ACTA FACULTATIS FORESTALIS (1)
ZVOLEN 2017

PRIEDUCHOVÉ CHARAKTERISTIKY BUKA LESNÉHO S RÔZNYM PÔVODOM

Peter P E T R Í K , Alena K O N Ô P K O V Á , Daniel K U R J A K

Peter Petrík, Alena Konôpková, Daniel Kurjak: Prieduchové charakteristiky buka lesného s rôznym pôvodom. Acta Facultatis Forestalis, Zvolen.

Predkladaná práca sa zaoberá hodnotením vnútrodruhových rozdielov prieduchových charakteristík buka lesného (*Fagus sylvatica*). Hodnotených bolo 12 proveniencií pochádzajúcich z viacerých európskych krajín (Nemecko, Francúzsko, Luxembursko, Poľsko, Veľká Británia, Slovinsko a Rakúsko), rastúcich na výskumnej ploche Tále pri Zvolene. Koloidovou metódou boli odobrané odtlačky, z ktorých bolo stanovených viacero morfologických charakteristík: hustota prieduchov (SD), dĺžka (L_A) a šírka (W_A) zatváracích buniek. Z nameraných údajov bol odvodený index potenciálnej vodivosti (PCI). Následne sme testovali závislosť priemerných hodnôt jednotlivých znakov na geografických a klimatických charakteristikách miesta pôvodu proveniencií. Z výsledkov vyplýva, že potenciálna vodivosť (PCI) stúpa s množstvom zrážok počas najsuchšieho mesiaca v mieste pôvodu (BIO14) a PCI taktiež stúpa s množstvom zrážok počas najsuchšieho štvrťroka (BIO17). Priemerná hustota prieduchov stúpa so zvyšujúcim sa množstvom zrážok za najchladnejší štvrťrok (BIO19). Z výsledkov taktiež vyplýva že vzdialenosť od postglaciálneho refúgia buka lesného má vplyv na hustotu prieduchov. Porovnávali sme taktiež slnné a tienne listy. Hustota prieduchov na tiennych listoch je vo všetkých prípadoch nižšia ako pri slnných listoch. Významné vzťahy s podmienkami v mieste pôvodu sme však zistili len na slnných listoch.

Kľúčové slová: *Fagus sylvatica*, provenienčný pokus, hustota prieduchov, index potenciálnej vodivosti

ÚVOD

Buk lesný (*Fagus sylvatica*) je druh relatívne citlivý na sucho. Vyskytuje sa v strednej a západnej Európe, je rozšírený taktiež na juh do stredomoria, kde je viazaný na horské regióny v ktorých je nedostatok zrážok. Spoločenstvá na týchto stanovištiach môžeme považovať za relikty, ktoré existujú na hranici ekologických potrieb (Garcia-Plazaola a Becerril 2000). V nasledujúcich decéniách očakávame zvýšenie globálnych priemerov teplôt a dlhšie obdobia sucha v letných mesiacoch (Schär et al. 2004). Sucho je jeden z najvýznamnejších limitujúcich faktorov fotosyntézy, pretože spôsobuje uzatváranie prieduchov, ktoré sa nachádzajú na asimilačných orgánoch rastlín. Prieduch je mikroskopický pór na povrchu listov, cez ktorý dochádza k interakcii s vonkajším prostredím a pár špecializovaných buniek, ktoré tento pór ohraničujú. Zatváracie bunky reagujú na prostredie zmenou veľkosti prieduchovej štrbiny a tým regulujú príjem CO_2 aj vodný režim rastliny.

Pri momentálnych globálnych klimatických zmenách je výskum prieduchov veľmi aktuálny. Hustota prieduchov, rozmery jednotlivých prieduchov, ako aj odvodené charakteristiky sú pomerne jednoducho merateľné veličiny s jednotnou metodikou merania. Tieto charakteristiky sa u jednotlivých genotypov buka líšia (Denk 2003). To poukazuje na fakt, že rastliny sa v tomto smere dokážu adaptovať na vplyv prostredia. Napríklad, veľkosť prieduchov je menšia, hustota prieduchov je väčšia a ovládanie prieduchov je oveľa citlivejšie v arídnom prostredí. Taktiež bolo dokázané že hustota prieduchov, ich funkčnosť a fluorescenčné parametre závisia od veku listu (Nesterenko et al. 2006). Ďalšou stratégiou rastlín pri adaptácií na vlastnosti prostredia je možnosť prispôsobiť veľkosť prieduchu a hustotu prieduchov počas vývinu listu (Hamanishi et al. 2012). Rastliny sú tak schopné kontrolovať vodnú bilanciu a optimalizovať schopnosť fotosyntézy s dostupnou zásobou vody (Casson and Gray 2008). Z tohto pohľadu môžu byť prieduchové charakteristiky indikátorom fyziologického stavu rastliny. Tieto zákonitosti taktiež priamo ovplyvňujú fyziológiu, možnosť adaptácie voči nepriaznivým činiteľom a aj celkovú produkčnú schopnosť dreviny. Prieduchové charakteristiky však vykazujú veľkú variabilitu, pričom sa môže jednať o veľkosť, hustotu a reakciu jednotlivých buniek pri výmene plynov na viacerých úrovniach či už na úrovni listu alebo celého jedinca. Zistenie prieduchových charakteristík je dôležité pre identifikáciu jedincov odolných voči suchu. Pri výbere sadbového materiálu je ťažké nájsť optimálnu rovnováhu medzi charakteristikami, ktoré umožnia rastline šetriť vodu a medzi charakteristikami, ktoré maximalizujú produkciu. Legislatíva zatiaľ prenos rastlinného materiálu nepovoľuje, je to však jedno z najčastejších diskutovaných opatrení zmierňovania dopadov zmeny klímy na lesné porasty. Preto je dôležité získať čo najviac poznatkov o fyziologickej reakcii proveniencií po presune do iných podmienok. Nie je totiž samozrejmé, že odlišné prieduchové charakteristiky si napr. jedince z arídnych oblastí zachovajú aj po prenose do miernejších podmienok. Cieľom práce preto bolo zistiť, či sa vybrané prieduchové charakteristiky líšia u rôznych proveniencií buka lesného aj po prenose na rovnakú plochu. Hypotézou je, že existuje závislosť medzi hodnotami jednotlivých prieduchových charakteristík a klimatickými resp. geografickými charakteristikami pôvodných stanovíšť príslušných proveniencií.

Dospelý strom má veľké množstvo listov, ktoré potrebujú slnečné žiarenie aby na nich mohla prebiehať fotosyntéza. Strom preto organizuje svoje listy tým že mení ich pozíciu, veľkosť a štruktúru (Tab. 1). Typické hodnoty hustoty prieduchov sa môžu pohybovať medzi 100 až 1000 prieduchov na milimeter štvorcový. To závisí od druhu a od podmienok prostredia počas vývinu jedinca. Hustota prieduchov stúpa od bázy listu po vrchol listu a taktiež stúpa od stredovej žilnatiny po okraje listu. Na druhoch kde sa vytvárajú prieduchy na oboch stranách listy je rozmiestenie prieduchov viac uniformné ako u listov kde sú prieduchy len na jednej strane. Hustota prieduchov stúpa od bazálnej časti rastliny po vrchol, resp. po vzdialené konce konárov. Ďalším cieľom bolo preto porovnanie prieduchových charakteristík u slnných a tiennych listov.

Tabuľka 1: Rozdiely medzi slnnými a tiennými listami.

Slnné listy	Tienne listy
• Menšie listy	• Veľké listy
• Krátke stopky	• Dlhé stopky
• Listy/stopky s červeným pigmentom	• Listy zelené
• Hrubá kutikula	• Tenká kutikula
• 2-3 vrstvy palisádového parenchýmu	• 1 vrstva palisádového parenchýmu
• Hrubé listy	• Tenké listy
• Väčšina chloroplastov v palisádovom parenchýme	• Chloroplasty sú rovnomerne rozložené v palisádovom a špongiovitom parenchýme
• Vysoký kompenzačný bod	• Nízky kompenzačný bod

MATERIÁL A METÓDY

Rastlinný materiál bol odobratý na provenienčnej výskumnej ploche Tále (48°38´ s. z. š, 19°02´ v. z. d., 810 m n. m.), ktorá vznikla v roku 2000 ako súčasť európskeho experimentu. V lokalite boli vysadené dvojročné sadenice 32 proveniencií buka lesného z lokalít, ktoré kopírujú areál jeho rozšírenia v Európe. Vysadené boli v troch blokoch s náhodným rozmiestnením plôch. Na každej ploche bolo vysadených 50 jedincov v spone 2×1 m. Z celkového počtu 32 proveniencií sme v našej práci použili 12 (Tab. 2). Hlavným kritériom pre výber bola nadmorská výška, pričom sme sa snažili rovnomerne pokryť celý rozsah výskytu buka.

Tabuľka 2: Geografické a klimatické údaje pôvodných stanovíšť jednotlivých proveniencií (PV).

PV	Long	Lat	Alt	Tavg	T59	Pavg	P59	BIO8	BIO13	BIO14	BIO16	BIO17	BIO19
05FR	1,15	48,37	180	10,02	15,7	670	271	3,9	65	49	189	152	178
03FR	3,1	49,25	140	9,99	15,84	641	283	16,7	59	43	172	135	158
12LX	6,2	49,67	400	8,60	14,92	866	365	1,9	86	57	242	186	221
17UK	-3,42	57,67	10	8,23	12,7	671	303	13,4	76	38	201	125	157
26DE	10,67	53,65	55	8,33	15	678	319	16,5	73	40	209	132	156
30DE	12,42	52,05	140	8,57	15,56	558	282	17,1	65	34	185	109	117
35AT	14,1	47,72	1250	2,35	9,2	1495	779	11,4	184	86	528	287	320
36AT	14,85	47,53	1100	2,94	9,96	1168	648	13	152	61	437	199	203
39PL	19,17	49,83	450	6,31	13,88	903	533	16,1	131	44	360	137	145
43PL	22,82	49,25	900	6,34	14,12	762	433	15,5	105	39	290	123	135
53SI	14,38	45,63	1000	7,53	14,38	1346	577	8,3	143	86	410	264	291
55SI	14,35	45,73	1040	8,07	14,98	1345	586	8,6	141	84	408	260	286

Long zemepisná dĺžka (°), *Lat* zemepisná šírka (°), *Alt* nadmorská výška (m n. m.), *Tavg* priemerná ročná teplota (°C), *T59* priemerná teplota počas vegetačnej sezóny (máj–september) (°C), *Pavg* priemerný ročný úhrn zrážok (mm), *P59* priemerný úhrn zrážok počas vegetačnej sezóny (mm), *BIO8* priemerná teplota počas najvlhšieho štvrťroka (°C), *BIO13* úhrn zrážok počas najvlhšieho mesiaca (mm), *BIO14* úhrn zrážok počas najsuchšieho mesiaca (mm), *BIO16* úhrn zrážok počas najvlhšieho štvrťroku (mm), *BIO17* úhrn zrážok počas najsuchšieho štvrťroku (mm), *BIO19* úhrn zrážok počas najchladnejšieho štvrťroku (mm).

Z každej proveniencie sme vybrali po tri stromy z dvoch blokov. Z každého jedinca sme odobrali list z oslnenej časti koruny a zo spodnej časti koruny. Na spodnú stranu listu sme aplikovali priesvitný lak na nechty s lycrou. Po zaschnutí sme vrstvu laku prelepili priesvitnou lepiacou páskou. Tú sme plynulým rýchlym pohybom strhli a nalepili na podložné sklíčko. Vzorky boli odfotené pod mikroskopom Olympus BX50 pomocou fotoaparátu Canon DS126491 (Canon Inc., Japonsko) a ďalej spracované v programe NIS Elements AR 3.0 (Laboratory Imaging, Česká republika). Hustota prieduchov (SD) bola zistená na dvoch plochách 500×500 µm a prepočítaná na 1 mm^2 pri zväčšení 20×10. Dĺžka (L_A) a šírka (W_A) zatváracích buniek bola meraná na 15 prieduchoch na jednom odtlačku pri zväčšení 40×10. Z vyššie uvedených charakteristík bol odvodený index potenciálnej vodivosti (potential conductance index):

$$PCI = L_A^2 \times SD \times 10^{-4}$$ (Stojnić et. al. 2015)

L_A – dlžka zatváracích buniek
SD – hustota prieduchov

VÝSLEDKY

Regresnú analýzu sme robili pomocou softvéru R 3.1.2 (R Core Team, Austria). Pre zhodnotenie vzťahov sme použili lineárnu a kvadratickú analýzu, hodnotené boli všetky parametre z tab. 2 (geografické a klimatické faktory) voči prieduchovým charakteristikám (SD, LA, PCI). Všetky vzťahy s hladinou významnosti *p* nižšou ako 0,05 sa nachádzajú v tab. 3.

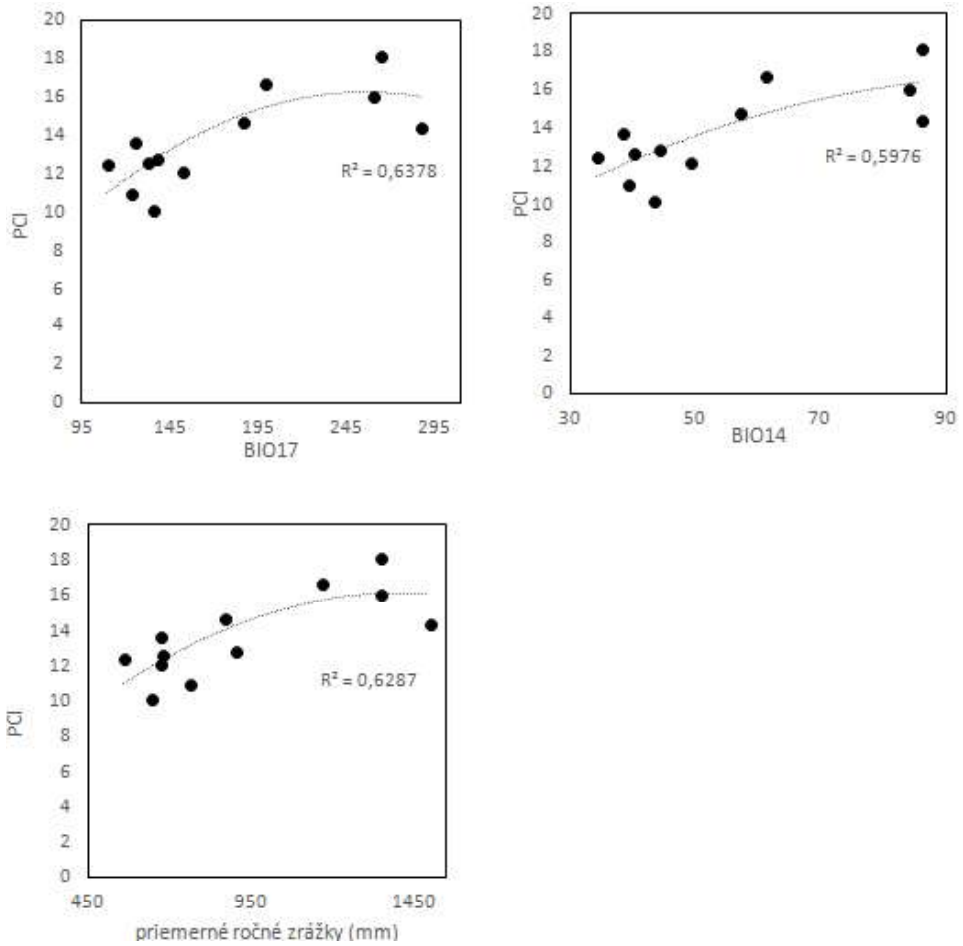
Z rozsiahleho množstva porovnávaných klimatických faktorov sú na obr. 1 prezentované štatisticky významné vzťahy s najvyššími hodnotami R^2. Vzťahy medzi zrážkami v mieste pôvodu proveniencií a prieduchovou vodivosťou majú najvyššiu mieru tesnosti. Z analýzy môžeme vyvodiť, že existuje vzťah medzi množstvom zrážok v mieste pôvodu proveniencií a prieduchovou vodivosťou. Buk z oblastí s vyšším množstvom zrážok dokáže vytvoriť viac prieduchov a tým aj zvýšiť svoju potenciálnu vodivosť a to v priemere až o 30%.

Vzťahy medzi teplotnými klimatickými faktormi a prieduchovými charakteristikami neboli štatisticky významné. Taktiež nadmorská výška nie je štatisticky významný faktor vo vzťahu k prieduchovým charakteristikám okrem LA (R^2=0,37).

Tabuľka 3: Lineárne a kvadratické regresie medzi prieduchovými charakteristikami slnných listov a geografickými resp. klimatickými parametrami v mieste pôvodu proveniencií.

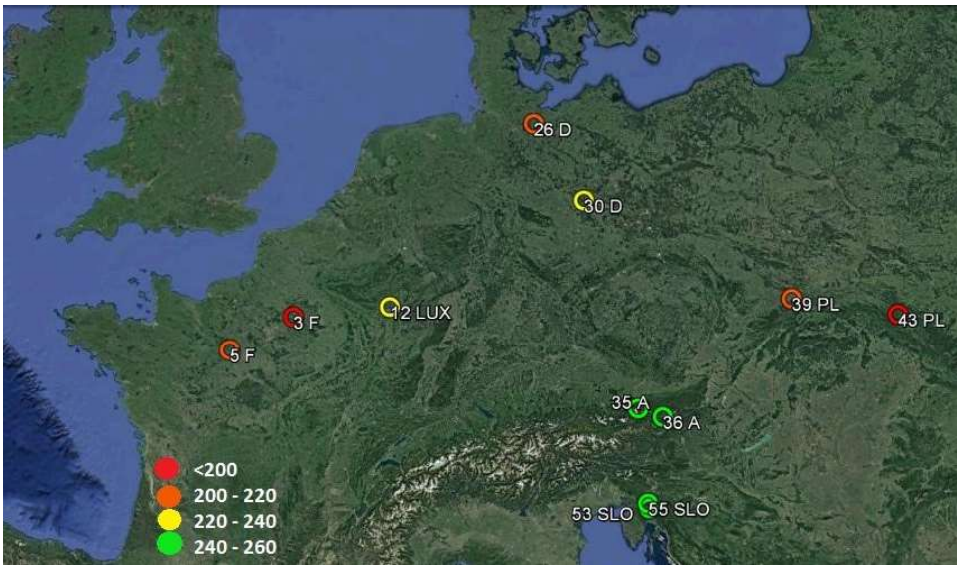
	Lineárny model			Kvadratický model	
	R^2	**p**	**slope**	**R^2**	**p**
PCI					
BIO17	0,571	0,004	0,028	0,638	0,010
Pavg	0,585	0,004	0,006	0,629	0,012
BIO14	0,585	0,004	0,091	0,598	0,017
BIO19	0,524	0,008	0,025	0,576	0,021
Lat	na	na	na	0,567	0,023
BIO8	na	na	na	0,562	0,024
BIO16	0,440	0,019	0,013	0,492	0,047
BIO13	0,429	0,021	0,037	0,486	0,050
P59	0,397	0,028	0,009	na	na
Z	0,367	0,037	0,003	na	na
SD					
BIO19	0,459	0,016	0,251	na	na
BIO17	0,441	0,018	0,266	na	na
BIO14	0,415	0,024	0,818	na	na
Pavg	0,414	0,024	0,050	na	na
Lat	na	na	na	0,514	0,039
BIO8	na	na	na	0,487	0,049
LA					
precavg	0,381	0,032	0,002	0,527	0,034
Lat	0,380	0,033	-0,198	na	na
Alt	0,371	0,035	0,001	na	na
BIO14	0,370	0,036	0,034	na	na
BIO16	0,332	0,050	0,005	0,519	0,037
P59	na	na	na	0,488	0,049

Buk lesný sa šíril v postglaciáli do celej Európy z refúgia, ktoré sa nachádzalo na území dnešného Slovinska. Na obr. 3 vidieť, že vzdialenosť lokalít pôvodu od refúgia ovplyvňovalo hustotu prieduchov buka. Hustota prieduchov sa znižovala s narastajúcou vzdialenosťou od refúgia. Okrem vzdialenosti môžu hustotu prieduchov ovplyvňovať aj iné parametre (najmä klimatické), čo je predmetom ďalšieho výskumu.



Obrázok 1: Závislosť potenciálnej prieduchovej vodivosti (p<0,05) na BIO17 (úhrn zrážok za najsuchší štvrťrok), BIO14 (úhrn zrážok za najsuchší mesiac) a na priemerných ročných zrážkach.

Hustota prieduchov je u tiennych listov nižšia ako u slnných listov vo všetkých prípadoch (Tab. 3 a 4). Priemerne je hustota prieduchov na tiennych listoch nižšia o 30% oproti slnným listom. Hustota prieduchov stúpa od bazálnej časti rastliny po vrchol, resp. po vzdialené konce konárov. To je spôsobené zníženým vodným potenciálom. Znížený vodný potenciál stimuluje xerotypické znaky, napr. menšie epidermálne bunky, čo v konečnom dôsledku spôsobí zmenšenie vzdialenosti medzi prieduchmi, čoho výsledkom je zvýšená hustota prieduchov (Bebbington). U tiennych listov sme zaznamenali aj porovnateľne vyššiu variabilitu.



Obrázok 2: Pôvodná lokácia jednotlivých proveniencií a farebne zobrazená hustota prieduchov (SD) nameraná na ploche Tále. Rôzne farby označujú rôzne intervaly hodnôt.

Tabuľka 4: Merané prieduchové charakteristiky na slnných listoch u vybraných proveniencií.

PV	SD	L_A	W_A	PCI
03FR	164,31 ± 3,45	21,96 ± 0,23	7,14 ± 0,09	8,05 ± 0,26
05FR	206,67 ± 3,44	24,19 ± 0,25	7,47 ± 0,10	12,18 ± 0,32
12LX	241,00 ± 5,05	24,58 ± 0,26	7,13 ± 0,13	14,79 ± 0,46
17UK	256,33 ± 5,62	23,18 ± 0,29	6,92 ± 0,09	13,71 ± 0,37
26DE	216,00 ± 1,84	24,05 ± 0,21	7,22 ± 0,10	12,66 ± 0,28
30DE	221,33 ± 4,02	23,88 ± 0,29	7,30 ± 0,10	12,52 ± 0,27
35AT	250,00 ± 2,94	23,98 ± 0,27	6,74 ± 0,12	14,42 ± 0,31
36AT	244,33 ± 3,20	25,99 ± 0,32	7,85 ± 0,18	16,71 ± 0,47
39PL	215,33 ± 1,00	24,35 ± 0,26	7,41 ± 0,12	12,86 ± 0,26
43PL	186,00 ± 2,89	24,05 ± 0,36	6,86 ± 0,12	11,07 ± 0,41
53SI	248,00 ± 4,22	26,90 ± 0,34	7,28 ± 0,11	18,19 ± 0,57
55SI	258,67 ± 3,28	24,72 ± 0,31	7,39 ± 0,19	16,10 ± 0,50
SUM	225,95 ± 1,34	24,33 ± 0,09	7,22 ± 0,04	13,63 ± 0,14

SD – hustota prieduchov, L_A – dĺžka zatváracích buniek, W_A – šírka zatváracích buniek, PCI – index potenciálnej vodivosti.

Tabuľka 5: Merané prieduchové charakteristiky na tiennych listoch vybraných proveniencií.

PV	SD	L_A	W_A	PCI
03FR	191,67 ± 3,47	23,18 ± 0,21	7,30 ± 0,09	10,24 ± 0,21
05FR	152,00 ± 2,32	22,46 ± 0,18	7,18 ± 0,09	7,71 ± 0,17
12LX	145,33 ± 3,12	23,29 ± 0,26	6,87 ± 0,10	8,06 ± 0,29
17UK	138,00 ± 2,47	23,41 ± 0,26	7,18 ± 0,11	7,57 ± 0,18
26DE	134,33 ± 1,43	22,40 ± 0,25	6,67 ± 0,07	6,78 ± 0,16
30DE	126,00 ± 2,04	22,00 ± 0,13	7,00 ± 0,11	6,12 ± 0,13
35AT	174,00 ± 3,45	22,84 ± 0,23	7,07 ± 0,08	9,11 ± 0,24
36AT	157,33 ± 1,06	22,75 ± 0,20	7,21 ± 0,10	8,21 ± 0,15
39PL	169,67 ± 3,48	23,03 ± 0,27	7,09 ± 0,11	9,08 ± 0,27
43PL	164,80 ± 3,88	24,39 ± 0,21	7,37 ± 0,10	9,97 ± 0,34
53SI	170,67 ± 2,43	23,28 ± 0,19	7,04 ± 0,10	9,32 ± 0,22
55SI	163,33 ± 2,46	23,48 ± 0,22	6,70 ± 0,14	9,04 ± 0,20
SUM	157,15 ± 0,96	23,02 ± 0,07	7,05 ± 0,03	8,41 ± 0,07

DISKUSIA

V štúdii na Mt. Moosilauke (44°01' s. z. š., 71°51' v. z. d., 1463 m n.m.) bolo dokázané, že existuje štatisticky významná závislosť medzi PCI a nadmorskou výškou. To platí u dvoch bylinných druhov: *Cornus canadensis, Dryopteris carthusiana*. U dvoch drevín (*Sorbus americana, Betula papyrifera*) zaznamenali stúpajúci trend PCI s rastúcou nadmorskou výškou, ale nepotvrdil sa štatistický významný vplyv nadmorskej výšky na hodnotu indexu potencionálnej vodivosti. Dĺžka zatváracích buniek bola vo vzťahu s nadmorskou výškou u všetkých štyroch druhov (Holland a Richardson 2007). Podobné výsledky potvrdila aj naša práca. Hustota prieduchov bola veľmi variabilná, podobne ako v našej práci a nepreukázala sa významná závislosť medzi nadmorskou výškou a hustotou prieduchov. Našou cieľovou drevinou bol buk lesný, no vidíme že jednotlivé prieduchové charakteristiky sa správajú podobne aj u iných druhov. Naopak, v štúdii v Kordillerách sa preukázalo, že neexistuje závislosť medzi PCI a nadmorskou výškou. Autori zistili, že závislosť existuje, len ak hodnotia listy s plochou menšou ako 23 cm^2 a hodnoty u menších listov sú diametrálne odlišné od tých väčších (Baresch et al. 2010). V našom prípade boli všetky listy približne rovnakej veľkosti a teda výsledky nie sú ovplyvnené nehomogénnou veľkosťou. Štúdia v Číne na Changbai Mountain (41°23′–42°36′ s. z. š., 126°55′–129°00′ v. z. d.) preukázala, že dĺžka zatváracích buniek koreluje s nadmorskou výškou drevín. Jednotlivé jedince vyberali náhodne, takže hodnotený bol mix drevín: *Quercus mongolic, Pinus koraiensis, Abies nephrolepis, Picea jezoensis, Betula ermanii, Larix olgensis.* Vyhodnocovali dĺžku zatváracích buniek za rastliny ako celok, ďalej len za dreviny a len

za byliny spolu s krami. U bylín nebola preukázaná korelácia medzi dĺžkou zatváracích buniek a nadmorskou výškou (Wang et. al. 2014). V našej práci majú vzťahy rovnaký charakter ako u spomínaných prác, ale dôvod prečo to tak je, je rozdielny. Všetky tri štúdie sa zaoberali hodnotením vzoriek z drevín s lokálnym pôvodom, ktoré boli vystavené rozdielnym podmienkam prostredia a to pravdepodobne ovplyvnilo ich fenotyp. V našom prípade boli jedince vystavené rovnakým podmienkam prostredia a napriek tomu sa u nich prejavili rozdiely vo fenotype, ktoré sú podmienené rozdielnou genetickou výbavou. Podrobných fyziologických štúdií na proveniencných plochách je stále pomerne málo a ich prehľad uvádzame nižšie.

Sampaio *et al.* (2016) skúmali, či pôvod duba korkového ovplyvní dobu pučania. Zemepisná dĺžka a teplota pôvodného stanovišťa záporne korelovali s obdobím pučania. Proveniencie s pôvodom vo Východnej Európe a v Severnej Afrike boli najcitlivejšie na skorý mráz, pretože pučali ako prvé, ale taktiež mohli využiť dlhšie vegetačné obdobie. Tieto proveniencie by mohli byť využité v mediterárnom pásme kde by obišli suché obdobie cez leto a maximalizovali by produkciu na začiatku vegetačného obdobia. Nielsen a Jørgensen (2003) skúmali fenológiu a hrúbkový prírastok u proveniencií semenáčikov buka lesného ovplyvnené rozdielnymi pôdnymi podmienkami. Opísali trend medzi zvyšujúcou sa adaptibilitou na rôzne pôdne podmienky a narastajúci prírastok v smere od severozápadnej Európy po juhovýchodnú Európu. To naznačuje, že materiál z južnej Európy by mohol byť atraktívny pre severské krajiny. Nemecká štúdia proveniencií buka lesného zistila že väčšina anatomických, odvodených hydraulických znakov dreva, a tiež niektoré znaky listov, sú ovplyvnené genetickými predispozíciami. Tieto predispozície vychádzajú z pôvodného stanovišta proveniencií a sú ovplyvnené vlhkostnými pomermi na pôvodných stanovištiach (Rose *et al.* 2009). V štúdii tiež zisťovali, ktoré proveniencie buka lesného sú tolerantné voči suchu. Zistili, že proveniencie z kontinentálnej klímy, kde je väčšia pravdepodobnosť na výskyt suchých období, sú lepšie prispôsobené na sucho, ako proveniencie z oceánskej klímy centrálneho Nemecka. Štúdia, ktorá skúmala reakciu proveniencií buka lesného z okrajových a centrálnych oblastí na sucho potvrdila, že okrajové proveniencie sú lepšie prispôsobené na sucho (Thiel et al. 2014). García a Becerril (2000) zistili, že zmeny v biochemickej a fyziologickej reakcii u viacerých proveniencií poukazujú na ich adaptáciu voči suchu. Tolerancia na stres zo sucha je pozorovaná ako morfologická adaptácia: napr. zmenšenie celkovej plochy listov a zvýšenie pomeru celkovej plochy listov ku množstvu koreňových vláskov.

ZÁVER

Štruktúra prieduchov na liste je ovplyvnená geneticky a zmena prieduchovej vodivosti koreluje so zmenou zrážok. Najviac túto zmenu ovplyvňujú zrážky počas najsuchšieho mesiaca. Toto obdobie je kritické pre tvorbu asimilačných orgánov a ovplyvňuje ich štruktúru. Tieto poznatky môžu pomôcť pochopiť, ako sa jedince prispôsobia zmenám vyplývajúcim z globálneho otepľovania. Na Slovensku zatiaľ prenos semenného materiálu legislatíva neumožňuje, ale o tejto otázke sa už v niektorých krajinách EÚ

v súčasnosti diskutuje. Spomínané reakcie drevín je však potrebné poznať, ak má byť takéto opatrenie zmierňovania dopadov klimatickej zmeny vôbec zvažované.

Ďalším zistením bolo že hustota prieduchov je na tiennych listoch vo všetkých prípadoch porovnateľne nižšia ako u slnných listov. Variabilita u slnných listov je nižšia a preto sú vhodnejšie pre porovnávanie prieduchových charakteristík medzi jednotlivými provenienciami. Z tohto dôvodu odporúčame pre obdobný výskum uprednostniť odober slnných listov príp. zvýšiť počet hodnotených jedincov a listov.

Poďakovanie

Uvedená práca vznikla s finančnou podporou projektov *VEGA č. 2/0034/14*, *APVV-0744-12* a *APVV-0480-12*.

LITERATÚRA

Baresch, A., Jaramillo, C., Madriñán, S., dostupné na: http://2010.botanyconference.org/engine/search index.php?func=detail&aid=195

Bebbington, A., dostupné na: http://www.saps.org.uk/saps-associates/browse-q-and-a/319 why-are-ivy-leaves--grown-in-the-shade-larger-in-area-but-lighter-in-terms-of-weight-than-leaves-grown-in-direct-sunlight

Casson, Stuart, and Julie E. Gray. "Influence of Environmental Factors on Stomatal Development." *New Phytologist* 178, no. 1 (April 2008): 9–23. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02351.x.

Denk, T. "Phylogeny of Fagus L. (Fagaceae) Based on Morphological Data." *Plant Systematics and Evolution* 240, no. 1–4 (September 1, 2003): 55–81. doi:10.1007/s00606-003-0018-x.

García-Plazaola, J.I., and J.M. Becerril. "Effects of Drought on Photoprotective Mechanisms in European Beech (Fagus Sylvatica L.) Seedlings from Different Provenances." *Trees* 14, no. 8 (August 2000): 485–90. doi:10.1007/s004680000068.

Hamanishi, E. T., B. R. Thomas, and M. M. Campbell. "Drought Induces Alterations in the Stomatal Development Program in Populus." *Journal of Experimental Botany* 63, no. 13 (August 1, 2012): 4959–71. doi:10.1093/jxb/ers177.

Holland, Nicholas, and Andrew D. Richardson. "Stomatal Length Correlates with Elevation of Growth in Four Temperate Species †." *Journal of Sustainable Forestry* 28, no. 1–2 (February 11, 2009): 63–73. doi:10.1080/10549810802626142.

Hultén, E. a Fries, M. (1986) Atlas of North European Vascular Plants: North of the Tropic ofCancer I-III Koeltz Scientific Books, Königstein, Germany.

Nesterenko, T. V., A. A. Tikhomirov, and V. N. Shikhov. "Ontogenetic Approach to the Assessment of Plant Resistance to Prolonged Stress Using Chlorophyll Fluorescence Induction Method." *Photosynthetica* 44, no. 3 (September 2006): 321–32. doi:10.1007/s11099-006-0031-8.

Nielsen, Christian Nørgård, and Finn Vanman Jørgensen. "Phenology and Diameter Increment in Seedlings of European Beech (Fagus Sylvatica L.) as Affected by Different Soil Water Contents: Variation between and within Provenances." *Forest Ecology and Management* 174, no. 1–3 (February 2003): 233–49. doi:10.1016/S0378-1127(02)00042-7.

Rose, Laura, Christoph Leuschner, Benjamin Köckemann, and Holger Buschmann. "Are Marginal Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Provenances a Source for Drought Tolerant Ecotypes?" *European Journal of Forest Research* 128, no. 4 (July 2009): 335–43. doi:10.1007/s10342-009-0268-4.

Sampaio, Teresa, Manuela Branco, Erwan Guichoux, Rémy J. Petit, João S. Pereira, Maria C. Varela, and Maria H. Almeida. "Does the Geography of Cork Oak Origin Influence Budburst and Leaf Pest Damage?" *Forest Ecology and Management* 373 (August 2016): 33–43. doi:10.1016/j.foreco.2016.04.019.

Schär, Christoph, Pier Luigi Vidale, Daniel Lüthi, Christoph Frei, Christian Häberli, Mark A. Liniger, and Christof Appenzeller. "The Role of Increasing Temperature Variability in European Summer Heatwaves." *Nature* 427, no. 6972 (January 22, 2004): 332–36. doi:10.1038/nature02300.

Stojnić, Srđan, Saša Orlović, Branislav Trudić, Uroš Živković, Georg von Wuehlisch, and Danijela Miljković. "Phenotypic Plasticity of European Beech (*Fagus Sylvatica* L.) Stomatal Features under Water Deficit Assessed in Provenance Trial." *Dendrobiology* 73 (March 3, 2015): 163–73. doi:10.12657/denbio.073.017.

Thiel, Daniel, Juergen Kreyling, Sabrina Backhaus, Carl Beierkuhnlein, Constanze Buhk, Kolja Egen, Gerhard Huber, Monika Konnert, Laura Nagy, and Anke Jentsch. "Different Reactions of Central and Marginal Provenances of Fagus Sylvatica to Experimental Drought." *European Journal of Forest Research* 133, no. 2 (March 2014): 247–60. doi:10.1007/s10342-013-0750-x.

Wang, Ruili, Guirui Yu, Nianpeng He, Qiufeng Wang, Fucai Xia, Ning Zhao, Zhiwei Xu, and Jianping Ge. "Elevation-Related Variation in Leaf Stomatal Traits as a Function of Plant Functional Type: Evidence from Changbai Mountain, China." Edited by Cheng–Sen Li. *PLoS ONE* 9, no. 12 (December 17, 2014): e115395. doi:10.1371/journal.pone.0115395.

Adresa autora:

Bc. Peter Petrík
Katedra integrovanej ochrany lesa a krajiny
Lesnícka fakulta
Technická univerzita vo Zvolene
Masarykova 24
960 53 Zvolen
Slovenská republika
e-mail: peterpetrik94@gmail.com

SUMMARY

This paper presents study of stomatal characteristics on European beech provenances, originating from Germany, France, Luxemburg, Poland, Great Britain, Slovenia and Austria. Seedlings were planted in research location Tále in central Slovakia. Samples were taken using the koloid method. These samples were used for measurement of morphological characteristic as stomatal density (SD), length (L_A) and width (W_A) of stomata guard cell. Potential conductance index (PCI) was calculated from listed characteristics. Subsequently we tested relationship between average values of stomatal characteristics and geographical and climatic conditions of place of origin. The results show that potential conductance increases with higher precipitation during driest month and it also increases with higher amount of precipitation during the driest quarter. Also it seems that distance from postglacial refugium of *Fagus sylvatica* may affect stomatal density. Mean stomatal density is greater with higher amount of precipitation during the coldest quarter of the year. We also compared sunny and shady leaves. Stomatal density of shady leaves is in all cases lower than stomatal density of sunny leaves.