomical parameters plastically adjust from year to year, responding to specific environmental conditions to balance between safety-efficiency of xylem conductive system (Sperry et al. 2008). The sensitivity of conduit dimensions to external factors is given by physiological processes regulating cambial activity and development of cambial derivatives (Pallardy 2008). First, cambial activity is sensitive to intensity of polar transport of phytohormones (mainly auxins) and thus i) alteration of crown biomass (where auxin synthesis mainly takes place) or ii) local restriction of auxin flow by ethylene in wounded segment significantly affect conduit dimensions (Aloni 2007). This predisposes tracheids and vessels to be sensitive to mechanical disturbances damaging individual parts of tree. Moreover, turgor pressure of water inside conduit in initial stage of its development influences the level of lumen expansion (Hacke et al. 2017). Because turgor is largely driven by soil water availability in temperate forests, conduit dimensions often correlate with temperature and precipitation. Finally, root hypoxia due to flooding also imprints alteration of phytohormonal concentration into vessel dimensions of ring-porous broadleaves (Copini et al. 2016).

2. Aims of the study

Significant potential of application of wood anatomical time series in paleoenvironmental research exists due to great heterogeneity of forest ecosystems in the Czech Republic. Various tree species were planted in locations, which are not optimal for their growth, or grow naturally in areas affected by recently observed climatically-driven increasing drought stress (Trnka et al. 2015; Brázdil et al. 2015; Anderegg et al. 2016), changing discharge regimes and flooding frequency (Brázdil et al. 2005; Bormann 2010) or reactivation of mass-movements (Klimeš et al. 2017). The common aim of publications included in presented thesis was to quantify the response of wood anatomical structure of Central European native broadleaves to climatic variability, changes in river discharge and groundwater level and mechanical damage caused by various disturbances. More specifically, we asked following questions:

- Are quantitative wood anatomical time series sensitive to climate and soil water variability?
- Is there between-site and between-tree variability in environmental sensitivity of wood anatomical parameters? If so, is it comparable or does it differ from other dendrochronological proxies?
- What is the intensity of wood anatomical anomaly caused by mechanical damage? How does the anomaly spread along and around tree stem?
- What is the contribution of individual external and internal factors (including ontogeny, disturbances and climate) to inter-annual variability in wood anatomical structure?

3. Material and methods

Presented doctoral thesis is composed from four articles. First, we focused on the effect of hydroclimatic variability (temperature, soil moisture, river discharge, groundwater level) and extreme events (floods and droughts) on vessels of *Quercus robur* in the Elbe river floodplain. Analysed plant traits included average vessel lumen area, vessel density, total vessel lumen area and tree-ring width. Site chronologies for each trait were assembled in floodplain (directly next to the river, periodically flooded) and reference sites outside floodplain (lowland sites, not flooded) and, subsequently, correlated with time series of hydroclimatic conditions.

In addition, we studied adjustment of wood anatomical structure and modification of productivity of *Quercus robur* affected by artificial groundwater pumping in Zbytka Nature Reserve (NE Czech Republic). The local level of groundwater abruptly declined for 5 m during 1980s due to pumping and abruptly raised for 3 m during 1990s due to restrictions on the maximum amount of pumped water (Čejková and Poláková 2012). Because we expected different responses of individual trees due to local microtopography, we performed both site-level and tree-level analyses. Individual tree-level approach was based on application of principal component analysis to identify subgroups of trees with similar long term trend in tree-ring widths and average vessel lumen areas (Buras et al. 2016). Ecological preferences of contrasting groups were described using correlations of their chronologies with temperature and precipitation.

To quantify the response of *Betula pendula* to rockfall injury that occurred in the winter 2010-2011, we took samples from 11 scarred trees from the stem area adjacent to the injury, from parts of the stem located perpendicular to the injury and parts located opposite to the injury. In addition, we sampled 4 reference trees. We measured the mean vessel lumen area of each tree-ring in every sample, comprising up to 10 pre-event tree-rings and generally 3 tree-rings formed after rock injury. We compared the vessel lumen area in tree-rings formed after the event with that of rings formed before the event as well as with values predicted by linear age-trend model inferred from vessel lumen area chronologies. The level of deviation of observed vessel size was compared among different positions around stem circumference.

Dendrogeomorphological studies based on analysis of trees damaged by naturally occurring disturbances are limited due to the fact, that various important parameters (of both disturbance and forest stand) are unknown for the time of the event. We overcame this limitation by establishing experimental plot, where we artificially damaged randomly selected

individuals of *Betula pendula* to simulate deformations commonly occurring as a consequence of disturbing events such as windstorms, floods and mass movements. Individual treatments included stem tilting to 45° from vertical, decapitation, stem scarring, partial root exposure and stem base burial with local clayey soil. After three years, trees were cut down, conduit size was measured, and specific hydraulic conductivity of each tree-ring was computed. Between-tree and between-year variability in xylem conductivity was decomposed into effects of ontogeny, climate and disturbances using linear mixed-effects models. Subsequently, contribution of single effects to predicted value of specific hydraulic conductivity was quantified and compared between treatments.

4. Results

Our results show that radial growth of floodplain trees is particularly positively influenced by temperature during the growing season and during previous year's summer. By contrast, the growth of reference trees located outside of floodplain is highly drought-limited. Earlywood average vessel lumen area chronologies from both floodplain and reference sites share a positive temperature signal from January to April. However, the effect of water availability (indicated by the drought index) on vessel size is mostly negative for floodplain trees (with a maximum response to the autumn of the year preceding tree-ring formation) and positive or non-significant for reference trees. Vessel density chronologies contain the inverse environmental information as tree-ring width, however, with amplified negative correlations with current year temperatures at floodplain sites. Total vessel area is associated mostly with temperature in previous May and June. The drought index recorded exactly the same information in tree-rings as did river discharges and groundwater levels.

Analysis of *Quercus robur* response to groundwater fluctuation shows that the site-level response of tree growth to groundwater-level pumping was not uniform. Individual trees were clustered into groups of drought-limited and water abundance-limited individuals. The response of trees to groundwater pumping differed between clusters—drought-sensitive trees responded negatively, whereas the growth of trees limited by water abundance remained stable or slightly increased. Inter-series correlation of drought-limited trees significantly increased in the period with the lowest groundwater level. When using traditional site-level analysis, climatic signal of mean site chronology of tree-ring widths was mostly insignificant, due to averaging out opposite signals. In contrast to tree-ring widths, earlywood vessel lumen area series contained common temperature signal (positive effect of previous year summer and current year spring), with no imprint of groundwater-level alteration.

There is a strong reduction in vessel lumen area in the first tree-ring formed after the rockfall damage regardless of the position around the stem circumference of wounded *Betula pendula*. This reduction is strongest in wood just next to the callus tissue zone (on average 66 % comparing expected vessel size), with decreasing significance in distal parts of the stem circumference. During the three years after the rockfall, trees mostly recovered their pre-event vessel lumen area, including xylem right next to the place of injury. Still, this value is significantly lower than the value predicted using linear model for growth without injury.

Not only vessel size, but also functional parameter of specific hydraulic conductivity, significantly drops down, if the tree is damaged by a disturbance event. Experimental study revealed the most significant decrease of specific hydraulic conductivity in decapitated, tilted and scarred trees. Dysfunctional vessel system appeared around and along entire stem in case of tilted and decapitated individuals; contrary, wood anatomical adjustment took place only next to callus tissue in case of scarred trees. On the other hand, the response of trees with buried stem base and exposed roots was generally weak. The overall effect of disturbances on inter-annual variability of wood anatomical structure was greater than the contribution of ontogeny and climate (Figure 1).

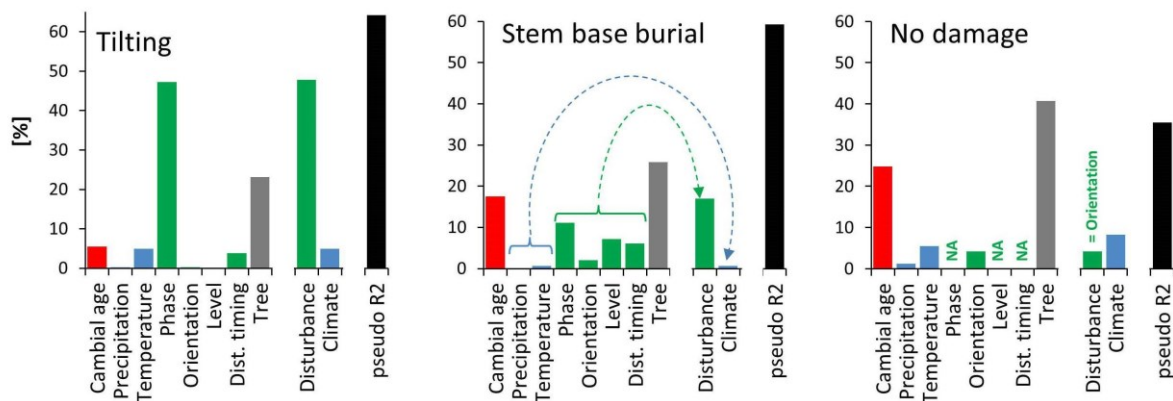


Figure 1: The importance of individual factors and their groups for prediction of variability in specific hydraulic conductivity of seriously damaged (tilted), slightly damaged (stem base buried) or not damaged trees

Phase = categorical variable indicating, whether the tree-ring was formed before or after disturbance; Orientation = position of the sample around stem circumference; Level = sampling height; Disturbance timing = categorical variable indicating whether disturbance occurred during growing season or dormancy; Tree = between-tree variability; pseudo R² = statistics of model quality (squared correlation between observed and modeled values)

5. Discussion and conclusions

Tree-ring width of floodplain *Quercus robur* unambiguously increases with increasing temperature; on the other hand, droughts can become a serious problem affecting the productivity of reference trees growing in more distal parts of the lowland. Contrary, vessel size of *Quercus robur* growing outside the floodplain recently tends to increase with increasing temperatures, but it is limited by high soil water saturation in the floodplain. In addition, the special care should be given when analysing tree-ring widths of *Quercus robur* coming from floodplains and wetlands, because climatic signal of site chronologies may be distorted by highly individualistic response of single trees. Individuals with completely opposite ecological preferences (drought-limited and moisture-limited) coexist inside single forest stand. On the other hand, wood anatomical time series contain more uniform climatic signal both across and inside sites.

After serious damage to tree stem, vessel size abruptly decreases locally (stem scarring) or in entire stem (decapitation, stem tilting). The intensity of disturbance signal in treated trees

significantly outweighs other factors affecting wood anatomical structure. This makes abrupt reductions of vessel dimensions useful for identifying former disturbance events. Moreover, analysis of vessels can improve the results obtained by traditional methods of dendrogeomorphological dating. Because specific hydraulic conductivity decreases together with vessel size, mechanical disturbances may alter tree capacity for supplying water to canopy. Adjustment of wood anatomical structure of damaged trees thus may represent important feedback in climate change-disturbances interaction.

The results of studies presented in this thesis exemplify that time series of quantitative vessel parameters should be perceived as multi-source driven parameter, integrating internal (ontogeny) and external (climate, hydrology, disturbances) factors. This represents both the advantage as a supplementary tool and also a challenge for their future use in environmental studies. Specific approaches (e.g., standardization, reduction of between-tree variability) should be applied for extraction of desired part of variability of time series for studies on past climate, geomorphological processes or stand competition.

1. Úvod

Rostoucí počet studií v posledních letech doložil značný potenciál časových řad parametrů popisujících anatomickou stavbu dřeva v dendroklimatologii (González and Eckstein 2003; Fonti and García-González 2008; Eilmann et al. 2009), dendrohydrologii (St. George 2010; Ballesteros et al. 2010; Wertz et al. 2013) a pro datování svahových pohybů (Heinrich and Gärtner 2008; Arbellay et al. 2012, 2013). Klimatický signál obsažený v časových řadách anatomických parametrů se často liší od klimatického signálu v šířkách letokruhů (Fonti et al. 2009), protože procesy přírůstu dřeva a vývoje vodivých elementů jsou řízeny jinými faktory (Pallardy 2008). Ačkoliv analýza časových řad anatomických prvků v porovnání se šířkami letokruhů vyžaduje náročnější přípravu vzorků a měření, tento rozdíl se v současnosti významně snížil díky novým přístrojům a standardizovanému postupu přípravy vzorků a analýzy dat (Gärtner and Nievergelt 2010; von Arx et al. 2016). Hlavní výhodou časových řad anatomických parametrů je silný klimatický signál i v oblastech, které jsou „mezické“ s malou intenzitou klimatické limitace přírůstu (Fonti and García-González 2008). Klimatický signál v anatomických parametrech je také méně stanovištně podmíněn a méně se liší i mezi jednotlivými stromy uvnitř jednoho porostu (Granda et al. 2018).

Velikost vodivých elementů a další anatomické parametry dřeva se plasticky přizpůsobují environmentálním podmínkám v roce jejich tvorby, čímž současně zajišťují funkčnost a bezpečnost vodivého aparátu (Sperry et al. 2008). Citlivost velikosti vodivých elementů k vnějším podmínkám je zapříčiněna fyziologickými procesy, které regulují kambiální aktivitu a proces vývoje derivátů kambia (Pallardy 2008). Kambiální aktivita je řízena polárním tokem fytohormonů (především auxinů) a tudíž reaguje na i) změny v biomase koruny (kde se syntetizuje hlavní podíl auxinů) a na ii) případné omezení polárního toku auxinů v části kmene, kde došlo k mechanickému poškození kambia (Aloni 2007). To předurčuje cévy a cévice k tomu, aby byly citlivé na mechanické disturbance poškozující jednotlivé části stromu. Míra roztažení cévy během iniciálních stádií jejího vývoje je do značné míry také závislá na momentálním turgoru (Hacke et al. 2017). Ten je v prostředí temperátních lesů řízen hlavně půdní saturací, a proto rozměry vodivých elementů dřeva často korelují se srážkami a/nebo teplotou. Narušení normálních hladin jednotlivých fytohormonů při povodni vyvolané hypoxií taktéž zanechává odezvu ve velikostních parametrech vodivých elementů (Copini et al. 2016).

2. Cíle

V České republice existuje vzhledem k velké heterogenitě lesního prostředí značný potenciál pro využití časových řad anatomických prvků ve výzkumu. Některé druhy byly uměle vysázeny do oblastí mimo své ekologické optimum, nebo přirozeně rostou v oblastech ovlivněných rostoucí intenzitou klimatického sucha (Trnka et al. 2015; Brázdil et al. 2015; Anderegg et al. 2016), změnami odtokových režimů řek a režimů záplav (Brázdil et al. 2005; Bormann 2010) nebo reaktivacemi svahových pohybů (Klimeš et al. 2017). Společným cílem publikací zařazených v předložené disertační práci je kvantifikovat odezvu anatomické stavby původních listnáčů na variabilitu klimatu, změny v odtokovém režimu, hladině podzemní vody a mechanické poškození stromu při disturbancích. Konkrétně si jednotlivé studie pokládaly tyto otázky:

- Jsou časové řady kvantitativních anatomických parametrů citlivé k variabilitě klimatu a dostupnosti půdní vlhkosti?
- Existují rozdíly v citlivosti anatomických parametrů k vnějším podmínkám mezi jedinci a mezi stanovišti? Pokud ano, jsou tyto rozdíly srovnatelné s rozdíly pozorovanými v jiných dendrochronologických proxy?
- Jak silná je anomálie v anatomické stavbě po mechanickém poškození stromu? Jaký je její rozsah po obvodu a podél kmene?
- Jaký je podíl variability v anatomické struktuře vysvětlený vnitřními (ontogenetický vývoj jedince) a vnějšími (klíma a disturbance) vlivy?

3. Materiál a metody

Předložená disertační práce sestává ze čtyř publikací. První studie zařazená do předložené disertační práce se zaměřila na vliv hydroklimatické variability (teplota, půdní vlhkost, průtok vodního toku a hladina podzemní vody) a extrémních událostí (povodně, sucha) na několik rozdílných parametrů cév (průměrná plocha cévy v rámci letokruhu, celková plocha všech cév v rámci letokruhu, hustota cév, šířka letokruhu) dubu letního z nivy Labe. Pro každý z výše uvedených parametrů byly sestaveny stanovištní chronologie pro dva typy stanovišť - nivní (v těsné blízkosti řeky, periodicky zaplavované) a referenční (nezaplavované nížinné porosty) - a následně korelovány s časovými řadami hydroklimatických podmínek.

Dále jsme se zabývali změnami anatomické stavby xylému a přírůstu dubu letního vyvolanými nadměrným odběrem podzemní vody v NPR Zbytka u Hradce Králové. Hladina podzemní vody v artézském rezervoáru velmi rychle poklesla během 80. let o 5 m v důsledku nadměrného čerpání a následně velmi rychle stoupla během 90. let o 3 m (vlivem legislativního omezení množství čerpané vody; Čejková and Poláková 2012). Vzhledem k očekávané velké variabilitě v odezvě mezi jednotlivými jedinci v porostu (vlivem mikrotopografie stanovišť), jsme provedli analýzy jak na úrovni porostu, tak i na úrovni jedinců. Analýza na úrovni jedinců zahrnovala identifikaci skupin stromů s podobným dlouhodobým trendem v šířkách letokruhů a průměrné ploše cév pomocí analýzy hlavních komponent (Buras et al. 2016). Ekologické nároky jednotlivých skupin byly poté charakterizovány pomocí korelační analýzy jejich chronologií s teplotami a indexem sucha.

Pro kvantifikaci vlivu mechanického poškození na anatomickou stavbu dřeva byly odebrány vzorky z 11 jedinců břízy bělokoré zjizvených padajícími bloky při skalním řízení v zimě 2010-2011. Jednotlivé vzorky pocházely z částí kmene těsně přiléhajících k ráně, v pravém úhlu od rány nebo z opačné strany kmene. Dále byly vzorkovány 4 referenční (nepoškozené) stromy. Byla změřena průměrná velikost cév ve všech letokruzích vytvořených po poškození (3 letokruhy) a před poškození (až 10 letokruhů). Následně byly porovnány odchylky hodnot naměřených po poškození s hodnotami, které by bylo možno očekávat na základě lineárního trendu ve velikosti buněk u nepoškozených stromů. Velikost této odchylky byla vyhodnocena v závislosti na pozici vzorku vůči okraji jizvy.

Nedostatečná znalost parametrů popisujících parametry disturbance a stavu porostu v době události jsou podstatným limitem studií založených na analýze stromů poškozených

přirozeně se vyskytujícími disturbancemi (např. větrné polomy, svahové pohyby). Tuto limitaci jsme obešli založením experimentální plochy, kde jsme u náhodně vybraných jedinců břízy bělokoré uměle simulovali deformace, ke kterým běžně dochází v důsledku mechanických disturbancí (naklonění kmene v úhlu 45° od kolmé orientace, zjizvení kmene, odlomení apikálního meristému a části koruny, zasypaní báze kmene jílovitým sedimentem a exhumace části kořenového systému). Tři roky po založení experimentální plochy byly stromy skáceny, velikost cév byla změřena na mikrořezech a pro každý letokruh byla vypočtena specifická hydraulická konduktivita. Podíly variability ve specifické hydraulické konduktivitě vysvětlené vlivy ontogenetického vývoje, klimatu a mechanického poškození byly numericky vyčísleny pomocí lineárního smíšeného regresního modelu. Vlivnost jednotlivých prediktorů na predikční schopnost modelu byla porovnána mezi jednotlivými typy poškození.

4. Výsledky

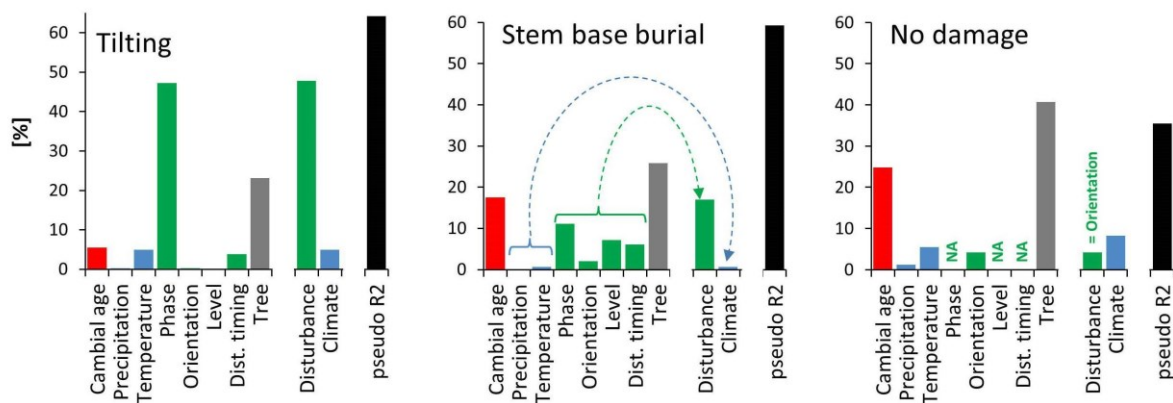
Radiální přírůst dubu letního je v nivě pozitivně ovlivňován rostoucí teplotou během vegetačního období a teplotou letních měsíců předchozího roku. Růst stromů v nezaplavované části nížiny je naopak výrazně limitován suchem. Průměrná plocha jarních cév pozitivně koreluje s teplotou od ledna do dubna bez ohledu na stanoviště. Existuje však stanovištně rozdílný efekt dostupnosti vody na velikost cév - negativní v nivní zóně a pozitivní nebo nesignifikantní v porostech více vzdálených od řeky. Chronologie hustoty cév obsahuje opačný klimatický signál než šířky letokruhů se zesíleným vlivem negativních korelací s teplotou v zaplavovaných porostech. Celková plocha cév má nejsilnější a stanovištně homogenní korelace s teplotou od května do června předcházejícího roku. Velmi podobné výsledky byly zjištěny při použití hodnot indexu sucha, průtoku a hladiny podzemní vody, které jsou v korelační analýze zastupitelné.

Analýza odezvy dubu letního na fluktuace hladiny podzemní vody naznačuje, že neexistuje společná stanovištní odezva v šířkách letokruhů všech jedinců na zvýšený odběr podzemní vody. Jednotlivé stromy se v rámci porostu shlukují do skupin limitovaných suchem nebo limitovaných nadměrnou půdní vlhkostí. Odezva na pokles hladiny podzemní vody byla u těchto skupin opačná - suchem limitovaní jedinci reagovali zpomalením přírůstu, zatímco přírůst vlhkostí limitovaných jedinců stagnoval nebo se mírně zvýšil. Průměrná korelace mezi sériemi šířek letokruhů (R_{bar}) suchem limitovaných jedinců se signifikantně zvýšila v době, kdy byla hladina podzemní vody nejnižší. Použitím tradiční analýzy založené na průměrování sérií ze všech stromů do stanovištní chronologie došlo k vyrušení klimatického signálu dvou ekologicky kontrastních skupin a výsledná stanovištní chronologie téměř žádný signifikantní klimatický signál neměla. Na rozdíl od šířek letokruhů mají série průměrné plochy cév dubů letních silný společný klimatický signál (pozitivní korelace s teplotami předchozího léta a současného jara) a žádnou odezvu na fluktuace hladiny podzemní vody.

V prvním letokruhu vytvořeném po mechanickém poškození borky a kambia vlivem skalního řízení dochází u břízy bělokoré k prudké redukci velikosti cév po celém obvodu kmene. Zmenšení cév dosáhlo největší intenzity v těsné blízkosti hojivého pletiva kalus (v průměru o 66 % v porovnání s očekávanou velikostí buněk), s postupným poklesem do vzdálenějších segmentů kmene. Cévní aparát dosáhl průměrné velikosti odpovídající hodnotám z posledního

letokruhu před poškozením až tři roky po skalním řícení. Tato hodnota ale byla stále signifikantně nižší než hodnota očekávané velikosti buněk založená na lineárním věkovém trendu.

Pokud je strom mechanicky poškozen při disturbanci, spolu s průměrnou velikostí cév se snižuje i specifická hydraulická vodivost (konduktivita) xylému. Experimentální studie odhalila, že nejvýznamnější poklesy specifické hydraulické konduktivity nastávají, pokud je strom nakloněn, zjizven nebo pokud dojde k odlomení apikálního meristému a části koruny. Následná dysfunkce anatomického systému je patrná po celé délce a celém obvodu kmene v případě dekapitovaných a nakloněných jedinců; v případě zjizvených stromů se lokalizuje pouze v těsném okolí kalusu. V porovnání s výše uvedenými třemi typy deformací vyvolává zasypání báze kmene a exhumace části kořenů anatomické anomálie nižší intenzity. Celkový podíl variability ve specifické hydraulické konduktivě vysvětlený disturbancemi převyšuje podíly vysvětlené věkovým trendem a klimatem (**Obrázek 1**).



Obrázek 1: Význam jednotlivých prediktorů a jejich skupin pro vysvětlení variability ve specifické hydraulické konduktivě silně mechanicky poškozených (nakloněných=Tilted), mírně mechanicky poškozených (zasypaná báze kmene=Stem burial) a nepoškozených jedinců

Cambial age = kambiální stáří letokruhu; Precipitation = srážky; Temperature=teplota; Phase = kategorická proměnná značící, zda byl letokruh vytvořen před nebo po poškození; Orientation = pozice vzorku po obvodu letokruhu; Level = výšky vzorku nad zemí; Disturbance timing = kategoriální proměnná, která určuje, zda k poškození došlo během vegetačního období nebo ne; Tree = variabilita mezi stromy; pseudo R² = statistika popisující kvalitu modelu (kvadrát korelačního koeficientu mezi pozorovanými a modelovanými hodnotami)

5. Diskuze a závěr

Šířky letokruhů periodicky zaplavovaných dubů letních v nivě rostou s rostoucí teplotou, zatímco sucho je zásadním limitujícím faktorem pro produktivitu v nezaplavovaných porostech dále od řeky. Velikost cév v současné době není klimaticky limitována v porostech dále od řeky, ale v nivě je omezena vysokou saturací půdního profilu vodou. Při analýze šířek letokruhů dubů letních pocházejících z nivních nebo lužních podmínek by měla být věnována značná pozornost možné existenci individualistické odezvy jednotlivých stromů na klima. Koexistence stromů s odlišnými ekologickými nároky a odlišnou klimatickou sensitivitou (růstová limitace suchem nebo vysokou půdní saturací) v rámci jednoho porostu může při použití tradičních

dendrochronologických metod setřít klimatický signál stanovištní chronologie šířek letokruhů. Na rozdíl od šířek letokruhů vykazují chronologie průměrné plochy cév malou stanovištní variabilitu i malou variabilitu mezi jedinci pocházejícími ze stejného porostu.

Po silném poškození kmene stromu dochází k poklesu plochy cév, která postihuje část xylému přiléhající k místu poškození (zjizvení) nebo celý kmen (dekapitace, naklonění). Intenzita odezvy parametrů anatomické stavby na mechanické poškození signifikantně převyšuje další faktory, které ji ovlivňují. To naznačuje, že prudké poklesy v plochách cév by v budoucnu mohly být využívány jako indikátor pro datování mechanických disturbancí (svahové pohyby, větrné polomy). Pokles plochy cév vyvolaný poškozením snižuje i specifickou hydraulickou konduktivitu xylému, jejíž pokles může ovlivnit schopnost stromu zásobit korunu vodou. Modifikace anatomické stavby po disturbanci tak může představovat významný článek zpětné vazby mezi klimatickou změnou a disturbancemi v lesích.

Výsledky všech studií prezentovaných v této disertační práci dokládají, že časové řady kvantitativních parametrů cév jsou řízeny několika vnitřními (věkový trend) a vnějšími (klíma, hydrologie, disturbance) vlivy. To představuje výzvu pro jejich budoucí paleoekologické aplikace. Specifické analytické přístupy (např. odstranění věkového trendu, redukce variability mezi vzorkovanými jedinci) musí být nutně aplikovány pro získání části variability kvantitativních parametrů anatomické stavby, která je relevantní pro studie zaměřené na rekonstrukce klimatu, geomorfologických procesů nebo stanovištní dynamiky.

References

- Aloni R (2007) Phytohormonal mechanisms that control wood quality formation in young and mature trees. In: Entwistle K, Harris P, Walker J (eds) *The Compromised Wood Workshop 2007*. The Wood Technology Research Centre, University of Canterbury, Christchurch, New Zealand, pp 1–22
- Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, et al (2016) Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proc Natl Acad Sci U S A* 113:5024–9. doi: 10.1073/pnas.1525678113
- Arbellay E, Fonti P, Stoffel M (2012) Duration and extension of anatomical changes in wood structure after cambial injury. *J Exp Bot* 63:3271–3277. doi: 10.1093/jxb/ers050
- Arbellay E, Stoffel M, Decaulne A (2013) Dating of snow avalanches by means of wound-induced vessel anomalies in sub-arctic *Betula pubescens*. *Boreas* 42:568–574. doi: 10.1111/j.1502-3885.2012.00302.x
- Ballesteros JA, Stoffel M, Bollschweiler M, et al (2010) Flash-flood impacts cause changes in wood anatomy of *Alnus glutinosa*, *Fraxinus angustifolia* and *Quercus pyrenaica*. *Tree Physiol* 30:773–781. doi: 10.1093/treephys/tpq031
- Bormann H (2010) Runoff regime changes in German rivers due to climate change. *Erdkunde* 64:257–279. doi: 10.3112/erdkunde.2010.03.04
- Brázdil R, Dobrovolný P, Elleder L, et al. (2005) *Historical and Recent Floods in the Czech Republic*. Český Hydrometeorologický Ústav, Prague, Brno
- Brázdil R, Trnka M, Mikšovský J, et al (2015) Spring-summer droughts in the Czech Land in 1805–2012 and their forcings. *Int J Climatol* 35:1405–1421. doi: 10.1002/joc.4065
- Buras A, van der Maaten-Theunissen M, van der Maaten E, et al (2016) Tuning the Voices of a Choir: Detecting Ecological Gradients in Time-Series Populations. *PLoS One* 11:e0158346. doi: 10.1371/journal.pone.0158346
- Čejková A, Poláková S (2012) Growth responses of sessile oak to climate and hydrological regime in the Zbytka Nature Reserve, Czech Republic. *Geochronometria* 39:285–294. doi: 10.2478/s13386-012-0017-1
- Copini P, den Ouden J, Robert EMR, et al (2016) Flood-Ring Formation and Root Development in Response to Experimental Flooding of Young *Quercus robur* Trees. *Front Plant Sci* 7:775. doi: 10.3389/fpls.2016.00775
- Eilmann B, Zweifel R, Buchmann N, et al (2009) Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. *Tree Physiol* 29:1011–1020. doi: 10.1093/treephys/tpp035
- Fonti P, García-González I (2008) Earlywood vessel size of oak as a potential proxy for spring precipitation in mesic sites. *J Biogeogr* 35:2249–2257. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.01961.x
- Fonti P, Treydte K, Osenstetter S, et al (2009) Frequency-dependent signals in multi-centennial oak vessel data. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 275:92–99. doi: 10.1016/j.palaeo.2009.02.021
- Gärtner H, Nievergelt D (2010) The core-microtome: A new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters. *Dendrochronologia* 28:85–92. doi: 10.1016/j.dendro.2009.09.002
- González IG, Eckstein D (2003) Climatic signal of earlywood vessels of oak on a maritime site. *Tree Physiol* 23:497–504
- Granda E, Alla AQ, Laskurain NA, et al (2018) Coexisting oak species, including rear-edge populations, buffer climate stress through xylem adjustments. *Tree Physiol* 38:159–172. doi: 10.1093/treephys/tpx157
- Hacke UG, Spicer R, Schreiber SG, Plavcová L (2017) An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant Cell Environ* 40:831–845. doi: 10.1111/pce.12777
- Heinrich I, Gärtner H (2008) Variations in Tension Wood of Two Broad-Leaved Tree Species in Response to Different Mechanical Treatments: Implications for Dendrochronology and Mass Movement Studies. *Int J Plant Sci* 169:928–936. doi: 10.1086/589695
- Klímeš J, Hartvich F, Tábořík P, et al (2017) Studies on selected landslides and their societal impacts: activity report of the Prague World Centre of Excellence, Czech Republic. *Landslides* 14:1547–1553. doi: 10.1007/s10346-017-0837-4
- Pallardy SG (2008) *Physiology of Woody Plants*. Elsevier
- Sperry JS, Meinzer FC, McCulloh KA (2008) Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant Cell Environ* 31:632–645. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x
- St. George S (2010) Dendrohydrology and Extreme Floods Along the Red River, Canada. In: Stoffel M, Bollschweiler M, Butler D, Luckman B (eds) *Tree Rings and Natural Hazards*, Advances in Springer, Dordrecht, pp 277–279
- Trnka M, Brázdil R, Možný M, et al (2015) Soil moisture trends in the Czech Republic between 1961 and 2012. *Int J Climatol* 35:3733–3747. doi: 10.1002/joc.4242
- von Arx G, Crivellaro A, Prendin AL, et al (2016) Quantitative Wood Anatomy-Practical Guidelines. *Front Plant Sci* 7:781. doi: 10.3389/fpls.2016.00781
- Wertz EL, St. George S, Zeleznik JD (2013) Vessel anomalies in *Quercus macrocarpa* tree rings associated with recent floods along the Red River of the North, United States. *Water Resour Res* 49:630–634. doi: 10.1029/2012WR012900

C u r r i c u l u m V i t a e

J A N T U M A J E R

Born: 7. 3. 1989 in Mladá Boleslav, Czech Republic

Email: tumajer1@email.cz

ORCID: 0000-0002-7773-7081

EDUCATION

Doctoral study: Physical geography and Geoecology Faculty of Science, Charles University	Since 2013
Master study: Physical geography and Geoecology Faculty of Science, Charles University	2011 - 2013
Bachelor study: Geography and Cartography Faculty of Science, Charles University	2008 - 2011

EMPLOYMENT

Charles University, Faculty of Science, Department of Physical geography and Geoecology Researcher	Since 2017
IFER – Institute of Forest Ecosystem Research Research assistant	Since 2014

RESEARCH PROJECTS

<u>Technological Agency of the Czech Republic: TH02030686</u> Impact assessment of air pollution deposition and climate variability on forest ecosystem services and designing of adaptation measures to minimise these risk factors	2017-2020
<u>Ministry of Agriculture of the Czech Republic(NAZV): QK1710241</u> Optimization of management of forest restoration on sites affected by surface mining	2017-2019
<u>Grant Agency of Charles University: 996216</u> Factors influencing the apical growth of <i>Picea abies</i> at treeline ecotone and their imprint in wood anatomy	2016-2017
<u>Grant Agency of Charles University: 174214</u> Using vessel parameters of broadleaved species in the research of natural processes	2014-2016

PUBLICATIONS IN JOURNALS LISTED IN ISI WEB OF SCIENCE

(H-index=4, sum of times cited=34 in June 2018)

Cienciala E., Altman J., Doležal J., Kopáček J., Štěpánek P., Stáhl G., Tumajer J. (2018): Increased spruce tree growth in Central Europe since 1960s. **Science of the Total Environment** 619-620: 1637-1647.

Tumajer J., Treml V. (2017): Influence of artificial alteration of groundwater level on vessel lumen area and tree-ring width of *Quercus robur*. **Trees-Structure and Function** 31: 1945-1957.

Tumajer J., Altman J., Štěpánek P., Treml V., Doležal J., Cienciala E. (2017): Increasing moisture limitation of Norway spruce in Central Europe revealed by forward modelling of tree growth in tree-ring network. **Agricultural and Forest Meteorology** 247: 56-64.

Cienciala E., Tumajer J., Zatloukal V., Beranová J., Holá Š., Russ R. (2017): Recent spruce decline with biotic pathogen infestation as a result of interacting climate, deposition and soil variables. **European Journal of Forest Research** 136: 307-317.

Altman J., Fibich P., Šantrůčková H., Doležal J., Štěpánek P., Kopáček J., Hůnová I., Oulehle F., Tumajer J., Cienciala E. (2017): Environmental factors exert strong control over the climate-growth relationships of *Picea abies* in Central Europe. **Science of Total Environment** 609: 506-516.

Tumajer J., Treml V. (2016): Response of floodplain pedunculate oak (*Quercus robur* L.) tree-ring width and vessel anatomy to climatic trends and extreme hydroclimatic events. **Forest Ecology and Management** 379: 185-194.

Cienciala E., Russ R., Šantrůčková H., Altman J., Kopáček J., Hůnová I., Štěpánek P., Oulehle F., Tumajer J., Stahl G. (2016): Discerning environmental factors affecting current tree growth in Central Europe. **Science of the Total Environment** 573: 541-554.

Tumajer J., Treml V. (2015): Reconstruction ability of dendrochronology in dating avalanche events in the Giant Mountains, Czech Republic. **Dendrochronologia** 34: 1-9.

Tumajer J., Burda J., Treml V. (2015): Dating of rockfall events using vessel lumen area in *Betula pendula*. **IAWA Journal** 36(3): 286-299.

Tumajer J., Treml V. (2013): Meta-analysis of dendrochronological dating of mass movements. **Geochronometria** 40: 59-76.

ADDITIONAL PUBLICATIONS IN JOURNALS LISTED IN SCOPUS DATABASE

(H-index=4, sum of times cited=42 in June 2018)

Tuomasjukka D., Martire S., Lindner M., Athanassiadis D., Kühmaier M., Tumajer J., Vis M., Spinelli R., Dees M., Prinz R., Routa J., Asikainen A. (2018): Sustainability impacts of increased forest biomass feedstock supply – a comparative assessment of technological solutions. **International Journal of Forest Engineering**. doi.org/10.1080/14942119.2018.1459372.

Tumajer J., Burda J. (2013): Landslide-induced changes of vessel shape in *Betula pendula* Roth. – A preliminary study. **AUC-Geographica** 48(1): 59-68.

ACTIVE CONFERENCE PARTICIPATION (ORAL PRESENTATIONS)

<u>TRACE 2018 - Greifswald, Germany</u> Studying wood anatomical response of <i>Betula pendula</i> to mechanical disturbance - experimental approach	2018
<u>TRACE 2017 -Kaliningrad, Russia</u> Decline in groundwater level has a common response in wood anatomy, but individualistic response in tree-ring widths in <i>Quercus robur</i>	2017
<u>TRACE 2016 - Bialowieza, Poland</u> Different response of tree-ring widths and vessel lumen area of <i>Quercus robur</i> to recent changes in hydroclimatic conditions.	2016
<u>European Dendroecological Fieldweek - Zawoja, Poland</u> Signals in tree-ring width and vessel lumen area chronologies of floodplain <i>Quercus</i> sp.	2015
<u>TRACE 2015 - Sevilla, Spain</u> Testing the potential of VLA changes in <i>Betula pendula</i> for dating of rockfall events	2015
<u>Morušky - conference for young researchers working in Giant Mts.</u> Dendrochronological dating of avalanche falls in the Důl Bílého Labe valley	2012
<u>Dendrofórum - meeting of Czech dendrochronologists</u> Tvar cév břízy bělokoré jako indikátor svahové disturbance	2012

COURSES

<u>Statistics in Dendrochronology 2.0</u>	2016
<u>Quantitative wood anatomy - from Sample to Data</u>	2014

Prague, 27. 6. 2018
Jan Tumajer