

Vladimír Nečasný:

Struktura reakčního dřeva.

(Z biologického oddělení Dřevařského výzkumného ústavu v Bratislavě)

Jednou z málo nápadných, ale o to nepříjemnějších vad dřeva je t. zv. reakční dřevo. Vyskytuje se ve dvou formách: u listnatých dřevin v horní (dorsální) části nakloněných os jako stříbřitě bílé „tahové“ dřevo (foto 1), u jehličnatých ve spodní (ventrální) části nakloněných os jako tmavé „tlakové“ dřevo (foto 2). Za vadu je v obou případech považuje dřevařská praxe pro zřetelně odchylné vlastnosti fyzikální a mechanické. Ačkoliv jeho problematika biologická i technologická přilákala již řadu autorů, zůstávají stále ještě zejména otázky jeho vzniku a vývoje nedořešeny.

Starší theorie o bezprostředním vlivu tahového namáhání v jednom a tlakového v druhém případě neobstála kritice a byla nahrazena Münchovou (1938) hypotézou o reakci stromu na nepřirozenou polohu nakloněných os. Podle ní vytváří dřevina takové dřevo, které by bylo s to svými fyzikálně mechanickými vlastnostmi uvést z jakýchkoliv příčin nakloněnou osu zpět do přirozeného, negativně geotropického směru. Müncha v jeho domněnce utvrzovaly právě značně odlišné objemové změny tohoto dřeva. Vlastní mechanismus vzniku reakčního dřeva tím ovšem není vysvětlen a stejně tak důvody, proč jednou, u listnatých, má působit na svrchní straně a způsobovat aktivní tahové napětí, a po druhé, u jehličnatých, tlakové napětí a na spodní straně.

V uplynulém roce jsme se zabývali především studiem struktury a zejména submikroskopické struktury reakčního dřeva obou typů. Pro nedostatek místa tu podáváme jen přehled vykonané práce; podrobné zprávy budou uveřejněny postupně (Nečasný in litt. a, b, c).

Struktura blan vláknitých buněk z normálního dřeva.

Změny struktury, které charakterizují reakční dřevo obou typů, se projevují především ve vláknitých buňkách dřeva. Pro srovnání zrekapitulujeme dnešní poznatky o submikroskopické morfologii blan těchto buněk z normálního dřeva. Obojí, libriformní vlákna i tracheidy, se zásadně vyznačují touž jemnou strukturou, na kterou upozornili Kerr a Bailey (1934). Zdrěvnatělá blána buněčná se skládá (obr. 1A) ze dvou stěn: primární a sekundární. Důvodem pro takové rozdělení je jejich vzájemně rozdílná struktura. Primární stěna (foto 3) má trubicovitou strukturu (terminologie podle Frey-Wysslinga) s různosměrně propletenými fibrilami, jež vyhovuje plošnému růstu nelignifikované blány mladé buňky v kambiální zóně. Sekundární stěna, jež je produktem ztlšťovacího růstu blány buněčné v nejmladším dřevě, se vyznačuje vláknitou strukturou s fibrilami uloženými vzájemně rovnoběžně a odkloněnými o úhel Θ od osy buňky. Sekundární stěna blan vláknitých buněk se skládá pravidelně ze tří vrstev, lišících se navzájem úhlem odklonu svých fibril — úhly jsou na obr. 1 vyznačeny a jsou u normálních vláknitých buněk poměrně stálé.

Vnější a vnitřní vrstva je tenká a skládá se z fibril $\varnothing$ 300—600 Å, $\Theta = 45$ — 50° u listnatých, 65 — 85° u jehličnatých dřevin (foto 4). Střední vrstva je nejmohutnější a proto určuje fyzikální vlastnosti blány buněčné i její mikroskopickou strukturu (na př. směr ztenčení); v tracheidách jehličnatých dřev skládají fibrily obvykle větší svazky $\varnothing$ 3000—7000 Å, ($\Theta = 20$ — 30° v jarním a 6 — 16° v pozdním dřevě, u listnáčů průměrně $\Theta = 20$ — 35°), jež lze někdy při silném zvětšení

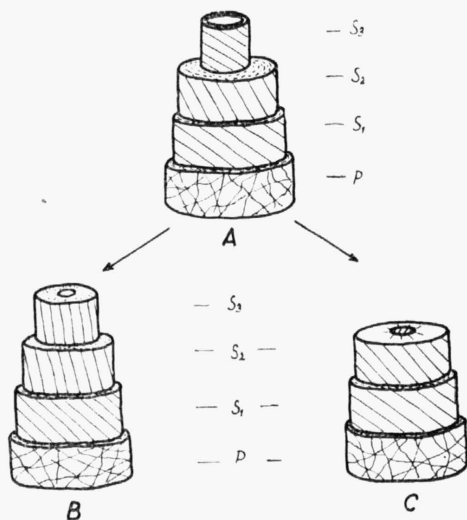
pozorovat i optickým mikroskopem. Záviticové výztuhy (spirály), vyskytující se v tracheidách některých dřevin, mají fibrily stejně odkloněny jako ve vnitřní vrstvě a proto je považujeme za její součást.

Submikroskopické prostory mezi fibrilami jsou více méně vyplněny ligninem, resp. hemicelulosami. Lignifikace jednotlivých vrstev, jak se zdá, je úměrná úhlu odklonu fibril.

Struktura reakčního dřeva

Reakční dřevo listnáčů. Proti vláknitým buňkám z normálního dřeva mají libriformní vlákna v reakčním dřevě listnáčů (foto 1) strukturu blány buněčné poněkud odlišnou (obr. 1B). Podle řady autorů (na př. D a d s w e l l

a W a r d r o p 1949 a j.) jsou tyto buňky delší a jejich blány, speciálně jejich sekundární stěny jsou podstatně méně lignifikovány. Nižší lignifikace blány buněčné se běžně vysvětluje přítomností „terciární lamely“ (Münc 1938 a j.). Na její morfologickou individualitu se usuzuje ze zřetelného ohraničení proti sekundární stěně (foto 5), z odlišného chemického charakteru a z odlišné orientace fibril ($\theta = 0-7^\circ$, foto 6). Výzkum ukázal, že lignifikace je přímo úměrná úhlu θ . Zároveň jsme konstatovali, že v reakčním dřevě se celulosní (nelignifikovaná nebo slabě lignifikovaná) vrstva nemusí omezovat jen na vnitřní vrstvu sekundární stěny. Často se odklon fibril z vnějšku blány buněčné dovnitř progresivně zmenšuje a s ním úměrně i její lignifikace. Je tedy celulosní, nelignifikovaná vrstva sekundární stěny libriformních vláken z reakčního dřeva listnáčů organickou součástí sekundární stěny, s níž



Obr. 1. Schema struktury blány buněčné vláknité buňky A — z normálního dřeva, B — z reakčního dřeva listnáčů, C — z reakčního dřeva jehličnatých. P — primární stěna, S — sekundární stěna: 1 — vnější vrstva, 2 — střední vrstva, 3 — vnitřní vrstva.

má i stejnou strukturu (vláknitou). Nelze ji proto považovat za morfologické individuum a označovat ji jako terciární lamelu. Změny a odchylky jemné struktury, jak jsme je tu stručně načrtli, nelze ovšem považovat prostě za přímý následek mechanického zásahu do růstu osy. Spíše bude třeba hledat jejich příčiny ve změněném zásobování postižené části kambia produkty látkového metabolismu.

Reakční dřevo jehličnatých. Jehličnaté dřeviny jako převážně homoxylické (v a n T i e g h e m 1900) mají elementy vodivé i mechanické zastoupeny jediným typem vláknitých buněk — tracheidami. Reakční dřevo se vyznačuje množstvím těchto elementů a výrazným zasílením (foto 7) a vyšší lignifikací jejich buněčných blan. Od tracheid z normálního dřeva, jejichž buněčné blány odpovídají strukturou známému schématu (obr. 1A), se tracheidy reakč-

ního dřeva liší mohutně vyvinutou střední vrstvou, při čemž vnitřní vrstva obvykle chybí (obr. 1C). Fibrily této střední vrstvy jsou více odkloněny od osy buňky ($\theta = 22 - 46^\circ$, při čemž hodnoty nižší platí pro letní dřevo, hodnoty vyšší pro jarní) a skládají mohutné svazky $\varnothing$ až 2μ (foto 8). Takové svazky lze už ovšem pozorovat optickým mikroskopem i při nevelkém zvětšení jako známé šikmé pruhování tracheid. Nesmí se však zaměňovat se závitnicovými výztuhami, protože ty nejsou v reakčním dřevě buď vůbec vyvinuty nebo jen nedokonale, stejně jako vnitřní vrstva.

Vztah mezi reakčním dřevem jehličnatých a listnatých dřevin

Z předešlého plyne, že reakční dřevo obou uvedených typů se navzájem, alespoň co do struktury, velmi podstatně liší. Jako společné znaky lze uvést, že v obou případech dochází k tvorbě makroskopicky odlišného dřeva především v $\pm$ nakloněných osách a že v oblasti reakčního dřeva nastává obvykle rozšíření letokruhů. Přechodné formy jsou časté. Rozlišující znaky srovnáváme v tab. 1.

Tabulka 1. Přehled znaků reakčního dřeva jehličnatých a listnatých dřevin

	D ř e v i n y			
	G y m n o s p e r m a e		A n g i o s p e r m a e	
	část osy		část osy	
	ventrální (reakční dřevo)	dorsální	ventrální	dorsální (reakční dřevo)
a) Zbarvení dřeva	tmavé	normální (bílé*)	normální	stříbřitě bílé
b) Vodivé elementy	zmnoženy	normální nebo málo potlačeny	nepatrně zmnoženy	potlačeny
c) Mechanické elementy			nepatrně potlačeny	zmnoženy
d) Délka buněk	kratší	málo delší	málo kratší	delší
e) Tvar mechan. buněk na průřezu	okrouhlý	norm. prav. hranatý	normální	normální - hranatý
f) Odklon fibril v sek. stěně proti norm.	větší	málo menší	málo větší	zcela malý
g) Lignifikace sek. stěny proti norm.	vyšší	nepatrně nižší	nepatrně vyšší	značně nižší
h) Střední vrstva	silně vyvinutá	normální	normální	často nezřetelná
i) Vnitřní vrstva	téměř vždy chybí	normální	normální	silně vyvinutá

*) „Weissholz“ podle M ü n c h a (1938).

Z takto sestaveného přehledu je vidět, že změny znaků v nakloněné ose nastávají vždy v témže smyslu bez ohledu na dřevinu; dřevina a struktura jejího dřeva je však rozhodující pro to, jaký typ reakčního dřeva vznikne. U Angiosperm vzniká reakční dřevo ve svrchní (dorsální) části za současného potlačení vodivých a bohatší tvorby mechanických elementů. U Gymnosperm, pokud nejsou heteroxylické, dochází k tvorbě reakčního dřeva ve spodní (ventrální) části, při čemž se zmnoží tracheidy jako buňky charakteru. Podle výsledků cizích (Wersching a Bailey 1942, Gouwentak 1936, 1940, Onaka 1949) i vlastních považujeme za opodstatněnou domněnku, že růstové látky jsou s to ovlivnit činnost kambia k bohatší tvorbě vodivých elementů v místech vyšší koncentrace, t. j. ve ventrální části nakloněných os, a k potlačení tvorby vodivých elementů v místech nižší koncentrace, t. j. v dorsální části. U Angiosperm se tato změna projeví tvorbou reakčního dřeva v dorsální části, u Gymnosperm, jejichž dřevo je složeno výhradně z vodivých elementů (tracheid), ve ventrální části nakloněných os. S koncentrací růstových látek pak ovšem souvisí i kvalita vznikajících buněčných blan vláknitých buněk, a to jak odklon jejich celulosových fibril, tak i lignifikace.

Došlo: 18. 5. 1955.

Adresa autora:

Dr. V. Nečesaný, Dřevársky výzkumný ústav, Bratislava IX, Lamačská 5.

Text k tabulkám VII. a VIII.

- 1 — *Fagus silvatica*: reakční dřevo (světlá část příčného řezu).
- 2 — *Picea excelsa*: reakční dřevo (tmavá část příčného řezu).
- 3 — *Acer campestre*: libriformní vlákno — primární stěna. Chromem stíněná replika. EM foto. Zvětšení udáno úsečkou.
- 4 — *Pinus divaricata*: Vnitřní vrstva buněčné blány tracheidy z normálního dřeva. Chromem stíněná replika. Osa buňky ↑. EM foto.
- 5 — *Acer campestre*: Typické reakční dřevo, šipky ukazují charakteristickou celulosní vnitřní vrstvu v libriformních vláknech. Příčný řez. Mikrofoto při zv. 600krát.
- 6 — *Acer campestre*: Libriformní vlákno z typického reakčního dřeva. Osa buňky ↑. Chromem stíněná replika. EM foto.
- 7 — *Pinus divaricata*: A - tracheidy normálního dřeva, B - tracheidy reakčního dřeva. Příčný řez. Mikrofoto při zv. 460krát.
- 8 — *Pinus divaricata*: vnitřní povrch buněčné blány tracheidy z reakčního dřeva, struktura odpovídá šikmému pruhování, pozorovatelnému opt. mikroskopem. Osa buňky ↗. Chromem stíněná replika. EM foto.

- Dadswell H. E., Wardrop A. B. 1949: What is Reaction Wood? *Aust. For.* 13 : 22—33.
- Gouwentak Cornelia A. 1936: Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. I. *Med. Landbouwhoogesch. Wageningen* 40 (3) : 1—23.
- Gouwentak Cornelia A. 1940: Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. II. *Ibid.* 44 (1) : 1—16.
- Kerr T., Bailey I. W. 1934: The Cambium and its Derivative Tissues. X. *J. Arnold Arb.* 15 : 327. Citace podle Trendelenburga — *Das Holz als Rohstoff*, 1939.
- Münch E. 1938: Statik und Dynamik des schraubigen Baues der Zellwand, besonders des Druck- und Zugholzes. *Flora* 132 : 357—424.
- Nečesaný V. in litt. a: Anatomie reakčního dřeva listnáců a submikroskopická morfologie jeho buněčných blan. *Přírodověd. Sb. Ostrav. kraje.*
- Nečesaný V. in litt. b: Submikroskopická morfologie buněčných blan reakčního dřeva jehličnatých. *Biológia (Bratislava).*
- Nečesaný V. in litt. c: Vztah mezi reakčním dřevem listnatých a jehličnatých dřevin: *Biológia (Bratislava).*
- Onaka F. 1949: Studies on Compression and Tension Wood. *Bull. Wood Res. Inst. Kyoto Univ.* 1 : 88. Ref. *Holzztbl.* 77 (1951) : 389.
- Tieghem P. van 1900 : Sur les Dicotylédones du groupe des Homoxylées. *J. Bot.* 14 : 259 až 297, 330—361. Citace podle Nováka F. A. — *Système Angiosperm*, Preslia 26 : 337 až 364.
- Wershing H. F., Bailey I. W. 1942: *J. Forest.* 40 : 411. Citace podle Dadswella a Wardropa 1949.

В. Нечесаны :

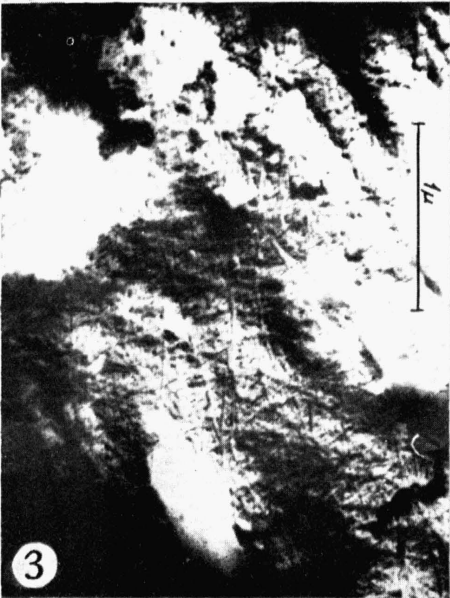
Строение реакционной древесины

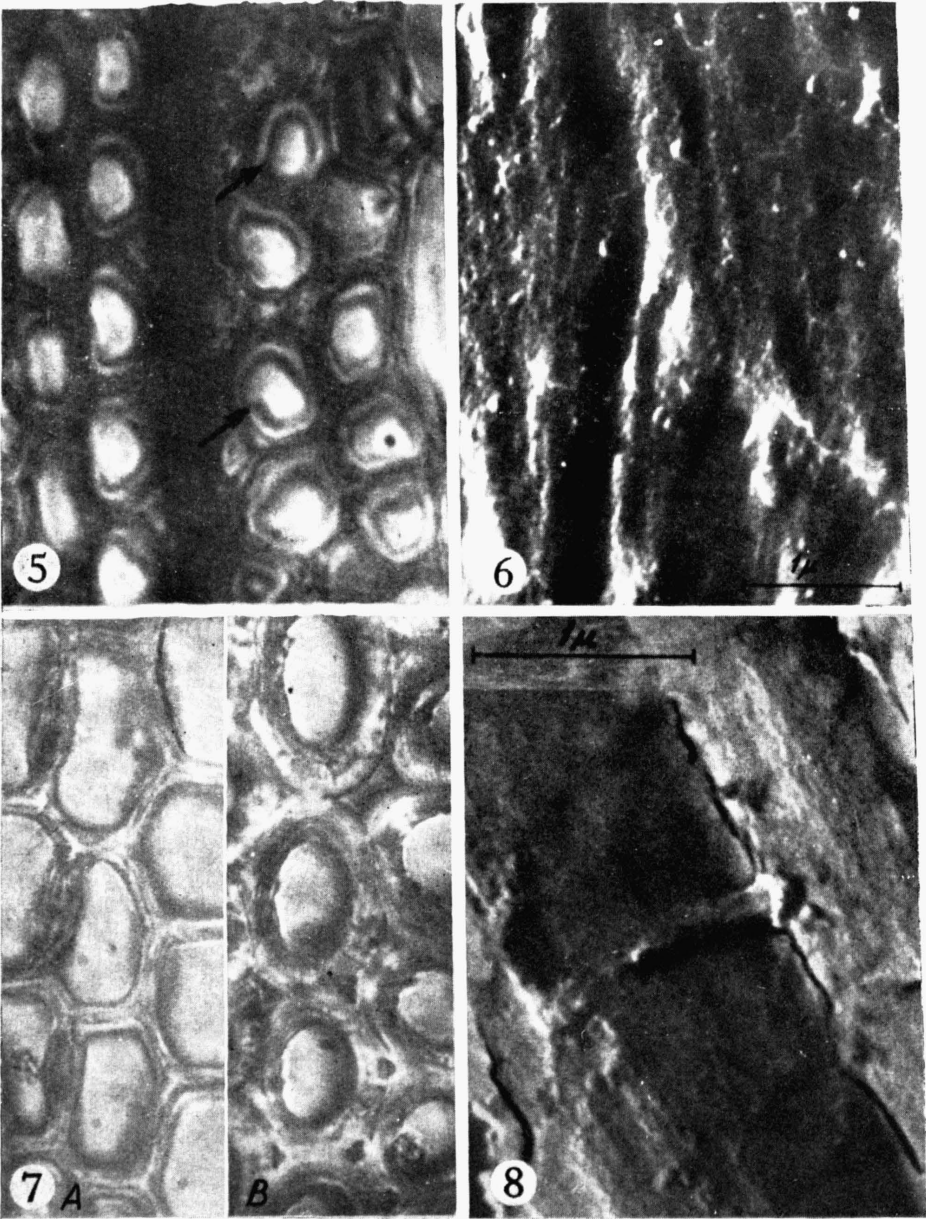
Указанная выше работа приносит обзор по изучению строения реакционной древесины. Из макроскопически, микроскопически и электроноптически наблюдаемых признаков обеих типов реакционной древесины (р. д. лиственных пород = «тяговая древесина», р. д. хвойных пород = «крень») следует, что действительной причиной образования реакционной древесины является различная деятельность камбия в дорзальной и вентральной частях наклоненных осей, вызванная повидимому различной концентрацией ростовых веществ в камбии. Строение древесины определяет развитие одного из обеих типов реакционной древесины. Подробные доклады, касающиеся этих результатов, следуют.

V. Nečesaný :

The structure of Reaction Wood

This work represents a review of results concerning the study on the structure of reaction wood. As concluded from the macroscopically, microscopically and electronoptically determined marks of both types of reaction wood (r. w. of hardwoods = "tension wood", r. w. of softwoods = "compression wood") the authentic cause of the formation of reaction wood is the different function of cambium in dorsal and ventral part of the inclined axis, caused probably by different concentration of growth stimulators in cambium. The structure of wood determines wheather the former or the latter type of reaction wood will be developed. The detailed reports on this results will follow.





V. Nečasný: Struktura reakčního dřeva.