

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Martina LAVRIČ

**KSILEMSKI TOK PUHASTEGA HRASTA (*Quercus
pubescens* Willd.) NA ZARAŠČAJOČIH KRAŠKIH
POVRŠINAH**

MAGISTRSKO DELO

Magistrski študij - 2. stopnja

Ljubljana, 2014

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Martina LAVRIČ

**KSILEMSKI TOK PUHASTEGA HRASTA (*Quercus pubescens* Willd.)
NA ZARAŠČAJOČIH KRAŠKIH POVRŠINAH**

MAGISTRSKO DELO
Magistrski študij - 2. stopnja

**SAP FLOW IN PUBESCENT OAK (*Quercus pubescens* Willd.) ON
ABANDONED KARST GRASSLANDS**

M. SC. THESIS
Master Study Programmes

Ljubljana, 2014

Magistrsko delo je zaključek Magistrskega študijskega programa 2. stopnje Agronomija. Delo je bilo opravljeno na Katedri za aplikativno botaniko, ekologijo, fiziologijo rastlin in informatiko.

Študijska komisija Oddelka za agronomijo je za mentorja magistrskega dela imenovala prof. dr. Dominika Vodnika in somentorja asist. dr. Mitjo Ferlana.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Marijana Jakše
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Član: prof. dr. Dominik Vodnik
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Član: asist. dr. Mitja Ferlan
Gozdarski inštitut Slovenije, Ljubljana

Član: prof. dr. Marina Pintar
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Datum zagovora:

Magistrsko delo je rezultat lastnega dela. Podpisana se strinjam z objavo svojega magistrskega dela na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je delo, ki sem ga oddala v elektronski obliki, identično tiskani verziji.

Martina LAVRIČ

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Du2
DK	UDK 581.11:581.5:582.632 (043.2)
KG	lesnate rastline/puhasti hrast/ <i>Quercus pubescens</i> /vodna bilanca/ksilemski tok/merilnik ksilemskega toka/zaraščajoče površine/kras
AV	LAVRIČ, Martina
SA	VODNIK, Dominik (mentor)/FERLAN, Mitja (somentor)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo
LI	2014
IN	KSILEMSKI TOK PUHASTEGA HRASTA (<i>Quercus pubescens</i> Willd.) NA ZARAŠČAJOČIH KRAŠKIH POVRŠINAH
TD	Magistrsko delo (Magistrski študij - 2. stopnja)
OP	XI, 50, [4] str., 8 pregl., 22 sl., 1 pril., 53 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AI	Na Podgorskem krasu, ki se nahaja na JZ delu Slovenije, ima na vegetacijo izreden vpliv razpoložljivost vode, ki je v tem okolju pogosto primankuje. V okviru naloge nas je zanimala regulacija vodne bilance pri vrsti puhasti hrast (<i>Quercus pubescens</i> Willd.), ki med lesnimi vrstami na tem območju prevladuje. Na raziskovalni ploskvi smo izbrali 6 solitarnih dreves pri katerih smo spremljali ksilemski tok z merilniki ksilemskega toka in sicer z metodo toplotnega razmerja oz. Heat Ratio Method. Vzporedno smo opravljali meritve indeksa listne površine in spremljali fenološki razvoj. Podatke o okoljskih parametrih smo pridobili iz mikrometeorološkega stolpa. Pri obdelavi podatkov smo uporabili vrednosti izmerjene od 1. aprila do 31. julija 2014. Ugotovili smo, da ima puhasti hrast pred začetkom vegetacije povratni ksilemski tok, ki se dogodi zaradi gradienta v vodnem potencialu med koreninami in talnimi plastmi koreninjenja, vendar je ta fenomen potrebno podrobneje raziskati in ovrednotiti. Z razvojem brstov je ksilemski tok spremenil smer in sledil fenološkemu razvoju. Indeks listne površine se je v času povečeval. Maksimalna izmerjena povprečna gostota toka je bila $5,52 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ in povprečna hitrost toka $4,49 \text{ cm h}^{-1}$. Ugotovili smo, da sta bila v preučevanem obdobju gostota in hitrost toka razmeroma dobro linearno povezani z deficitom vodne pare. Med gostoto ter hitrostjo toka in vsebnostjo vode v tleh, tokom CO_2 in evapotranspiracijo nismo zaznali značilne povezave. Za boljši vpogled v vodno bilanco puhastega hrasta, bi morali obdobje merjenja razširiti na celotno rastno sezono, po možnosti na več let, ki bi vključevala sušnejša in vlažnejša obdobja.

KEY WORDS DOCUMENTATION

- ND Du2
- DC UDC 581.11:581.5:582.632 (043.2)
- CX woody plants/pubescent oak/*Quercus pubescens*/water balance/xylem flow/sap flow gauge/abandoned karst grasslands
- AU LAVRIČ, Martina
- AA VODNIK, Dominik (supervisor)/FERLAN, Mitja (co-advisor)
- PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
- PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Agronomy
- PY 2014
- TY SAP FLOW IN PUBESCENT OAK (*Quercus pubescens* Willd.) ON
ABANDONED KARST GRASSLANDS
- DT M. Sc. Thesis (Master Study Programmes)
- NO XI, 50, [4] p., 8 tab., 22 fig., 1 ann., 53 ref.
- LA sl
- Al sl/en
- AB At the Podgorski Kras plateau, which is located in SW part of Slovenia, water availability has an enormous impact on vegetation. Droughts are frequent due to irregular precipitation and low water retention of the soil and bed-rock. In this thesis we were interested in how pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.), which dominates between woody species on this area, regulates its water balance. On the research plot we selected 6 solitary oaks, which were equipped with sap-flow gauges by the Heat Ratio Method. In parallel we also measured leaf area index and monitored phenological development. Data of meteorological parameters were obtained by micrometeorological tower. In this thesis data-frame from April 1 to July 31 2014 was evaluated. Sap flow measurements revealed reverse flow in xylem in early spring. This phenomenon, which originates from water potential gradients between roots and drier rooting horizons, should be further investigated and more thoroughly quantified. With development of buds, xylem sap flow changed direction and had increased following up leaf unfolding. This increase coincided well with the increase of leaf area index. The maximum measured averaged flow density was $5,52 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ and average flow velocity $4,49 \text{ cm h}^{-1}$. We found that, in the analyzed period, flow density and flow velocity are relatively well linearly related to the water pressure deficit. Between flow density and flow velocity and soil water content, flow of CO_2 and evapotranspiration we did not detect a significant relationship. In order to get a better insight into water balance of *Q. pubescens*, we must extend measurement period to the entire growing season, if possible over several years which would include dry and wet periods.

KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	III
KEY WORDS DOCUMENTATION	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VII
KAZALO SLIK	VIII
KAZALO PRILOG	X
SEZNAM OKRAJŠAV IN SIMBOLOV	XI
1 UVOD	1
1.1 POVOD	1
1.2 NAMEN NALOGE	1
1.3 DELOVNE HIPOTEZE	2
2 PREGLED OBJAV	3
2.1 VODNA BILANCA RASTLIN	3
2.1.1 Sprejem vode	3
2.1.2 Transport vode po rastlini	3
2.1.3 Oddajanje vode v atmosfero	5
2.2 HIDRAVLIČNE LASTNOSTI KSILEMA	5
2.3 HIDRAVLIČNE LASTNOSTI RODU <i>QUERCUS</i>	8
2.3.1 Hidravlične lastnosti in uravnavanje vodne bilance pri puhastem hrastu	9
2.4 PREGLED METOD ZA MERITEV KSILEMSKEGA TOKA	10
3 MATERIAL IN METODE	18
3.1 OBMOČJE RAZISKOVANJA	18
3.2 MERJENJE KSILEMSKEGA TOKA	18
3.2.1 Instalacija merilnikov ksilemskega toka po metodi HRM	18
3.2.2 Obdelava podatkov	23
3.2.2.1 Opis pridobivanja podatkov na terenu	24
3.3 INDEKS LISTNE POVRŠINE	25
3.4 FENOLOGIJA	26
3.5 METEOROLOŠKI PARAMETRI	27
3.6 STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV	27
4 REZULTATI	28
4.1 VREMENSKE RAZMERE	28
4.2 PRIMERJAVA SUROVIH PODATKOV GOSTOTE TOKA, INDEKSA LISTNE POVRŠINE IN FENOLOŠKEGA RAZVOJA MED OSEBKI PUHASTEGA HRASTA	29
4.3 POVEZAVA GOSTOTE TOKA VODE Z INDEKSOM LISTNE POVRŠINE IN FENOLOŠKIM RAZVOJEM	31
4.4 POVEZAVA MED EVAPOTRANSPIRACIJO, DEFICITOM VODNE PARE IN GOSTOTE TOKA VODE SKOZI KSILEM	32
4.5 POVEZANOST GOSTOTE IN HITROSTI KSILEMSKEGA TOKA Z DEFICITOM VODNE PARE NA 15 M IN VSEBNOSTJO VODE V TLEH	33

4.6 POVEZANOST EVAPOTRANSPIRACIJE IN TOKA CO ₂ Z GOSTOTO IN HITROSTJO KSILEMSKEGA TOKA.....	34
5 RAZPRAVA	36
5.1 KAKOVOST PODATKOV	36
5.2 GOSTOTA IN HITROST KSILEMSKEGA TOKA PRI PUHASTEM HRASTU	37
5.3 PREVERJANJE HIPOTEZ	38
6 SKLEPI	43
7 POVZETEK	44
8 VIRI	46
ZAHVALA	
PRILOGA	

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Hidravlična prevodnost ksilemskih elementov, maksimalna hitrost ksilemskega toka in premer ksilema v steblih različnih tipov rastlin (Lambers in sod., 2008: 188).....	6
Preglednica 2: Različni načini izražanja toka vode skozi ksilem (Tyree in Ewers, 1991; Larcher, 2003)	8
Preglednica 3: Opis različnih metod za merjenje ksilemskega toka (Smith in Allen, 1996)	11
Preglednica 4: Višina merilnikov ksilemskega toka na drevesih	20
Preglednica 5: Korekcijski faktorji s konstantnimi vrednostmi (program Sap flow tool)...	23
Preglednica 6: Korekcijski faktorji pridobljeni na terenu	23
Preglednica 7: Prikaz posameznih podrazredov z opisom in slikami znotraj fenofaze faza prvih listov (Vilhar in sod., 2013)	27
Preglednica 8: Povprečna in maksimalna gostota (F_d) ter hitrost (V_s) toka vode skozi ksilem za vse osebkne puhastega hrasta (H1-H6); $F_d > 0$, $V_s > 0$	29

KAZALO SLIK

Slika 1: Enodnevni potek ksilemskega toka v steblu (stem flow) in transpiracije (Tr) pri navadni smreki (<i>Picea abies</i>). Na abscisnih oseh sta predstavljena tok vode po ksilemu (Xylem water flow through the stem) (levo) in transpiracija (Canopy transpiration) (desno). Vložen graf predstavlja povezavo med povprečnim tokom vode po ksilemu (Xylem water flow) in transpiracije (Transpiration), ki prikazuje, da ksilemski tok sledi izgubljanju vode v procesu transpiracije (Larcher, 2003: 260).....	5
Slika 2: Prevodni les puhastega hrasta v vlažnostnih razmerah-namakano (levo) in v sušnih razmerah (desno); širina branike-TRW, širina pomladnega lesa-EWW, širina poletnega lesa-LWW (Eilmann in sod., 2009).....	10
Slika 3: Prikaz namestitve posameznih komponent pri metodi toplotne bilance stebela (Smith in Allen, 1996).....	12
Slika 4: Prikaz porazdelitve elementov pri metodi toplotne bilance debla; zgoraj: instalacija sistema v vodoravnem prerezu debla; spodaj: instalacija sistema na površini debla (Smith in Allen, 1996).....	13
Slika 5: Razporeditev sond pri metodi oddajanja toplote – Granier; pri instalaciji na terenu sta sondi celi nameščeni v notranjost beljave (Lu in sod., 2004).....	14
Slika 6: Prikaz razporeditve elementov pri metodi toplotnega pulza (Smith in Allen, 1996).....	15
Slika 7: Razporeditev elementov pri HRM metodi (ICT International, 2014).....	16
Slika 8: Izbrana raziskovalna ploskev in izbrani osebki puhastega hrasta (<i>Quercus pubescens</i> Willd.) z oznakami od H1 do H6.....	19
Slika 9: Odstranitev dela skorje in namestitve šablone za pomoč pri vrtanju lukenj.....	19
Slika 10: Vrtanje lukenj skozi šablono v beljavo debla.....	20
Slika 11: Merilne igle smo premazali s posebno silikonsko mastjo.....	21
Slika 12: Merilne igle smo namestili v izvrtane luknje.....	21
Slika 13: Namestitev merilnika ksilemskega toka in solarne celice.....	22
Slika 14: Postavitev skupnega napajanja električne energije za oskrbo baterij merilnikov ksilemskega toka.....	22
Slika 15: Vrtanje izvrtkov skozi deblo s Presslerjevim svedrom.....	24
Slika 16: Skica opravljanja meritev po protokolu za merjenje solitarnih dreves (levo); za vsako drevo smo določili obliko krošnje po vzorcu na sliki (desno), ki smo jo potrebovali pri obdelavi podatkov (LAI-2200 ..., 2012).....	25
Slika 17: Vremenske razmere na raziskovalni ploskvi od aprila do julija 2014; padavine (P), vsebnost vode v tleh (SWC), temperatura zraka na 2 m (T zrak) in temperatura tal na globini 10 cm (T tla) ter deficit vodne pare (VPD) na 2 in 15 m.....	29

Slika 18: Surovi podatki (sivo obarvanje) gostote vode skozi ksilem (F_d) z dodanim povprečjem (črno obarvanje), indeks listen površine (LAI) in potek fenofaze prva faza listov, za vse osebke puhastega hrasta.....	30
Slika 19: Povprečne dnevne vrednosti s standardnim odklonom vseh merjenih puhastih hrastov (H1-H6): posamezne fenofaze, indeks listne površine (LAI) in gostoto toka skozi ksilem (F_d)	32
Slika 20: Povprečne dnevne vrednosti gostote vode skozi ksilem (F_d), deficita vodne pare (VPD) na 2 m in evapotranspiracije (ET) na nivoju sestoja za preučevano obdobje za vse hraste, s standardnim odklonom	33
Slika 21: Povezanost gostote (F_d) in hitrosti ksilemskega toka (V_s) z deficitom vodne pare na 15 m (VPD) in vsebnostjo vode v tleh (SWC) za vse hraste; dnevne vrednosti s filtrom: globalna radiacija (R_g)>4 W m ⁻² in padavine (P)=0 mm.....	34
Slika 22: Povezanost evapotranspiracije (ET) in toka CO ₂ (F_c) z gostoto ksilemskega toka (F_d) in povprečno hitrostjo ksilemskega toka (V_s) za vse hraste; dnevne vrednosti s filtrom: globalna radiacija (R_g)>4 W m ⁻² in padavine (P)=0 mm.....	35

KAZALO PRILOG

PRILOGA A: Izbrani osebki puhastega hrasta pred olistanjem in po olistanju (H1-H6)

SEZNAM OKRAJŠAV IN SIMBOLOV

A_{sw}	površina prereza prevodnega lesa [cm^2]
b	debelina lubja [cm]
CO_2	ogljikov dioksid
c_s	specifična toplotna kapaciteta beljave [mol m^{-3}]
c_{wl}	koncentracija vodne pare v listu [mol m^{-3}]
c_{wz}	koncentracija vodne pare v zraku [mol m^{-3}]
d	globina prevodnega lesa [cm]
E	transpiracija [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
ET	evapotranspiracija [mm]
F	tok vode skozi ksilem [$\text{m}^3 \text{s}^{-1}$, kg s^{-1}]
F_c	tok CO_2 [$\text{g C m}^{-2} \text{dan}^{-1}$]
F_d	gostota toka tekočine [$\text{cm}^3 \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$]
HRM	Metoda toplotnega razmerja (Heat ratio method)
k	toplotna difuzivnost zelenega (svežega) lesa [$\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$]
k_h	hidravlična prevodnost [$\text{kg m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$]
LAI	indeks listne površine (Leaf area index) [$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$]
P	padavine [mm]
q_f	pojemanje toplote v vertikalni smeri
r	polmer enega prevodnega elementa [m]
R	hidravlična upornost [$\text{MPa s m}^2 \text{kg}^{-1}$]
R_g	globalna radiacija [W m^{-2}]
r_b	upornost mejne plasti zraka [s m^{-1}]
r_d	polmer debla [cm]
r_s	upornost listnih rež [s m^{-1}]
SWC	vsebnost vode v tleh (Soil water content)
TDP	Metoda oddajanja toplote (Thermal dissipation probe method)
V_h	hitrost toplotnega impulza [m s^{-1}]
V_s	hitrost ksilemskega toka [m s^{-1}]
VPD	deficit vodne pare (Vapour pressure deficit) [kPa]
Ψ_w	skupni vodni potencial [MPa]
Ψ_s	osmotski potencial [MPa]
Ψ_p	potencial tlaka [MPa]
Ψ_g	gravitacijski potencial [MPa]
Ψ_m	matrični potencial [MPa]
ΔT	temperaturni gradient ($^{\circ}\text{C}$)
$\Delta \Psi_p / \Delta x$	gradient tlaka [MPa m^{-1}]
η	konstanta viskoznosti [MPa s^{-1}]
ρ_s	gostota tekočine [kg m^{-3}]

1 UVOD

Kraška pokrajina v submediteranskem območju JZ dela Slovenije, Podgorski kras, je bila v preteklosti zaradi različnih načinov rabe močno spremenjena. Človek je s pašo skoraj popolnoma uničil vegetacijski pokrov in povzročil hudo erozijo tal, ki je pripeljala do kamnite in gole pokrajine. Kasneje se je začelo pogozdovanje, ko pa je gospodarski razvoj vodil do opuščanja kmetijstva, se je na območju pričelo počasno, vendar obsežno spontano zaraščanje. V današnji razgibani kraški pokrajini lahko opazimo vegetacijo v več sukcesijskih stopnjah, od travnikov do sekundarnih hrastovih gozdov. Značilne so grmovne vrste zgodnjih sukcesijskih faz (navadni brin (*Juniperus communis*), rešeljika (*Prunus mahaleb*), rumeni dren (*Cornus mas*), navadni ruj (*Cotinus coggygria*)) in drevesne vrste srednjih ter poznih sukcesijskih faz (puhasti hrast (*Quercus pubescens*), črni gaber (*Ostrya carpinifolia*), mali jesen (*Fraxinus ornus*)), ki pokrivajo že več kot 60 % nekdanjih travnikov (Ferlan in sod., 2011).

Na tem območju prevladuje sredozemska klima, za katero je značilna poletna suša, ki za uspevanje tamkajšnje vegetacije predstavlja velik omejujoč dejavnik. Zaradi neenakomernih in plitvih tal se poleti pojavi pomanjkanje vode v tleh in okolju, kar vpliva na vodno bilanco rastlin. To lahko izzove zapiranje listnih rež, kar vpliva na ksilemski tok vode po rastlini in na zmanjšanje sprejema CO₂, fotosintetskega substrata, iz ozračja. Močno sončno obsevanje in njegova kombinacija z visoko temperaturo ter vetrovnimi razmerami, povzroči velik evapotranspiracijski potencial, kar lahko vodi tudi do poškodb fotosintetskega aparata. Rastline se na take razmere različno prilagodijo z morfološkimi, anatomskimi in fiziološkimi prilagoditvami (Damesin in Rambal, 1995).

1.1 POVOD

V kraškem območju imajo na sestavo vegetacije izreden vpliv raba tal in abiotiski dejavniki, med katerimi prevladuje razpoložljivost vode. Zaradi slabega gospodarjenja so se na območju izoblikovale specifične lastnosti tal. Zaradi teh in zaradi lastnosti geološke podlage se, kljub relativno veliki količini padavin v poletnem času, pogosto pojavlja suša. Rastline svojo pozitivno vodno bilanco v tem okolju vzdržujejo na različne načine. Mnoge vrste razvijejo globok koreninski sistem z veliko hidravlično prevodnostjo, ki jim omogoča učinkovit sprejem vode. Pomembna prilagoditev na sušne razmere je tudi omejevanje izgub vode, kar rastline dosežejo z razvojem morfoz, ki omejujejo difuzijo vode iz rastline. Rastline svojo vodno bilanco aktivno regulirajo s prevodnostjo listnih rež, s katerimi uravnavajo hitrost transpiracije in gibanja vode v ksilemu. Zastopanost teh vrst, v različnih sukcesijskih stadijih zaraščajočega ekosistema na kraškem območju, je lahko, zaradi njegovih specifičnih okoljskih lastnosti, povezana z odpornostjo teh vrst na sušo oz. je odvisna od načina regulacije vodne bilance.

1.2 NAMEN NALOGE

Na Podgorskem krasu od leta 2008 potekajo raziskave kroženja ogljika in vode med ekosistemom in atmosfero na ekstenzivno rabljenih pašnikih in bližnjih zaraščajočih površinah. Med drevesnimi vrstami, s katerimi se zarašča proučevano območje, prevladuje puhasti hrast (*Quercus pubescens* Willd.). Namen naloge je bil z meritvami ksilemskega

toka ovrednotiti njegovo gospodarjenje z vodo tekom vegetacijske sezone. Zanimala nas je povezava ksilemskega toka z različnimi okoljskimi dejavniki, zato smo meritve ksilemskega toka primerjali z indeksom listne površine, fenologijo, hodi meteoroloških parametrov in evapotranspiracijo na nivoju sestoja.

1.3 DELOVNE HIPOTEZE

V okviru naloge smo si zastavili naslednje delovne hipoteze:

- pričakujemo, da bo gostota ksilemskega toka na začetku vegetacije tesno povezana s fenološkim razvojem rastlin;
- domnevamo, da v obdobju polne olistanosti na gostoto ksilemskega toka vpliva razpoložljivost vode v tleh in vlažnost zraka;
- predvidevamo, da bomo lahko sezonski vzorec ksilemskega toka povezali z evapotranspiracijo ekosistema.

2 PREGLED OBJAV

2.1 VODNA BILANCA RASTLIN

Vodna bilanca rastline je razmerje med sprejeto ter oddano vodo, ki se v času, glede na okoljske razmere in aktivnost rastline, spreminja. Razpoložljivost vode v rastlini opišemo z vodnim potencialom (Ψ_w). V 24-urnem ciklu je vodni potencial največji pred zoro, nato rastlina zaradi transpiracije med dnevom izgublja vodo in Ψ_w doseže dnevni minimum v opoldanskem času. Oddajanje vode se nato do večera zmanjša, tako se vodni potencial začne spet povečevati v nočnem času, ko rastlina vodo sprejema in si vzpostavlja pozitivno vodno bilanco. Jutranji vodni potencial (pred zoro) odraža razpoložljivo vodo v rastlini, ki je glede na razpoložljivost vode v okolju maksimalna.

Na razpoložljivost vode v rastlini vplivajo trije glavni dejavniki: koncentracija topljencev, tlak in gravitacija. Njihov skupni prispevek opišemo z vodnim potencialom (Ψ_w) z enačbo:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g \quad [\text{Mpa}] \quad \dots(1)$$

Ψ_w	skupni vodni potencial
Ψ_s	osmotski potencial
Ψ_p	potencial tlaka
Ψ_g	gravitacijski potencial

Tlačni potencial lahko zamenja matrični potencial (Ψ_m), s katerim opišemo zmanjšanje razpoložljivosti vode ob močnih interakcijah molekul vode s površino, kar je značilno predvsem za porozne medije (Vodnik, 2012).

2.1.1 Sprejem vode

Rastline vodo sprejemajo v glavnem skozi korenine, čeprav jo absorbirajo skozi celotno površino (Larcher, 2003). Pri tem imajo pomembno vlogo drobne korenine majhnega premera in koreninski vršički, na katerih so pogosto prisotni koreninski lasi, ki močno povečajo skupno površino koreninskega sistema, kar omogoča večjo absorpcijo ionov in vode iz tal. Gonilna sila transporta vode do korenin je gradient vodnega potenciala med rizosfero in bolj oddaljenimi območji tal, prav tako razlika v vodnem potencialu omogoča sprejem v korenine. Ko voda vstopi v korenine, se giblje v radialni smeri vse do centralnega dela, v katerem so prevajalna tkiva. Do tja se transportira po treh poteh: apoplastni (skozi celične stene), simplastni (skozi plazmodezme) in transcelični poti (skozi membrane celic). Med tem se ne giblje vedno le po eni izbrani poti, ampak v smeri, kamor jo usmeri gradient in upornost vode. Zadnjo stopnjo v radialnem transportu predstavlja prehod vode skozi plazmaleme celic, kjer se sprostijo v apoplast oz. lumen ksilema (Taiz in Zeiger, 2010; Vodnik, 2012).

2.1.2 Transport vode po rastlini

Na daljše razdalje se voda transportira po prevodnih tkivih. Ksilem je sestavljen iz trahej in traheid, ki so mrtve celice z veliko hidravlično prevodnostjo in mehansko stabilnostjo. V

procesu staranja se jim razvije sekundarna celična stena in pojavi naknadna smrt celic, pri kateri se izgubijo vsi sestavni deli celice. Ostanejo debele, lignificirane, olesenele celične stene, ki oblikujejo votlo cev, po kateri se voda lahko premika z relativno malo upora. Njihova specializirana sestava in struktura jim omogočata transport velikih količin vode v nadzemne dele rastline in zagotavljata, da vzdržijo tudi precejšnje tlačne sile, ki ob tem nastajajo (Taiz in Zeiger, 2010; Vodnik, 2012).

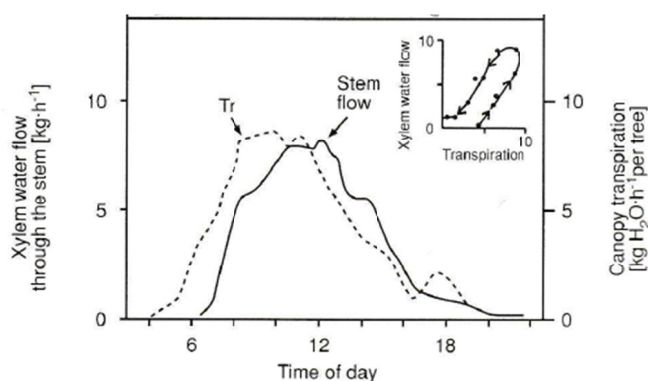
Kaj omogoča toku vode, da se transportira visoko v drevesne krošnje, opisuje kohezijsko – tenzijska teorija, ki pravi, da je osnova za ksilemski tok vode transpiracija. Transpiracija je proces oddajanja vode v ozračje skozi listne reže, katere gonilna sila je razlika v koncentraciji vodne pare med listom in zunanjo plastjo zraka, ki je izrazito odvisna od temperature lista (Taiz in Zeiger, 2010). Ob transpiraciji se v apoplastu mezofila lista ustvarja matrični potencial, tenzija, ki omogoča vlek vode po rastlini. Transpiracijo lahko opišemo z enačbo:

$$E = (c_{wl} - c_{wz}) / (r_b + r_s) \quad [\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}] \quad \dots(2)$$

kjer sta c_{wl} in c_{wz} koncentraciji vodne pare v listu oz. zraku (mol m^{-3}), r_s označuje upornost listnih rež, r_b pa upornost mejne plasti zraka toku vode (s m^{-1}).

Pri transportu je pomembno, da se vodni stolpec ob vleku v ksilemu ne pretrga, kar omogočajo kohezijske sile med molekulami vode (Vodnik, 2012). Ko je tenzija v ksilemu večja od natezne trdnosti vodnega stolpca, se ta pretrga, kar povzroči vdor zraka in pojav embolij. Ob tem lahko prevajalni elementi postanejo neuporabni, saj se v njih dogodi kavitacija, pojav, ko je del prevajalne cevke napolnjen z zrakom (Tognetti in sod., 1998). Kavitacije lahko nastanejo zaradi različnih vzrokov, kot so povečan vlek vode na sušnih ali zamrznjenih območjih, mehanske deformacije, zamrzovanje in taljenje vode v prevodnih elementih, ksilemske poškodbe in napadi gliv v ksilemskih cevkah (Larcher, 2003), ter so bolj pogoste v prevodnih elementih z večjim lumnom. Pojav kavitacij vpliva na hidravlično prevodnost celotne rastline (Tognetti in sod., 1998).

Intenziteti transpiracije se ksilemski tok hitro prilagodi (sl. 1), s čimer odraža njena kratkoročna nihanja. Na podlagi ocene ksilemskega toka v deblu, lahko ocenimo intenzivnost transpiracije v drevesni krošnji.



Slika 1: Enodnevni potek ksilemskega toka v stebelu (stem flow) in transpiracije (Tr) pri navadni smreki (*Picea abies*). Na abscisnih oseh sta predstavljena tok vode po ksilemu (Xylem water flow through the stem) (levo) in transpiracija (Canopy transpiration) (desno). Vložen graf predstavlja povezavo med povprečnim tokom vode po ksilemu (Xylem water flow) in transpiracije (Transpiration), ki prikazuje, da ksilemski tok sledi izgubljanju vode v procesu transpiracije (Larcher, 2003: 260)

2.1.3 Oddajanje vode v atmosfero

Svojo vodno bilanco rastline aktivno uravnavajo s kontrolo prevodnosti listnih rež, skozi katere poteka oddajanje večine vode v ozračje. Nekaj vode listi oddajo tudi s kutikularno transpiracijo (~5 %). Ker za eno molekulo CO₂ rastlina skozi listno režo izmenja v povprečju 400 molekul vode, je učinkovita izraba vode zelo pomembna (Taiz in Zeiger, 2010). Regulacija delovanja listnih rež oz. celic zapiralk je kompleksen proces, ki je odvisen od številnih okoljskih dejavnikov in notranjih signalov, kot so mikroklima (svetloba, temperatura, itd.) koncentracija CO₂ v listu, rastlinski hormoni ter ključni dejavnik vodni potencial v listu in v tleh (Zweifel in sod., 2007).

2.2 HIDRAVLIČNE LASTNOSTI KSILEMA

Na ksilemski tok vode vplivajo različni dejavniki kot so (1) specifične lastnosti prevodnih elementov, območje prevajanja (prerez prevodnih elementov) in upornost toka, (2) stanje rastline (stopnja prevodnosti listnih rež) in predvsem (3) okoljski dejavniki (Larcher, 2003). Tok vode po ksilemskih elementih lahko prikažemo s Hagen-Poiseuille enačbo, ki opisuje transport tekočin skozi idealne kapilare:

$$F = (\pi r^4 / 8 \eta) (\Delta \Psi_p / \Delta x) \quad [\text{m}^3 \text{s}^{-1}] \quad \dots (3)$$

kjer je $\Delta \Psi_p / \Delta x$ (MPa m⁻¹) gradient tlaka, r (m) je polmer enega prevodnega elementa in η je konstanta viskoznosti (MPa s⁻¹) (Taiz in Zeiger, 2010).

Hidravlična prevodnost ksilema je odvisna od premera prevajalnega elementa in njegovega tipa perforacije ter je povezana z vso listno površino, ki jo preskrbuje z vodo. Po Hagen-Poiseuille enačbi je sorazmerna s četrto potenco premera cevke, kar pomeni, da je hidravlična prevodnost prevajalnih elementov z velikim premerom večja, kot pri prevajalnih elementih z manjšim lumnom (pregl. 1) (Larcher, 2003).

Izrazimo jo kot razmerje med tokom vode (F ; kg s^{-1}) skozi določen izbrani del rastline in tlačnim gradientom ($\Delta\Psi_p / \Delta x$), ki omogoča tok. Z enačbo jo zapišemo (Tyree in Ewers, 1991):

$$k_h = F / (\Delta\Psi_p / \Delta x) \quad [\text{kg m s}^{-1} \text{MPa}^{-1}] \quad \dots(4)$$

Lahko jo določimo za celotno rastlino ali le del rastline (deblo, veja, korenine, itd.) in je obratno sorazmerna s hidravlično upornostjo ($k_h = 1/R$) (Cruiziat in sod., 2002).

Preglednica 1: Hidravlična prevodnost ksilemskih elementov, maksimalna hitrost ksilemskega toka in premer ksilema v steblih različnih tipov rastlin (Lambers in sod., 2008: 188)

Tip rastline	Hidravlična prevodnost ksilema ($\text{m}^2 \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$)	Maksimalna hitrost (mm s^{-1})	Premer ksilema (m)
Zimzeleni iglavci	5-10	0.3-0.6	<30
Sredozemski sklerofili	2-10	0.1-0.4	5-70
Listavci – difuzno porozni	5-50	0.2-1.7	5-60
Listavci – venčasto porozni	50-300	1.1-12.1	5-150
Zelnate rastline	30-60	3-17	
Lijane	300-500	42	200-300

Hidravlična upornost v ksilemu nastane zaradi padca tlaka v prevodnih cevkah. Velika upornost v ksilemu je za rastlino »draga«, saj mora funkcionirati pri bolj negativnih tlakih (McCulloh in Sperry, 2005). Minimalna hidravlična upornost je v ksilemu stalno prisotna, zaradi naravne zgradbe in premera/lumna prevodnih cevk in se poveča ob pojavu kavitacij, naravnih sprememb, ki se dogodijo v njih v procesu staranja in zaradi pojava abiotskih ali biotskih poškodb (Nardini in sod., 2003).

Pri rastlinah s sekundarno rastjo, prevajalno funkcijo opravlja sekundarni ksilem – les, ki ima poleg tega še založno in oporno funkcijo. Nastaja proti notranjosti stebela iz prevodnega kambija, ki producira sekundarna tkiva. Rastlina vsako leto z izdelavo sekundarnega ksilema dogradi svoj prevodni sistem (Dermastia, 2007). Enoletni prirastek lesa se imenuje branika. Meja, ki ločuje dve braniki se imenuje letnica. Pri listavcih je znotraj branike mogoče ločiti pomladni in poletni les. Pomladni les vsebuje praviloma večji delež širših trahej s tankimi celičnimi stenami in je zaradi tega svetlejši ter ima predvsem prevajalno funkcijo. Poletni les sestavljajo traheje in traheide z debelejšimi celičnimi stenami in z majhnim lumnom, kar lesu daje temnejšo barvo (Krajncič, 2001) in ima bolj poudarjeno oporno vlogo in transport vode v razmerah pomanjkanja vode (Dermastia, 2007). Ko les skozi leta radialno prirašča, prevodni elementi v notranjem delu izgubijo svojo prevajalno funkcijo, tako je prevajanje omejeno le na zunanji, mlajši del lesa oz. beljavo, notranji del ali črnjava oz. jadrovina pa rastlini daje trdnost in oporo.

Za hidravlično prevodnost ksilema je pomembna razporeditev oz. dimenzijska raznolikost trahej v braniki (pregl. 1, vrstici 3 in 4). Difuzno porozen les je sestavljen iz približno enako velikih trahej, ki so v povprečju manjše (Taneda in Sperry, 2008) ($< 100 \mu\text{m}$) in so

enakomerno razporejene po braniki, zato je meja med pomladnim in poletnim lesom zabrisana (Krajnčič, 2001). V zmernem podnebjju so za tak les značilne traheje z majhnim premerom, pri tropskih drevesih pa imajo traheje večje premere, ki zagotavljajo dobro oskrbo z vodo (Dermastia, 2007). V naših klimatih imajo tak les bukev, javor, platana, vrba, topol, breza, jelša, divji kostanj, lipovec in lipa (Krajnčič, 2001). Prevajalni elementi pri difuzno poroznem lesu obdržijo prevajalno funkcijo dlje časa (Taneda in Sperry, 2008), do deset let in več in imajo povprečno hitrost prevajanja vode $1\text{--}6\text{ m h}^{-1}$ (pregl. 1, vrstica 3).

Za venčasto porozen les je značilno, da ima v pomladnem lesu traheje z velikim premerom, v poletnem lesu pa traheje z majhnim premerom, ki so v povprečju večje od $100\text{ }\mu\text{m}$ (Krajnčič, 2001) in so raztresene po braniki (Taneda in Sperry, 2008). Razlike v premeru trahej so povezane z razpoložljivo količino vode v okolju. Širše traheje pomladnega lesa so prilagojene razmeram z veliko vode in omogočajo hiter transport vode, vendar izgubijo svojo prevajalno funkcijo v isti vegetacijski sezoni v kateri so nastale, zaradi pojava kavitacije (Eilmann in sod., 2006). Medtem so traheje v poletnem lesu prilagojene na pomanjkanje vode in njihov ozek premer zmanjšuje posledice možnih embolij. Tako povezava dveh različnih strategij pri izdelavi prevodnih elementov znotraj iste branike, rastlini omogoča bolj optimalno prevajanje vode skozi rastno sezono (Dermastia, 2007). Pri venčasto poroznem lesu funkcija prevajanja vode ni omejena le na traheje v najbolj zunanjih branikah, ampak je ksilemski tok prisoten tudi v notranjih, starejših branikah, le da je manjši (Poyatos in sod., 2007; Schiller in sod., 2007). Hitrost prevajanja vode skozi traheje je v povprečju $4\text{--}44\text{ m h}^{-1}$ (pregl. 1, vrstica 4). Takšen les imajo pri nas rastline iz naslednjih rodov: hrast, brest, pravi kostanj, jesen in robinija (Krajnčič, 2001).

Razpoložljivost vode v okolju ni samo pomemben dejavnik razvoja venčasto poroznega lesa kot anatomskega vzorca, ampak tudi v splošnem prispeva k variabilnosti v velikosti trahej. Poskusi so pokazali, da zmeren sušni stres vodi v razvoj ksilema s trahejami manjšega premera, kar sicer zmanjša hidravlično prevodnost, a zmanjšuje nevarnost embolij in rastlini omogoča učinkovitejšo kontrolo vodne bilance (Lovisololo in Schubert, 1998; Eilmann in sod., 2006). Pri *Quercus* vrstah to potrjujejo različne študije (Tessier in sod., 1994; Villar-Salvador in sod., 1997; Corcuera in sod., 2004; Eilmann in sod., 2009; Galle in sod., 2010).

Ksilemski tok lahko izrazimo kot gostoto ali hitrost toka tekočine (pregl. 2). Ko vrednotimo gostoto hitrosti toka po ksilemu ($\text{cm}^3\text{ h}^{-1}\text{ cm}^{-2}$), t.j. ko ksilemski tok izražamo v volumnu vode, ki se v določenem času transportira prek določene prevodne površine, moramo upoštevati površino beljave oz. površino prečnega prereza prevodnega dela pri drevesih. Gostoto toka vode lahko izrazimo tudi na velikost listne površine (m^2), ki jo prevodni sistem oskrbuje (Tyree in Ewers, 1991). Medtem je hitrost ksilemskega toka (cm h^{-1}) odvisna predvsem od premera trahej in se razlikuje med deli rastline (veje, deblo, korenina), kot tudi vzdolž osi. V dnevnem času je največja v deblu in najmanjša v koreninah, odvisno od vrste in njenih lastnostih lesa, kjer je v prevodnih cevkah z majhnim premerom hitrost ksilemskega toka večja (Larcher, 2003; McCulloh in Sperry, 2005). Lahko izrazimo tudi volumski tok vode ($\text{cm}^3\text{ h}^{-1}$) skozi prevodni les, ki je zmnožek hidravlične prevodnosti in razlike v vodnem potencialu (upoštevata se predvsem tlačni potencial) (Tyree in Ewers, 1991).

Preglednica 2: Različni načini izražanja toka vode skozi ksilem (Tyree in Ewers, 1991; Larcher, 2003)

Slovensko poimenovanje	Angleški izraz	Enota
Gostota toka	Sap flow density	$\text{cm}^3 \text{h}^{-1} \text{cm}^{-2}$
Hitrost toka	Sap flow velocity	cm h^{-1}
Tok vode	Flow rate	$\text{cm}^3 \text{h}^{-1}$

2.3 HIDRAVLICNE LASTNOSTI RODU *QUERCUS*

Vrste iz rodu hrastov (*Quercus*) se pojavljajo povsod po svetu, saj so prilagojene na širok spekter vsebnosti vode v tleh (Tognetti in sod., 2007). To jim omogoča njihov širok prevodni sistem, ki jim zagotavlja dobro preskrbo z vodo, saj imajo veliko hidravlično prevodnost, ki je posledica venčasto poroznega tipa lesa (Tognetti in sod., 1998). Za zimzelene vrste hrastov (*Quercus ilex*, *Quercus coccifera*, itd.), ki imajo difuzno porozni les, so značilne traheje z manjšim premerom, kar vodi v manjšo hidravlično prevodnost, vendar boljšo regulacijo z vodo (Corcuera in sod., 2004). Predvsem je učinkovitost prevodnih ksilemskih elementov značilna za listopadne drevesne vrste hrasta (Poyatos in sod., 2008). Pomanjkljivost s katero se sooča večina vrst hrastov, pa je večji pojav kavitacij, ki so bolj pogoste v prevodnih cevkah z večjim premerom. Pri njih se kavitacije pojavijo zaradi zmrzovanja in še bolj pogosto zaradi vodnega stresa poleti, predvsem v zgodnjem pomladnem lesu, ki ima traheje z večjim lumnom. Njihova hidravlična prevodnost se tako lahko zmanjša tudi za 90 % v primerjavi z maksimalno vrednostjo pri običajnem opoldanskem vodnem stresu. Za vrste z venčasto poroznim lesom je značilno, da se razvoj brstov prične več tednov kasneje, kot pri vrstah z difuzno poroznim lesom, saj se brsti odprejo šele, ko se razvije zgodnji pomladi les, ki pa se razvije kasneje, da se izogne možnosti kavitacije zaradi pojava pozne spomladanske zmrzali (Taneda in Sperry, 2008).

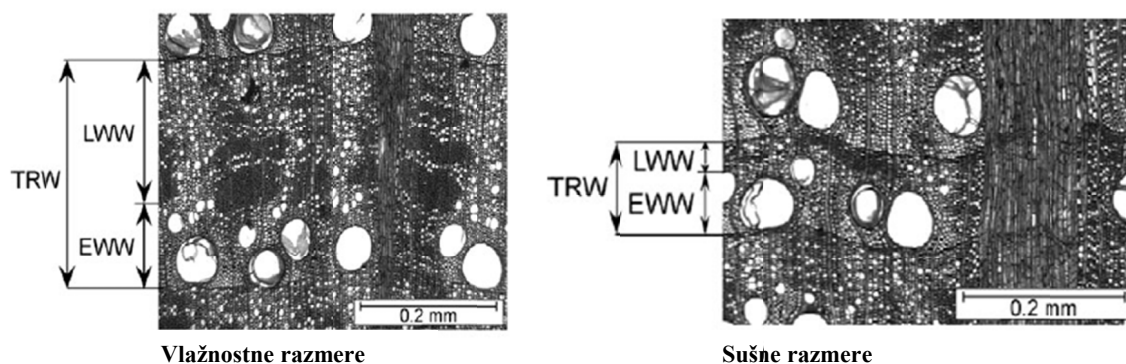
Quercus vrste so zelo pogoste na območjih s sredozemsko klimo, kjer predstavljajo velik del vegetacije in se zaradi podnebnih sprememb, ki vodijo v globalno zvišanje temperatur, vedno bolj uveljavljajo. Najbolj pogoste so: črničevje (*Quercus ilex*) (Bellot in Ortiz de Urbina, 2008), pluteč (*Quercus suber*) (Besson in sod., 2014), puhasti hrast (*Quercus pubescens*) (Damesin in Rambal, 1995), graden (*Quercus petraea*) (Grossiord in sod., 2014), sladun (*Quercus frainetto*) (Manes in sod., 2006), cer (*Quercus cerris*) (Grossiord in sod., 2014), izraelski hrast »Tabor oak« (*Quercus aegilops ssp. ithaburensis*) (Schiller in sod., 2007) in pirenejski hrast (*Quercus pyrenaica*) (Hernández-Santana in sod., 2008). Na sušni stres so se prilagodile z različnimi mehanizmi, vendar je občutljivost in intenzivnost odgovora odvisna od vrste (Damesin in Rambal, 1995). V razmerah vodnega deficita so razvile globoke korenine, s katerimi dosega talno vodo tudi iz večjih globin ter tako vzdržujejo pozitivni vodni potencial, kljub sušnim razmeram. Pomanjkanje vode v okolju sproži tudi zapiranje listnih rež, ki pa se ne zaprejo popolnoma in med celotnim sušnim obdobjem vzdržujejo minimalno stomatalno prevodnost, kar jim omogoča asimilacijo atmosferskega ogljika za potrebe fotosinteze. Ti mehanizmi jim v danem okolju omogočajo vzdrževati višje stopnje fotosinteze, kot sobivajočim vrstam (Renninger in sod., 2014).

2.3.1 Hidravlične lastnosti in uravnavanje vodne bilance pri puhastem hrastu

V naši raziskavi smo se osredotočili na upravljanje z vodo pri vrsti puhasti hrast (*Quercus pubescens* Willd.), ki na našem območju raziskovanja med lesnimi vrstami prevladuje. Imenuje se tudi »sredozemski hrast«, ker je zelo pogost na območjih s sredozemsko klimo (Damesin in Rambal, 1995) in je eden glavnih graditeljev gozdov, ki preprečujejo degradacijo najbolj občutljivih, plitvih in sušnih kraških tal. Je do 20 m visoko in do 2 m debelo listopadno drevo, ki ima razvito široko krošnjo in globok ter močan koreninski sistem. Poganjki in brsti so močno poraščeni z dlačicami, ki pozneje včasih odpadejo. Listi so po obliki variabilni, v povprečju dolgi 4-10 cm in široki 3-6 cm s kratkim pecljem (4-20 mm). Značilno za puhasti hrast je, da so listi sprva puhasti na obeh straneh, pozneje pa na zgornji strani ogolijo (Brus, 2004: 132). Ima venčasto porozen tip lesa s prevodnimi cevkami premera do 500 μm (Tognetti in sod., 1998).

Za puhasti hrast je značilno, da prenese suha rastišča ter revna, plitva in skeletna tla (Brus, 2004: 132). Razvito ima posebno strategijo povečane fotosintetske asimilacije, ki mu omogoča, da si v obdobju od začetka razvoja listov spomladi do poletnega pojava deficita vode v okolju, ustvari dovolj rezerv za preživetje sušnega obdobja. Če se med poletjem pojavi močno pomanjkanje vode v okolju, ima puhasti hrast razvite mehanizme, s katerimi te razmere tolerira. To doseže s »konzervativno« rabo vode. Za to strategijo je značilno, da se na zmanjšanje vode v okolju odzove s postopnim in velikim zmanjšanjem vodnega potenciala pred zoro (Damesin in Rambal, 1995). Ob tem še vedno vzdržuje relativno visoko stomatalno prevodnost – ta naj bi znašala približno 30 % od običajne maksimalne vrednosti – v primerjavi s sobivajočimi vrstami (Poyatos in sod., 2008). Tako ima listne reže še vedno delno odprte in lahko vrši asimilacijo CO_2 (Damesin in Rambal, 1995), le da je ta manjša. Puhasti hrast nizek vodni potencial vzdržuje skozi celotno sušno sezono, kar je posledica bolj obsežnega in globljega ukoreninjenja z več stranskimi koreninami, ki mu omogočajo boljši dostop do vode v večjih globinah in talnih žepih (Tognetti in sod., 2007; Poyatos in sod., 2008). Damesin in Rambal (1995) navajata, da se v primeru zniževanja vodnega potenciala okoli vrednosti -4 MPa ali še več, sproži popolno zaprtje listnih rež. To lahko privede do ireverzibilnih poškodb celic, kar vodi v predčasno rumenenje in odpadanje listov. Na ta način se izogne še večjim poškodbam ali morebitnemu odmrtnju ob pojavu ekstremne suše (Damesin in Rambal, 1995). Ob velikem znižanju vodnega potenciala v rastlini, je puhasti hrast močno izpostavljen pojavu kavitacij, ki se večinoma dogodijo v prevodnih cevkah pomladnega dela ksilema, kar vpliva na njegovo povečanje hidravlične upornosti in posledično zmanjšanje prevodnosti. Do tega privede zelo negativen vodni potencial med listi in koreninami, kar povzroča močan vlek vode po ksilemu. Ker vode v tleh primanjkuje, se vodni stolpec pretrga in pojavi se vdor zraka in zamašitev prevodnih cevk (Tognetti in sod., 1998). Pri venčasto poroznem lesu se v tem primeru prevajanje vode preusmeri v notranji, starejši del ksilema, ki služi kot nekakšen rezervni ksilem za take dogodke. Tako je prevajanje omejeno na traheje v svežem in starejšem poletnem lesu, ki so ožje. Poyatos in sod. (2007) ocenjujejo, da se zaradi pojava kavitacij v ksilemu med obdobjem suše hidravlična prevodnost zmanjša za približno 40 %. Temu se med sušnim obdobjem puhasti hrast prilagodi z zmanjšanim prirastom prevodnega lesa (sl. 2), kar vodi tudi v oblikovanje trahej z manjšim premerom, kot sicer v običajnem vlažnem obdobju. V zelo sušnem obdobju ima puhasti hrast sposobnost, da celo ustavi svojo rast in z njo nadaljuje, ko se razmere izboljšajo (Eilmann in sod., 2006). Tako

se lahko starejši les sploh ne razvije. In prav strategija prirasta prevodnega lesa vsako leto pri vrstah z venčasto poroznim lesom, mu omogoča regeneracijo maksimalne prevodnosti vsako pomlad in preživetje med sušnim stresom poleti (Eilmann in sod., 2009).



Slika 2: Prevodni les puhastega hrasta v vlažnostnih razmerah-namakano (levo) in v sušnih razmerah (desno); širina branike-TRW, širina pomladnega lesa-EWW, širina poletnega lesa-LWW (Eilmann in sod., 2009)

2.4 PREGLED METOD ZA MERITEV KSILEMSKEGA TOKA

Za raziskovanje regulacije vode v rastlinah je zelo razširjena uporaba metod za merjenje ksilemskega toka (ang. sap flow methods), s katerimi merimo tok tekočine v ksilemu. Osnova teh tehnik je segrevanje dela stebela in spremljanje toplote v okolici segrevanega mesta. Tehnike merjenja ksilemskega toka (pregl. 3) so enostavne za uporabo in se delijo v tri kategorije: (1) metode, ki preko meritev temperature spremljajo gibanje kratkega toplotnega impulza po ksilemski tekočini; (2) metode, ki merijo spremembo temperature, ki jo povzroči toplota, ki se oddaja iz grelne sonde z gibanjem toka ksilemske tekočine; (3) metode, ki povezujejo oddajanje toplote s tokom ksilemske tekočine na podlagi empiričnih povezav. Pri metodah, ki spremljajo hitrost gibanja impulza toplote, je potrebno pri obdelavi podatkov uporabiti korekcijske faktorje (napake, ki so se pojavile pri instalaciji sond v deblo, podatki o ranah, ki so nastala v deblu ob instalaciji, lastnosti prevodnega tkiva, itd.) saj so te metode zelo občutljive za pojav napak, ki se lahko pojavijo pri nepravilni instalaciji merilnih sond v deblo (Burgess in sod., 2001). V nadaljevanju so predstavljene različne tehnike merjenja ksilemskega toka.

Preglednica 3: Opis različnih metod za merjenje ksilemskega toka (Smith in Allen, 1996)

Metoda	Uporaba	Način delovanja
Metoda toplotne bilance stebila (<i>The stem heat balance method</i>)	Lesnata in zelnata stebila, drevesne veje v premeru 2-125 mm	Merjenje temperaturnih gradientov v stebilu
Metoda toplotne bilance debla (<i>The trunk sector heat balance method</i>)	Drevesna debla s premerom večjim od 120 mm	Merjenje vertikalnega gradienta temperature v deblu
Metoda oddajanja toplote (<i>Granier-thermal dissipation probe method</i>)	Stebila različnih premerov	Spremljanje razlik v temperaturi toka tekočine, ki je odvisna od hitrosti toka tekočine
Metoda toplotnih impulzov (<i>Heat-pulse method</i>)	Olesenela stebila s premerom večjim od 30 mm	Merjenje hitrosti kratkega impulza toplote, ki se premika s tokom ksilemske tekočine
Metoda toplotnega razmerja (<i>Heat ratio method</i>)	Olesenela stebila in korenine s premerom večjim od 10 mm	Merjenje zelo nizkih hitrosti toka in povratnega toka ksilemske tekočine s spremljanjem razmerja v povečanju temperature

Metoda toplotne bilance stebila

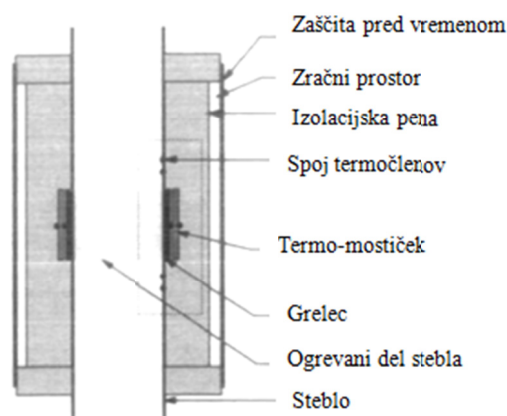
Metoda toplotne bilance stebila (*Stem heat balance method*) se lahko uporabi za merjenje toka ksilemske tekočine v lesnatih in zelnatih stebilih, kot na drevesnih vejah v premeru od 2 do 125 mm.

Merilnik za merjenje toplotne bilance stebila je sestavljen iz prilagodljivega grelca, ki je ovit okoli stebila v širini navadno nekaj centimetrov. Grelec je nameščen v notranjo plast plute. Toploto dovaja v celotni obseg stebila, katerega obdaja. Obdan je s plastjo izolacijske pene ter zaščiten z obloženim aluminijskim PVC materialom proti vremenskim vplivom, kar sončno ogrevanje stebila zmanjša na zanemarljivo raven. Toplota, ki vstopi v steblo je tako omejena le na toploto, ki jo dovaja električna energija preko grelnika. Dva zaporedno vezana termočlena sta vgrajena v pas plute, kjer tvorita termo-mostiček. En spojni del posameznega termočlena je nameščen na notranji površini plute, drugi na zunanji površini, tako da se meri gradient radialne temperature stran od grelca. Merilnik vsebuje še drugi set termočlenov, ki ga sestavljata dva para spojnih delov. En par je nameščen nad grelnikom in eden pod njim, v prekrivni razporeditvi. Ta termočlena merita temperaturne gradiente (ΔT_a , ΔT_b) v vzdolžni osi stebila, ki se uporabljajo za izračun komponent toplotne bilance stebila (sl. 3). Pri večjih merilnikih so temperaturni gradienti merjeni na več mestih na obodu stebila, kjer se uporabljajo kompleti termočlenov, ki so povezani vzporedno.

Tok ksilemske tekočine izračunamo z naslednjo enačbo:

$$F = 2q_f / c_s(\Delta T_a + \Delta T_b) \quad [\text{m}^3 \text{ s}^{-1}, \text{ kg s}^{-1}] \quad \dots(5)$$

kjer je q_f pojevanje toplote v vertikalni smeri povzročeno s tokom tekočine, c_s specifična toplotna kapaciteta beljave in $(\Delta T_a + \Delta T_b)/2$ je povečanje v temperaturi beljave okoli grelnika, ob predpostavki, da je radialno gretje beljave enotno. Torej večje kot je pojevanje toplote (q_f), večji je tok ksilemske tekočine. In obratno, večji kot bodo temperaturni gradienti v beljavi, manjši bo ksilemski tok.

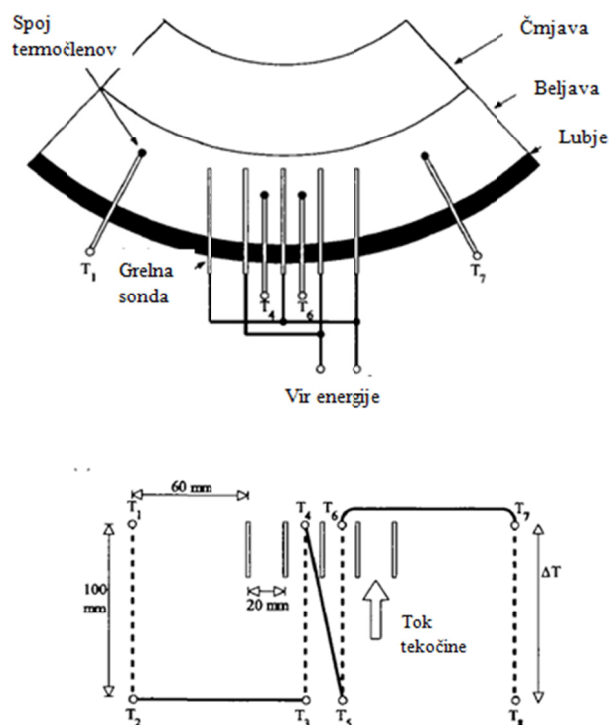


Slika 3: Prikaz namestitve posameznih komponent pri metodi toplotne bilance stebra (Smith in Allen, 1996)

Metoda toplotne bilance debla

Metoda toplotne bilance debla (*The trunk sector heat balance method*) se uporablja na drevesnih deblih s premerom večjim od 120 mm. Temelji na tem, da tok tekočine določimo z meritvijo toplotne bilance ogrevanega dela debla. Toplota je dovajana notranje le na določenemu segmentu debla, namesto na celotni površini oboda debla.

Toploto v deblo dovajamo preko petih elektrodnih plošč iz nerjavečega jekla, ki so vstavljene v les. Na ta način ustvarimo štiri enake segmente v beljavi, ločene z elektrodami. Vsaka elektrodna plošča je debela 0,9 mm in visoka 25 mm. Nameščene so vzporedno na razdalji 20 mm. Dolžina plošč je določena glede na radialno širino beljave posameznega drevesa. V beljavo debla so nameščeni štirje kovinski senzorji, sonde premera 1 mm, ki vsebujejo termočlen. Senzorji so v beljavi poravnani z vrhovi elektrod. Dva senzorja sta nameščena med srednjima segmentoma med elektrodami in dva bočno na razdalji 60 mm od zunanjih dveh elektrod. Pod njimi so na razdalji 100 mm nameščeni še štirje termočleni na neogrevanem delu. Vseh osem termočlenov je med seboj povezanih zaporedno (sl. 4).



Slika 4: Prikaz porazdelitve elementov pri metodi toplotne bilance debla; zgoraj: instalacija sistema v vodoravnem prerezu debla; spodaj: instalacija sistema na površini debla (Smith in Allen, 1996)

Meritve potekajo na vertikalni razdalji med zgornjo in spodnjo vrsto termoelementov. Merimo temperaturo v ogrevanem delu debla, ki je avtomatsko zabeležena kot vertikalni gradient temperature, ki se ustvari med obema vrstama termoelementov v primerjavi z istim ustvarjenim temperaturnim gradientom zunaj ogrevanega območja. Izhodna napetost iz matrike termoelementov prikazuje neto povečanje temperature, ki je posledica segrevanja dela debla. To spremembo v temperaturi (ΔT) uporabljamo za izračun hitrosti toka tekočine skozi srednja dva segmenta ogrevanega dela debla.

Tok ksilemske tekočine skozi centralna dva segmenta v ogrevanem delu beljave izračunamo po naslednji enačbi:

$$F = q_f / c_s \Delta T \quad [\text{m}^3 \text{s}^{-1}, \text{kg s}^{-1}] \quad \dots(6)$$

kjer je q_f pojemek toplote zaradi konvekcije gibanja toka tekočine, c_s specifična toplotna kapaciteta beljave, ob predpostavki, da je ta enaka kot pri vodi in ΔT je sprememba temperature. Večja kot je sprememba temperature, manjši je snovni tok ksilemske tekočine in večja kot je izguba toplote (manjša kot je ΔT), večji je tok.

Metoda oddajanja toplote

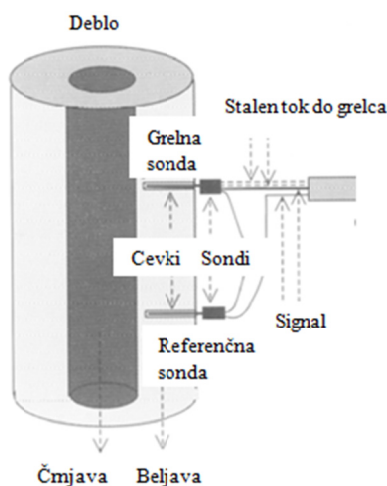
Francoski znanstvenik, André Granier, je razvil sistem dvojne sonde za merjenje toka tekočine po ksilemu, ki se imenuje metoda Granier ali metoda oddajanja toplote oz. thermal dissipation probe method (TDP). Uporaba metode je razširjena in priljubljena med drevesnimi fiziologi, gozdnimi hidrologi v študijah o namakanju sadovnjakov in vinogradov ter drugimi, zaradi svoje preprostosti, visoke stopnje natančnosti in zanesljivosti ter relativno nizke cene (Lu in sod., 2004).

Granierov sistem sestoji iz dveh sond premera 2 mm in dolžine 20 mm, ki jih namestimo radialno v steblo, eno sondo 100-150 mm nad drugo, v predhodno nameščeni cevki iz aluminija ali bakra. Zgornja sonda vsebuje grelni člen in termoelement, ki je povezan s termoelementom v spodnji sondi, ki deluje tudi kot referenčna sonda (sl. 5). Grelni člen dovaja toploto pri stalni moči 0,2 W, termoelementa pa spremljata razlike v temperaturi (ΔT) toka tekočine med njima, ki je odvisna od hitrosti toka tekočine. Če se hitrost toka poveča, se toplota izgubi hitreje in tako se ΔT zmanjša (Smith in Allen, 1996; Lu in sod., 2004).

Tok ksilemske tekočine se izračuna po enačbi (Smith in Allen, 1996):

$$F = \rho_s \times F_d \times A_{sw} \quad [\text{m}^3 \text{ s}^{-1}, \text{ kg s}^{-1}] \quad \dots(7)$$

kjer je ρ_s gostota tekočine, F_d je gostota toka tekočine in A_{sw} je površina prereza prevodnega lesa.



Slika 5: Razporeditev sond pri metodi oddajanja toplote – Granier; pri instalaciji na terenu sta sondi celi nameščeni v notranjost beljave (Lu in sod., 2004)

Metoda toplotnega pulza

Z metodo toplotnih pulzov (*Heat-pulse method*) merimo hitrost toka tekočine s spremljanjem širjenja toplote od mesta na steblo, ki ga segrejemo s kratkim dovajanjem toplote-toplotnim pulzom. Metoda je primerna le za uporabo na olesenelih steblih s premerom večjim od 30 mm.

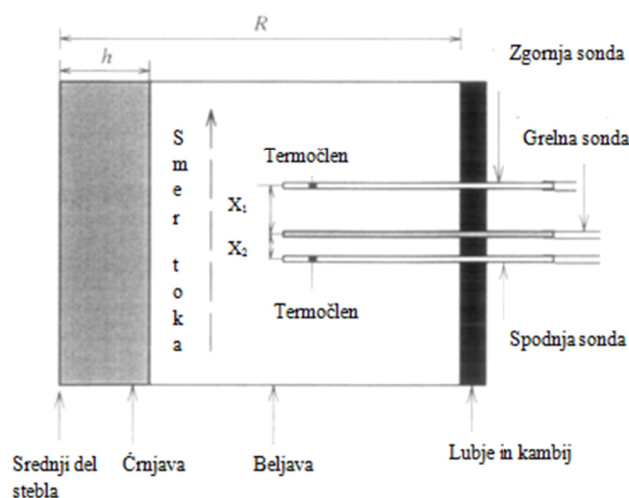
Merilni komplet obsega eno sondo z grelcem in dve sondi s temperaturnima senzorjema. Grelno sondo sestavlja grelna žica, ki je nameščena v nerjaveči jekleni cevki. Vsaka sonda s temperaturnim senzorjem vsebuje miniaturi termičen za merjenje temperature, ki je velik približno 1 mm v premeru in je pritrjen v teflonski ali nerjaveči jekleni cevki premera 1,8 do 2 mm. V praksi se ponavadi uporablja 4 komplete sond, po enega namestimo v vsakem kvadrantu stebela. Sonde vstavimo v radialno izvrtane vzporedne luknje. Spodnja sonda je nameščena 5 mm pod grelno sondo in druga sonda 10 mm nad grelno sondo (sl. 6). Iz grelne sonde se periodično sproščajo kratki impulzi toplote, dolžine 1-2 sekund. Sonde s senzorji medtem nenehno merijo temperaturne spremembe, ki nastanejo zaradi gibanja toka tekočine (Smith in Allen, 1996).

Hitrost toplotnega impulza izračunamo po naslednji enačbi:

$$V_h = (x_1 + x_2 / 2t_0) 3600 \quad [\text{m s}^{-1}] \quad \dots(8)$$

kjer je t_0 čas, ki je potreben, da se temperatura v spodnji in zgornji sondi uravnoteži, po tem ko je bil sproščen pulz toplote. x_1 in x_2 sta razdalji (cm) med grelnikom in posamezno sondo. Razdaljo x_2 navajamo z negativno vrednostjo, saj se nahaja pod grelcem, če upoštevamo, da se tok tekočine giblje od tal proti vrhu (-0.5, 0, 1.0).

Ko se temperatura na obeh sondah uravnoteži, je impulz prepotoval znano razdaljo z določeno hitrostjo. Hitrost pulza je večja pri večjem toku ksilemske tekočine. Obenem pa je čas, ki je potreben za toplotno uravnoteženje zgornje in spodnje sonde krajši (Burgess in sod., 2001).

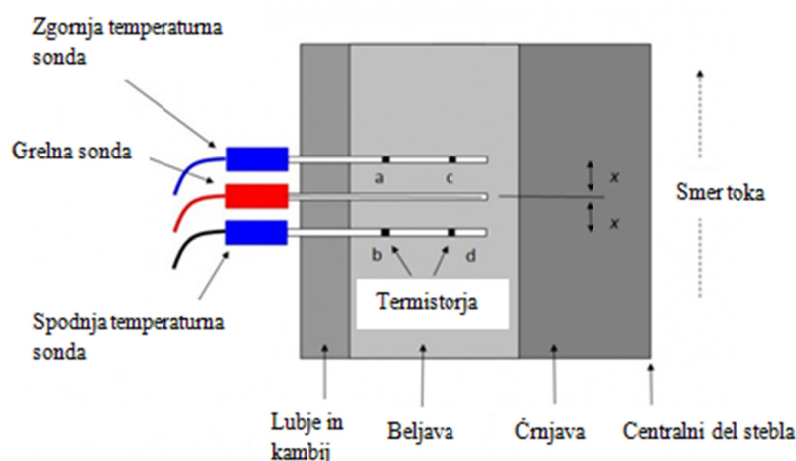


Slika 6: Prikaz razporeditve elementov pri metodi toplotnega pulza (Smith in Allen, 1996)

Metoda toplotnega razmerja

Metoda toplotnega razmerja (HRM) je nadgradnja metode toplotnega pulza (*Heat-pulse method*), ki ima več pomembnih prednosti, kot so izboljšan obseg merjenja in ločljivost, omogoča popravke fizičnih in toplotnih napak pri razporeditvi senzorjev in preproste linearne funkcije za opis napak (Burgess in sod., 2001).

Merilnik za merjenje toplotnega razmerja meri tok ksilemske tekočine v rastlinah. Z njim lahko merimo velike in majhne hitrosti toka ksilemske tekočine v steblih s premerom večjim od 10 mm, v manjših lesenih steblih in koreninah kot v drevesih večjih velikosti. HRM merilnik je edini merilnik ksilemskega toka, ki omogoča merjenje zelo nizkih hitrosti toka ($<0,1 \text{ kg h}^{-1}$) (Lambers in sod., 2008) in povratnega toka tekočine. HRM sonde so sestavljene iz treh 35 mm dolgih igel. V zgornji in spodnji sondi se na razdalji 7,5 mm in 22,5 mm od konice vsake sonde nahaja natančen in kalibriran termistor za merjenje temperature. Grelna sonda je locirana v sredini med temperaturnima sondama in skozi celotno površino igle sprošča enoten in natančen impulz toplote skozi beljavo. Igle so med seboj lahko oddaljene 0,5 ali 0,6 cm (ICT International, 2014).



Slika 7: Razporeditev elementov pri HRM metodi (ICT International, 2014)

HRM metoda meri razmerje v povečanju temperature, ki se pojavi ob sprostitvi pulza toplote, med dvema enako oddaljenima temperaturnima sondama. To razmerje se beleži vsakih 60-100 s po sprostitvi impulza (Pfausch in sod., 2010). Na kratko lahko delovanje merilnikov ksilemskega toka opišemo na naslednji način: zgornji in spodnji termistorji na sondah merijo začetne temperaturne razmere približno 30 sekund. Nato se sproži pulz toplote iz grelna igle, ki traja 2,68 sekund. Sledi 60 sekundno mirovanje sistema, da se temperature ustalijo. Ko se vse uravnoteži, senzorji na sondah ponovno zmerijo temperaturo, kar traja 40 sekund in zabeležijo razliko v temperaturi med začetno vrednostjo in vrednostjo po ogrevanju. Določi se razmerje v temperaturah med zgornjim in spodnjim termistorjem, kar uporabimo pri izračunu hitrosti ksilemskega toka (ICT International, 2014). Če je tok ksilemske tekočine hiter, potem je razlika v temperaturi manjša, saj se toplota hitreje odvaja.

Hitrost toplotnega impulza se izračuna po naslednji enačbi:

$$V_h = (k/x) \ln(v_1/v_2) 3600 \quad [\text{m s}^{-1}] \quad \dots(9)$$

v kateri je k toplotna difuzivnost zelenega (svežega) lesa, kateri je pripisana nominalna vrednost $2,5 \times 10^{-3} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ in je odvisna od lastnosti beljave. x je razdalja (cm) med grelnikom in vsako temperaturno sondo, v_1 in v_2 prikazujeta povečanja v temperaturah (glede na začetne temperature) na točkah, kjer se nahajata temperaturni sondi, ki sta oddaljeni od grelnika za x . Če je zgornja sonda oddaljena 0,6 cm in spodnja -0,6 cm, je $x = 0,6 \text{ cm}$ (Burgess in sod., 2001).

Ko se zberejo vsi podatki, se surovi podatki meritev hitrosti toplotnega impulza popravijo z korekcijskimi faktorji, kot so napake, ki so se pojavile pri instalaciji sond v deblo in podatki o ranah, ki so nastala v deblu ob instalaciji, itd. Nato se popravljen V_h pretvori v hitrost toka (V_s , cm h^{-1}), pri čemer uporabimo tudi podatke o lastnostih prevodnega tkiva. Hitrost toka lahko izrazimo tudi prostorninsko na enoto površine prevodnega tkiva in ga poimenujemo gostota toka tekočine (F_d , $\text{cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$). Na koncu pridobimo volumsko oceno toka tekočine (F , $\text{cm}^3 \text{ h}^{-1}$), ki jo izračunamo tako, da pomnožimo V_s (ali F_d) s prevodno površino prevodnega tkiva (cm^2) (Pfausch in sod., 2010).

3 MATERIAL IN METODE

3.1 OBMOČJE RAZISKOVANJA

Raziskavo smo opravili na Podgorskem krasu, ki se nahaja v JZ delu Slovenije. Za to območje je značilno prepletanje vplivov sredozemskega in celinskega podnebja s povprečno letno temperaturo 9,9 °C, povprečno dnevno temperaturo v januarju 1,4 °C in v juliju 19,2 °C. Povprečna količina letnih padavin je 1356 mm, pri čemer izhajamo iz podatkov za 30 letno obdobje (1971-2000), ki so bili izmerjeni na meteorološki postaji Ilirska Bistrica (ARSO, 2014). Med letom se pojavita dva vrhova padavin, prvo v jeseni, drugo pozno spomladi. Pozimi je za to območje značilna burja, snežna odeja se pojavi le periodično. Prevladujoči talni tip je rendzina z zelo neenakomerno globino tal, ki ima razpon od 0 cm do več dm v talnih razpokah med skalami. Značilna je velika površinska skalovitost, tudi v zgornjem profilu tal (40 cm) skale zasedajo povprečno 50 % volumna tal. Tla so večinoma glinene teksture z malo rastlinskimi hranili, z deležem organske snovi v vrhnji plasti tal od 12 do 15 % in pH vrednostjo med rahlo bazičnim in rahlo kislim. Rastna doba se giblje od aprila do oktobra in je lahko izpostavljena bolj ostrim vremenskih razmeram, saj plitva tla in pogost veter zmanjšujeta učinek velike količine padavin in spodbujata sušo (Ferlan in sod., 2011).

Za raziskovalno ploskev smo izbrali zaraščajoči travnik (opuščen iz rabe pred cca. 30 leti), ki se nahaja v bližini dveh raziskovalnih ploskev, kjer od leta 2008 potekajo raziskave kroženja ogljika (45°33'S, 13°55'V, 400-430 m n.v., naklon ploskve: 3°). Nahaja se neposredno ob cesti Črnotiče-Podgorje oz. železniški progi Ljubljana-Koper. Ploskev pokriva manjše drevje in grmovje (40 %) z večjimi in manjšimi otočki zelnatih rastlin s prevladujočimi vrstami kot so pokončni stoklasec (*Bromopsis erecta*), nizki šaš (*Carex humilis*) in peresasta bodalica (*Stipa eriocaulis*). Lesne vrste so se na območju v procesu sukcesije razširile iz gnezd grmov, ki so se nahajala na domnevno globljih tleh. Povprečna višina drevja je 7 m z nadzemno lesno biomaso 96 m³ ha⁻¹. Na ploskvi je zastopanost različnih drevesnih vrst neenakomerna, prevladujoča lesna vrsta pa je puhasti hrast (*Quercus pubescens* Willd.) (Ferlan in sod., 2011).

3.2 MERJENJE KSILEMSKEGA TOKA

Za merjenje ksilemskega toka smo si izbrali metodo toplotnega razmerja oz. Heat Ratio Method (HRM). Razvili so jo znanstveniki na Univerzi Western Australia v Avstraliji v poznih 90 letih, med katerimi je bil vodilni znanstvenik dr. Stephen Burgess. Merilnike ksilemskega toka SFM1 (ICT International, Avstralija) izdelujejo le v podjetju ICT International v Avstraliji. Bolj podroben opis metode je naveden v poglavju Pregled objav. Meritve ksilemskega toka smo spremljali od 1. aprila do 31. julija 2014.

3.2.1 Instalacija merilnikov ksilemskega toka po metodi HRM

Na raziskovalni ploskvi smo naključno izbrali šest solitarnih dreves puhastega hrasta (*Quercus pubescens* Willd.) enakih višin (sl. 8). Označili smo jih z oznakami od H1 do H6. Pred začetkom vegetacijske sezone, dne 20.03.2014, smo jih opremili z merilniki

ksilemskega toka SFM1 za kontinuirano merjenje ksilemskega toka (Heat ratio metoda, ICT International, Avstralija). Po potrebi smo okoli debel odstranili ostalo rastje.



Slika 8: Izbrana raziskovalna ploskev in izbrani osebki puhastega hrasta (*Quercus pubescens* Willd.) z oznakami od H1 do H6

Merilnike ksilemskega toka smo namestili na severno stran vsakega drevesa. Na višini povprečno 110 cm (pregl. 4) smo najprej z dletom odstranili mrtvi del skorje, kot je prikazano na sl. 9. Nato smo namestili posebno ploščico z luknjicami, ki so bile med seboj oddaljene 0,5 mm in nam je služila kot vodilo (šablona) pri vrtanju lukenj.



Slika 9: Odstranitev dela skorje in namestitev šablone za pomoč pri vrtanju lukenj

Preglednica 4: Višina merilnikov ksilemskega toka na drevesih

Oznaka drevesa	Višina (cm)
H1	108
H2	114,5
H3	114,5
H4	106
H5	110,5
H6	112,5

Na akumulatorski-ročni vrtalnik smo namestili tanke svedre premera 1,3 mm in dolžine 75 mm, ki so izdelani posebej za instalacijo merilnikov, saj njihov premer natančno ustreza premeru igel. Z njimi smo skozi šablono izvrtali luknje v beljavo drevesa (sl. 10). Pri vrtanju smo morali biti pozorni na pravokotni kot (90°) med deblom drevesa in našim vrtalnikom z namenom, da bodo izvrtane luknje med seboj vzporedne, saj je to izredno pomembno kasneje pri samih meritvah. Prav tako smo bili pozorni, da smo vrtali počasi in natančno, saj je lahko prišlo do pregrevanja tankih svedrov oz. do njihovega hitrega umazanja z izločki drevesa, ki so nastali kot obrambna reakcija drevesa znotraj lukenj.



Slika 10: Vrtanje lukenj skozi šablono v beljavo debla

Ko smo izvrtali luknje, smo ploščico z luknjami odstranili. Nato smo merilne igle premazali s posebno silikonsko mastjo (sl. 11). Silikonska mast bo vplivala na izboljšanje toplotne povezave med iglo in stebлом ter zmanjšanje cementiranja soka in proizvodnje izločkov, kot odgovor drevesa na ranitev, ki smo jo povzročili z vrtanjem. Prav tako nam je olajšala vgradnjo igel v deblo ter po končanju meritev, bo odstranitev igel iz debla lažja.



Slika 11: Merilne igle smo premazali s posebno silikonsko mastjo

Nato smo igle vstavili v izvrtane luknje (sl. 12). Najprej smo namestili zgornjo merilno iglo, nato sredinsko grelni iglo in nazadnje spodnjo merilno iglo. Pri tem smo si pomagali še s potiskom prstov, saj bi ob uporabi česa močnega za vstavitev igel v luknje, lahko poškodovali same igle.



Slika 12: Merilne igle smo namestili v izvrtane luknje

Ko so bile merilne igle nameščene, smo namestili še merilnik ksilemskega toka, katerega smo enostavno z močno izolirano žico privezali na deblo malo nižje. Pri tem smo bili pozorni na to, da so bile žice, preko katerih so bile merilne igle povezane z instrumentom, poravnane v loku. Na vsak merilnik smo priključili solarno celico, preko katere se napaja notranja baterija v instrumentu (sl. 13). Tako smo omogočili neprekinjeno merjenje in beleženje podatkov. Pri tem načinu napajanja baterij so se ob razvoju pritalne vegetacije,

zaradi senčenja solarnih celic, pojavile težave, saj osvetlitev ni zadoščala za zadostno polnjenje. Zato smo v juniju 2014 sistem prilagodili, tako da smo vse merilnike preko kablov napajali s skupnega zbirališča električne energije s solarnimi celicami (sl. 14).



Slika 13: Namestitev merilnika ksilemskega toka in solarne celice



Slika 14: Postavitev skupnega napajanja električne energije za oskrbo baterij merilnikov ksilemskega toka

Vsak merilnik ima znotraj baterijo, spominsko kartico in USB priključek. Sledila je povezava in nastavitev instrumentov za merjenje ksilemskega toka preko USB kabla s prenosnim računalnikom. Preko njega smo merilnike priključili, jih poimenovali in preverili ali pravilno delujejo. Najprej smo vse merilnike povezali s skupnim MCC brezžičnim radio modemom (ICT International, Avstralija), ki je preko anten zbiral podatke z merilnikov, do katerih smo imeli dostop preko internetne povezave. Ker nam ni uspelo priključiti vseh merilnikov na ta način beleženja podatkov, predvsem nam ni deloval merilnik H5, smo se odločili, da bomo podatke pobirali ročno preko spominske kartice. Tako smo na 7-14 dni opravili terenski ogled in pobrali podatke iz vsakega merilnika posebej. Pri merilnikih ksilemskega toka smo uporabili program ICT SFM, kjer smo za beleženje podatkov izbrali Needle temperature mode, ki nam je shranjeval podatke v binarnem zapisu. Nato smo jih uvozili v program Sap Flow Tool (ICT International, Avstralija) in jih obdelali (Burgess in Downey, 2014).

3.2.2 Obdelava podatkov

Podatke smo obdelali v licenčnem programu Sap Flow Tool. V program smo vnesli surove (.BIN) podatke, ki jih je merilnik beležil vsakih 10 min, katere smo združili na 30 min. Da nam jih je program pravilno obdelal, smo vnesli še potrebne korekcijske faktorje oz. lastnosti dreves, ki so zahtevane v programu, za vsako drevo posebej. Za nekatere korekcijske faktorje smo morali pridobiti podatke na terenu, nekaterim smo določili konstantne vrednosti, ostale pa je program na podlagi vnesenih podatkov preračunal. Podatki, ki smo jih uporabili so navedeni v pregl. 5 in pregl. 6. Program nam je podal izračunane hitrosti ksilemskega toka (V_s) in tok tekočine skozi ksilem (F) ter nam omogočal, da smo s pridobljenimi podatki lahko direktno izrisali grafe v 2D ali 3D, ali pa smo podatke izvozili, tako surove kot izračunane, in grafe izrisali v drugih programih (ICT International, 2014).

Preglednica 5: Korekcijski faktorji s konstantnimi vrednostmi (program Sap flow tool)

Lastnosti debla (Wood properties)	Vrednosti
Toplotna difuzivnost (cm^2s^{-1})	0,0025
Sveža teža prevodnega dela debla (g)	1
Suha teža prevodnega dela debla (g)	0,5
Volumen svežega prevodnega dela debla (cm^3)	1
Lastnosti senzorja (Sensor properties)	
Razmik sond (cm)	0,5
Oddaljenost termistorja (cm)	1,5
Prvi termistor, globina (cm, pod lubjem)	0,75
Premer rane (cm)	0,18
Pre-pulse temperature	slope and intercept
HPV algorithm	HRM

Preglednica 6: Korekcijski faktorji pridobljeni na terenu

Oznaka drevesa	Globina prevodnega lesa (cm)	Premer debla (cm)	Debelina lubja (cm)	Površina prevodnega lesa (cm^2)
H1	1,5	17,25	1,3	61,968
H2	1,85	17	1,6	69,453
H3	2,5	21,25	1,1	129,98
H4	2,1	17,25	1,4	81,477
H5	1,8	19	1,2	83,692
H6	3,05	18,5	1,1	126,96

3.2.2.1 Opis pridobivanja podatkov na terenu

Določitev prevodnega in neprevodnega lesa v deblu

Dolžino prevodnega in neprevodnega lesa smo vsem izbranim drevesom puhastega hrasta (H1-H6) določili s Presslerjevim svedrom (sl. 15). Z njim smo izvrtali izvrtke skozi celotno deblo drevesa. Shranili smo jih v plastične prozorne cevke, katere smo natančno označili. Nato smo v laboratoriju izmerili dolžine in določili dolžino beljave in črnjave v deblu na podlagi razlike v barvi.



Slika 15: Vrtanje izvrtkov skozi deblo s Presslerjevim svedrom

Merjenje premera debla in debeline lubja

Premjer debla smo določili z uporabo orodja Gozdarska klupa oz. »premerka« za merjenje premera debel.

Debelino lubja smo izmerili s kljunastim merilom natančnosti 0,1 mm.

Izračun površine prevodnega lesa

Da smo preračunali tok tekočine skozi ksilem v gostoto toka skozi prevodni les, smo iz dobljenih podatkov na terenu izračunali površino prevodnega lesa (A_{sw}) za vsak hrast posebej (pregl. 6) po naslednji enačbi:

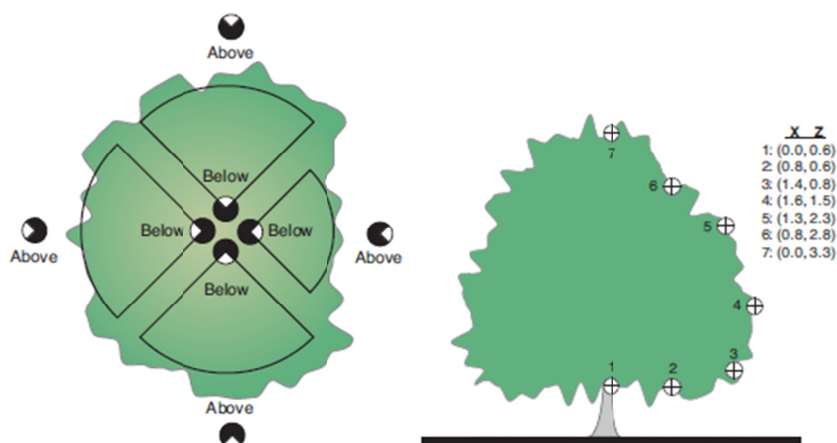
$$A_{sw} = \pi(r_d - b)^2 - \pi(r_d - b - d)^2 \quad [\text{cm}^2] \quad \dots(10)$$

kjer je r_d (cm) polmer debla, b (cm) je debelina lubja in d (cm) je globina prevodnega lesa.

3.3 INDEKS LISTNE POVRŠINE

Indeks listne površine ali Leaf area index (LAI) je razmerje med površino listov (m^2) na kvadratni meter tal (m^2). Merili smo ga z merilnikom LAI-2200 (LI-COR Inc., ZDA), ki je sestavljen iz konzole in merilne palice, ki ima na koncu nameščen optični senzor »fish-eye« z vidnim kotom 148° , ki opravlja meritve svetlobe. Meritve se opravljajo pod (below) in nad (above) krošnjo in se uporabljajo za izračun prestrežanja svetlobe skozi krošnjo pri petih zenitnih kotih. Količino listja v krošnji določimo na način, da spremljamo, kako hitro sevanje slabi ob prehodu skozi krošnjo. Vsi podatki pridobljeni tekom meritev se beležijo v konzoli in na merilni palici. Ko je potrebno, ali želimo omejiti vidno polje optičnega senzorja, lahko uporabimo različne nastavke-kapice, ki imajo odprto polje za svetlobo v različnih kotih: 0° , 10° , 45° , 90° , 180° , 270° . V navodilih za uporabo LAI-2200 so opisani protokoli merjenja v različnih krošnjah in sestojih ter pri različnem vremenu (LAI-2200 ..., 2012).

Indeks listne površine smo določili po protokolu za merjenje LAI solitarnih dreves (sl. 16) (LAI-2200 ..., 2012). Meritve smo opravljali enkrat tedensko zgodaj zjutraj, pred sončnim vzhodom, da nismo imeli težav z neposredno svetlobo. Za meritve LAI smo uporabili dve merilni palici, katere smo označili X in Y. Na obeh palicah smo na optični senzor namestili nastavek z odprtim poljem 90° . Na raziskovalni ploskvi smo si izbrali odprto površino, kjer smo določili točko za merjenje referenčne vrednosti. Tam smo na stojalu namestili merilno palico Y, ki je vseskozi merila referenčno vrednost v smeri neba, kamor smo jo obrnili. Z merilno palico X smo pri vsakem drevesu izmerili LAI vrednost na višini in v smeri neba, ki smo jo določili. Vedno smo vse meritve, posamezne in meritve referenčne vrednosti, opravljali v isti smeri neba. Podatke smo iz merilnih palic in konzole prenesli in obdelali s programom FV2200 version 2.0.0 (LI-COR Inc., ZDA) ter določili povprečne LAI vrednosti za vsako drevo.



Slika 16: Skica opravljanja meritev po protokolu za merjenje solitarnih dreves (levo); za vsako drevo smo določili obliko krošnje po vzorcu na sliki (desno), ki smo jo potrebovali pri obdelavi podatkov (LAI-2200 ..., 2012)

3.4 FENOLOGIJA

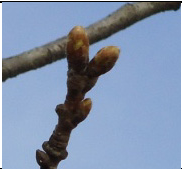
Pri vseh izbranih drevesih puhastega hrasta smo tekom meritev spremljali fenologijo. Pri drevesnih vrstah je fenologija v splošnem študija vidnih dogodkov življenjskega cikla drevesa. Spremlja se začetek in trajanje posamezne razvojne faze oz. fenofaze. Pri listopadnem gozdnem drevju se spremlja naslednje fenofaze:

- faza prvih listov,
- sekundarno rdečenje listov,
- faza prvih cvetov,
- faza splošnega rumenenja listov,
- faza splošnega odpadanja listov.

Pridobljene podatke se uporablja pri pojasnjevanju dejanskega stanja drevesa in spremljanju možnih vplivov okoljskih dejavnikov, kot so podnebna nihanja in spremembe na drevesih. V okviru monitoringa gozdov se sistematično opazuje in evidentira letne razvojne faze gozdnega drevja in biotske ter abiotske (škodljive) dogodke in pojave (Preuhsler in sod., 2004).

V okviru naloge smo na vsakem drevesu na severni strani krošnje določili eno vejo, na kateri smo s fotografiranjem spremljali pojav fenofaze prvih listov. Razdelili smo jo v več podrazredov in jo ocenjevali glede na delež listov na opazovanem delu krošnje (pregl. 7) (Preuhsler in sod., 2004; Vilhar in sod., 2013). Med opravljanjem meritev smo beležili tudi poškodbe, ki so nastale na listih (luknjice, rjave pike in lise), zaradi abiotskih in biotskih dejavnikov.

Preglednica 7: Prikaz posameznih podrazredov z opisom in slikami znotraj fenofaze faza prvih listov (Vilhar in sod., 2013)

Fenofaza opisno	Fenofaza num	Slika
Fenofaze ni (<1 % na opazovanem delu krošnje)	1	
Posamično (1-33 % na opazovanem delu krošnje)	2	
Zmerno (33-66 % na opazovanem delu krošnje)	3	
Številčno (66-99 % na opazovanem delu krošnje)	4	
Celotni opazovani del krošnje (100 %)	5	

3.5 METEOROLOŠKI PARAMETRI

Vzorci ksilemskega toka skozi sezono smo primerjali s hodi meteoroloških parametrov kot so temperatura, vlaga, VPD, padavine in voda v tleh ter evapotranspiracijo in tok CO₂ izmerjeno z eddy kovariance metodo na nivoju sestoja. Vse podatke smo pridobili z mikrometeorološkega stolpa, ki je bil leta 2008 postavljen na raziskovalno ploskev »Zaraščanje« v okviru raziskav kroženja ogljika na Podgorskem krasu (Ferlan in sod., 2011).

3.6 STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV

Podatke in grafične prikaze smo pripravili in obdelali v statističnem programu R, verzija 2.15.2 (The R Foundation for Statistical Computing, 2012). Opis mesečnih potekov in drugih parametrov smo določili z opisno statistiko (povprečje, minimum, maksimum). Povezanost med spremenljivkami (gostota toka, hitrost toka, vsebnost vode v tleh, deficit vodne pare, evapotranspiracija, tok CO₂) smo analizirali z korelacijskim koeficientom (Pearsonov, Spearmanov) in modelom za enostavno linearno regresijo.

4 REZULTATI

Na naslednjih straneh podajamo meteorološke podatke in rezultate meritev ksilemskega toka na šestih osebkih puhastega hrasta (H1-H6) za raziskovalno obdobje 1. april – 31. julij 2014 na zaraščajočih kraških površinah.

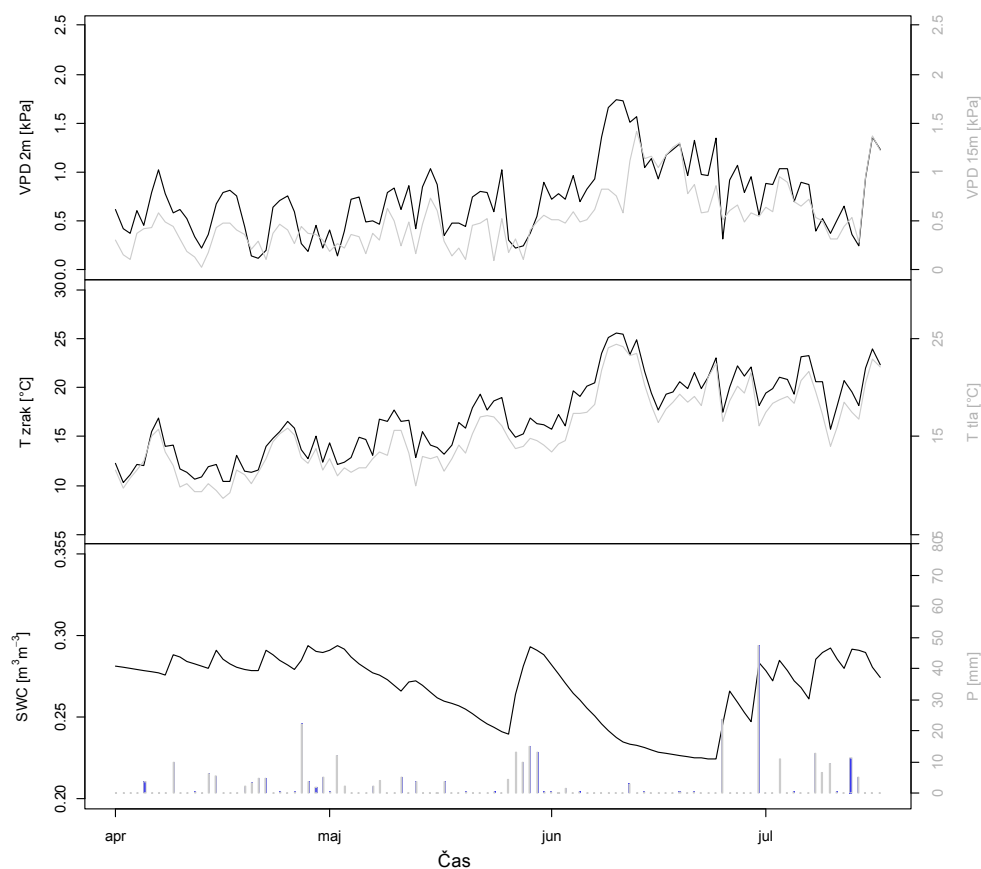
4.1 VREMENSKE RAZMERE

V obdobju od 1. aprila do 31. julija 2014 je bilo vreme precej deževno, padavine so bile vseskozi zelo pogoste (sl. 17). V celotnem obdobju je padlo 318 mm padavin, kar je več kot polovica od skupnih padavin, ki jih je padlo lansko leto (2013), ko je bilo za isto obdobje zabeleženih 169 mm padavin, za celotno leto pa 625 mm padavin. Če razdelimo skupno količino padavin v letu 2014 na mesece, je v aprilu padlo 74 mm, v maju 89,2 mm, v juniju 76,8 mm in v juliju 56,8 mm padavin. Največ padavin je bilo v mesecu maju, ko je samo v zadnjih šestih dneh zapadlo skupaj 56 mm. Zadnji dan junija je padlo 47,2 mm padavin, ki predstavlja maksimalno povprečno dnevno vrednost padavin v celotnem obdobju.

Povprečna vsebnost vode v tleh je bila v celotnem obdobju $26,8 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Najnižja je bila 25. junija, ko smo zabeležili $22,4 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ in najvišja 30. maja, ko je dosegla $30,4 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Ker krivulje vodnozadrževalnih lastnosti tal nimamo izdelane, na podlagi naših podatkov o vodi v tleh predvidevamo, da v našem obdobju merjenja do pomanjkanja vode v okolju, ki je poleti pogosto, ni prišlo. Vzrok za to, je prej omenjena velika količina padavin v opazovanem obdobju.

Pri temperaturi zraka in temperaturi tal je v obdobju merjenja opazen trend naraščanja s povprečno vrednostjo T zraka $16,9 \text{ }^{\circ}\text{C}$ in T tal $15,5 \text{ }^{\circ}\text{C}$. V primerjavi s 30 letnim obdobjem (1971-2000, meteorološka postaja Ilirska Bistrica), ko je bila povprečna temperatura zraka v istem obdobju $14,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$, so naše izmerjene vrednosti višje, kar velja tudi za primerjavo z letom 2013, ko je bila povprečna temperatura zraka od aprila do julija $14,7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ in v celem letu $10,24 \text{ }^{\circ}\text{C}$. Najnižja temperatura zraka je bila $3,7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (13.4.) in najvišja $38,1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (11.6.). Temperatura tal je bila najnižja 17. aprila ($3,04 \text{ }^{\circ}\text{C}$) in najvišja 11. junija ($32,3 \text{ }^{\circ}\text{C}$).

Pri deficitu vodne pare (VPD) skozi obdobje opravljanja meritev ni bilo zaznati kakšnega izrazitega trenda. Na 2 m je VPD od aprila do julija v povprečju znašal $0,73 \text{ kPa}$, na 15 m pa $0,45 \text{ kPa}$. Najnižjo vrednost je VPD na 2 m dosegel 6. julija, ko je znašal $0,0069 \text{ kPa}$, najvišjo pa 11. junija, ko je dosegel $3,22 \text{ kPa}$. Najvišja vrednost VPD na 15 m je bila $1,3 \text{ kPa}$ in najnižja $0,026 \text{ kPa}$. V letu 2013 so bile vrednosti VPD na 2 m kot na 15 m višje v primerjavi z našimi, in sicer je bil povprečni VPD od aprila do julija na 2 m $0,95 \text{ kPa}$ in na 15 m $0,9 \text{ kPa}$. Maksimalen VPD na 2 m je bil $3,5 \text{ kPa}$ in na 15 m $2,04 \text{ kPa}$. Minimalen na 15 m je bil $0,13 \text{ kPa}$.



Slika 17: Vremenske razmere na raziskovalni ploskvi od aprila do julija 2014; padavine (P), vsebnost vode v tleh (SWC), temperatura zraka na 2 m (T zrak) in temperatura tal na globini 10 cm (T tla) ter deficit vodne pare (VPD) na 2 in 15 m

4.2 PRIMERJAVA SUROVIH PODATKOV GOSTOTE TOKA, INDEKSA LISTNE POVRŠINE IN FENOLOŠKEGA RAZVOJA MED OSEBKI PUHASTEGA HRASTA

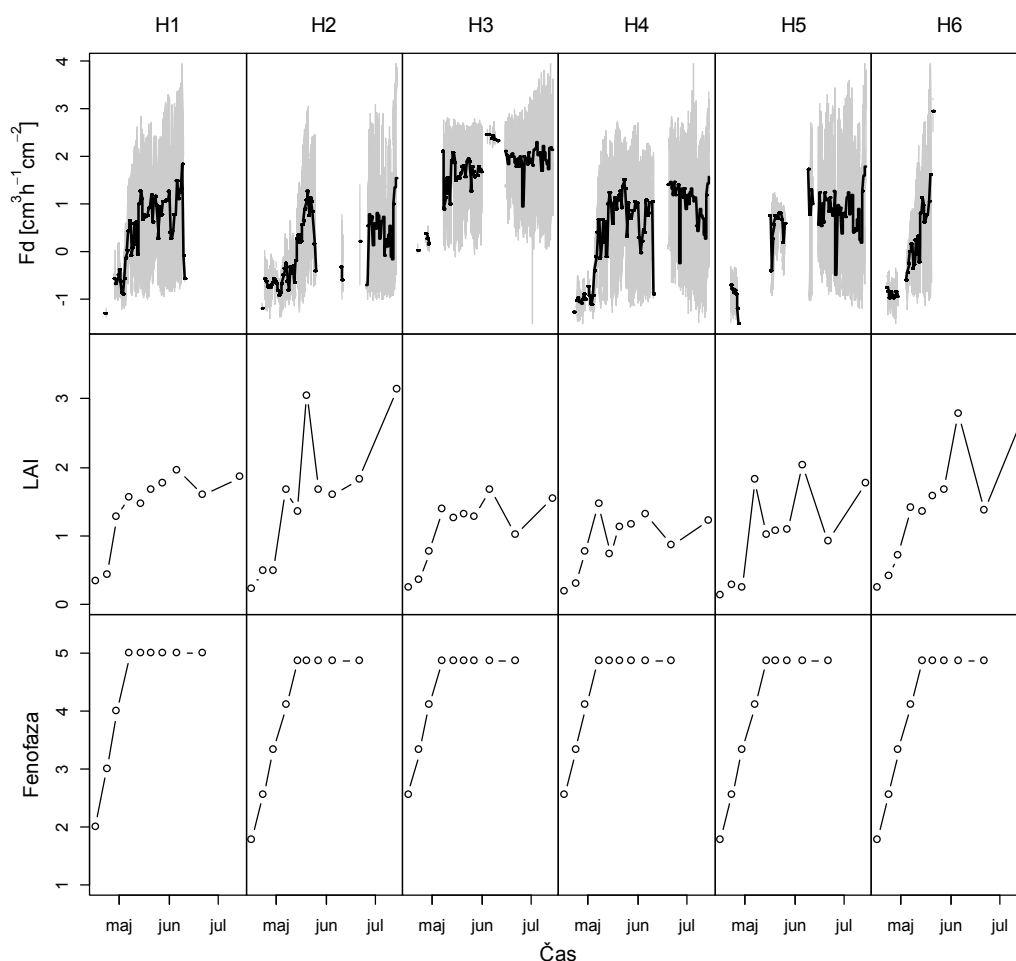
Iz sl. 18 lahko razberemo, da pri vseh osebkih puhastega hrasta lahko opazimo trend povečevanja gostote toka vode skozi preučevano obdobje. Podatki o povprečni gostoti in povprečni hitrosti toka za posamezen hrast v preučevanem obdobju, so navedeni v pregl. 8.

Preglednica 8: Povprečna in maksimalna gostota (F_d) ter hitrost (V_s) toka vode skozi ksilem za vse osebke puhastega hrasta (H1-H6); $F_d > 0$, $V_s > 0$

Drevo	F_d ($\text{cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$)		V_s ($\text{cm}^3 \text{ h}^{-1}$)	
	Povp.	Max	Povp.	Max
H1	1,45	3,95	0,15	0,57
H2	3,34	10,23	3,93	8,21
H3	2,76	4,28	2,68	3,98
H4	1,3	3,31	0,79	2,12
H5	2,96	6,21	3,03	5,16
H6	1,95	5,11	1,84	4,74

Gostota toka je bila tako pozitivna (tok navzgor), kot negativna (povratni tok). Na začetku opravljanja meritev je tok pri vseh pretežno povraten, potem se na začetku maja začne gibati navzgor proti krošnji. Prazni prostori med podatki so posledica težav pri poteku meritev in pridobivanju podatkov.

Fenološki razvoj proučevanih dreves je bil precej podoben. Odpiranje popkov (2. podrazred fenofaze faza prvih listov) se je pri hrastih začelo v drugi polovici aprila. 16. aprila smo zabeležili odpiranje popkov pri hrastih H1, H3 in H4 in en teden kasneje pri hrastih H2, H5 in H6. Polno olistanje je nastopilo v mesecu maju. Pri hrastih H1, H3 in H4 je bilo zabeleženo v prvi dekadi (07.05.), pri H2, H5 in H6 pa v drugi dekadi (14.05.) meseca maja. Skladen s fenološkim razvojem je bil tudi porast indeksa listne površine, pri katerem od aprila do julija pri vseh hrastih opazimo trend naraščanja. Pri posameznih drevesih hrasta lahko opazimo veliko variabilnost med LAI-vrednostmi izmerjenimi v različnih terminih.

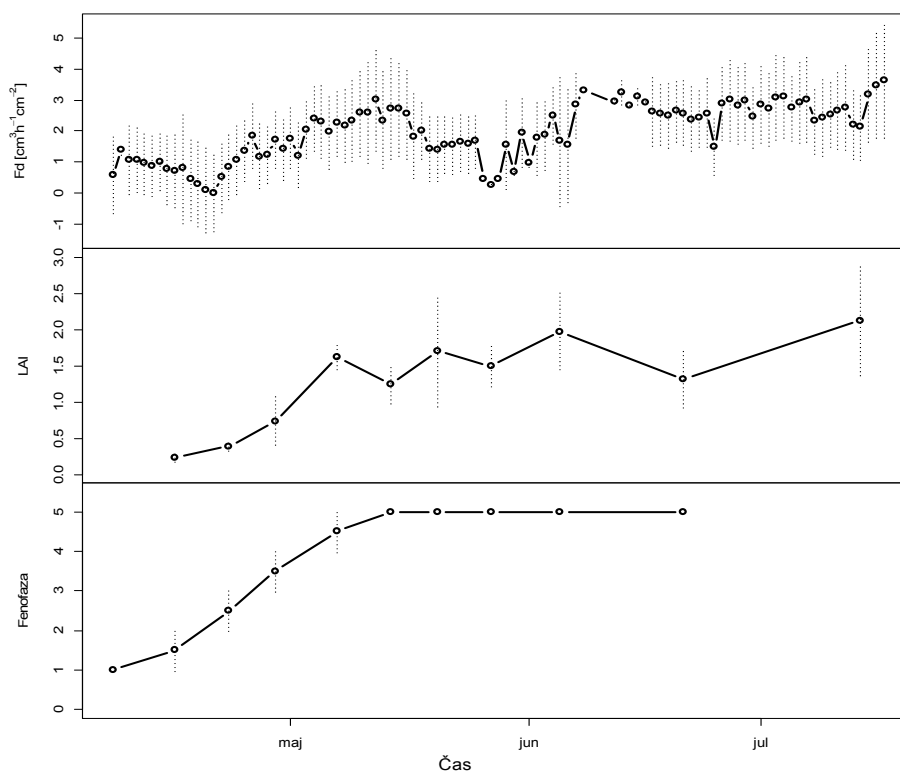


Slika 18: Surovi podatki (sivo obarvanje) gostote vode skozi ksilem (F_d) z dodanim povprečjem (črno obarvanje), indeks listne površine (LAI) in potek fenofaze prva faza listov, za vse osebke puhastega hrasta

4.3 POVEZAVA GOSTOTE TOKA VODE Z INDEKSOM LISTNE POVRŠINE IN FENOLOŠKIM RAZVOJEM

Povprečni LAI je bil v celotnem obdobju merjenja najmanjši v aprilu, ko so bili popki še vedno zaprti. Ker je za puhasti hrast značilno, da od lanskega leta obdrži do spomladi manjši delež suhega listja, smo pri meritvah LAI zabeležili manjšo povprečno dnevno vrednost in sicer je ta 16. aprila znašala 0,23. V času polnega olistanja je bil LAI največji in je njegova povprečna dnevna vrednost 14. julija znašala 2,13 (sl. 19).

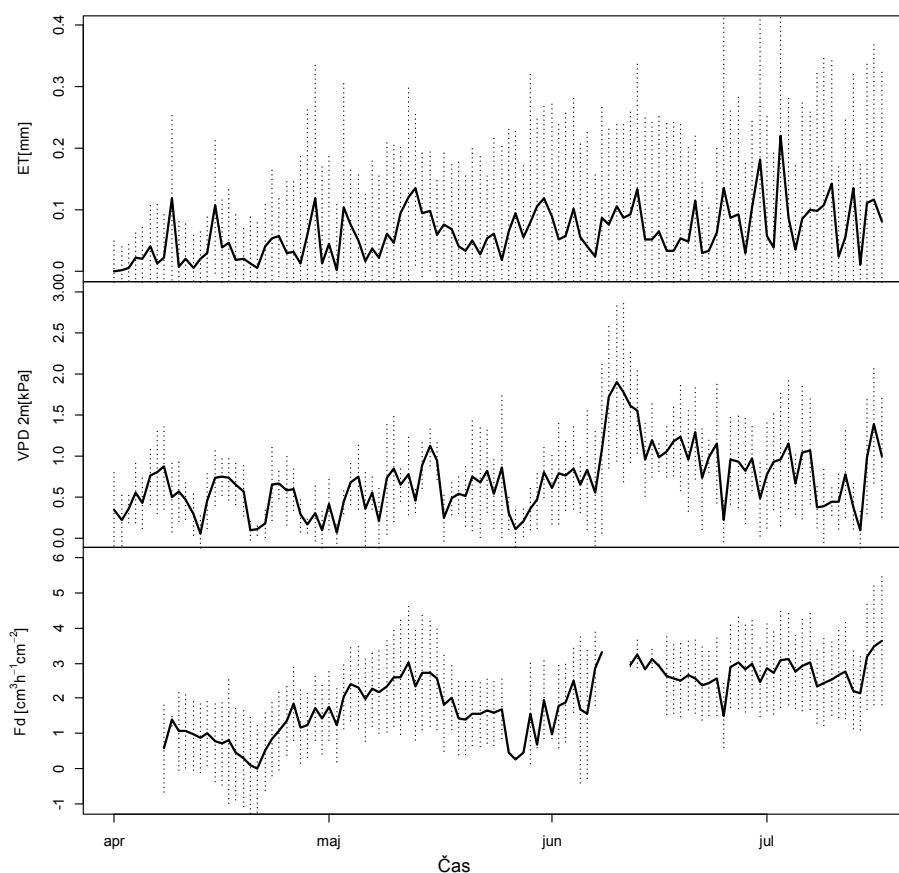
Pri poteku povprečne dnevne gostote ksilemskega toka za vse hraste skozi obdobje merjenja lahko opazimo minimalen trend povečevanja, vendar s pogostimi nihanji, kar lahko povežemo z vremenom, ki je bilo skozi celotno obdobje precej nestabilno (sl. 19). Povprečna gostota toka je bila $1,92 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ in povprečna hitrost toka $1,61 \text{ cm h}^{-1}$. Na začetku aprila je zaznati zmanjševanje gostote toka, ki je 17. aprila dosegla minimalno povprečno dnevno vrednost $-0,23 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. Nato se je povečevala vse do sredine maja (12.05.), ko je dosegla povp. dnevno vrednost $2,76 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. Sledil je ponoven postopni padec (27.05., $0,27 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$), kateremu so sledila nihanja rasti in padanja gostote toka. 25. junija lahko zaznamo še zadnji manjši padec (povp. dnevna vrednost $1,37 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$), nato pa se je gostota v času povečevala in dosegla svojo maksimalno vrednost na koncu obdobja merjenja, 17. julija je bila njena povprečna dnevna vrednost $3,59 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. V celotnem obdobju pa je dosegla največjo vrednost en dan prej, 16. julija, $5,52 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. Povprečna dnevna hitrost je bila največja 7. junija in je znašala $3,53 \text{ cm h}^{-1}$, maksimalna v celotnem obdobju merjenja pa 16. julija, ko je hitrost dosegla $4,49 \text{ cm h}^{-1}$.



Slika 19: Povprečne dnevne vrednosti s standardnim odklonom vseh merjenih puhastih hrastov (H1-H6): posamezne fenofaze, indeks listne površine (LAI) in gostoto toka skozi ksilem (F_d)

4.4 POVEZAVA MED EVAPOTRANSPIRACIJO, DEFICITOM VODNE PARE IN GOSTOTE TOKA VODE SKOZI KSILEM

Evapotranspiracija sestoja skozi obdobje merjenja ne prikazuje izrazitega sezonskega vzorca (sl. 20). Najmanjša povprečna dnevna evapotranspiracija je bila v začetku aprila (02.04.) in je znašala 0,026 mm in največja 3. julija, ko je znašala 0,249 mm. Celotna ET v obdobju od aprila do julija je bila 603,0 mm. Pri vseh prikazanih parametrih lahko opazimo, da se ob nastopu slabšega vremena njihove vrednosti zmanjšajo, saj izrazit padec povezan s slabim vremenom, lahko opazimo v tretji dekadi aprila, ob koncu maja in koncu junija, ko so bile zelo pogoste in obilne padavine. Iz sl. 20 lahko razberemo, da sta bolj povezana gostota toka in deficit vodne pare, medtem ko pri evapotranspiraciji ne opazimo kakšnih izstopajočih potekov. Velikost standardnega odklona pri vseh treh spremenljivkah nam kaže, da je razpršenost porazdelitve izmerjene vrednosti velika, kar je posledica dnevnih hodov parametrov.

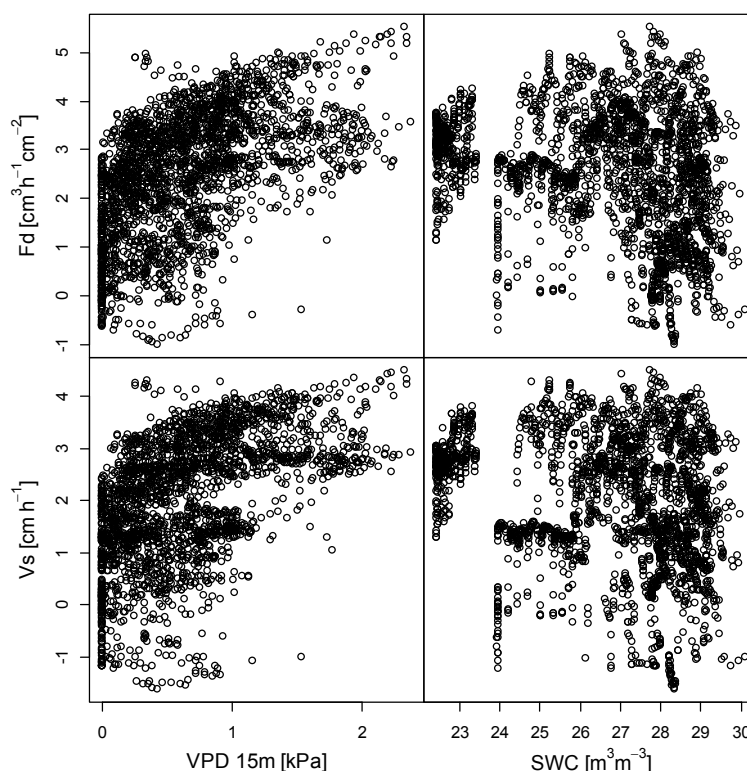


Slika 20: Povprečne dnevne vrednosti gostote vode skozi ksilem (F_d), deficita vodne pare (VPD) na 2 m in evapotranspiracije (ET) na nivoju sestoja za preučevano obdobje za vse hraste, s standardnim odklonom

4.5 POVEZANOST GOSTOTE IN HITROSTI KSIEMSKEGA TOKA Z DEFICITOM VODNE PARE NA 15 M IN VSEBNOSTJO VODE V TLEH

Iz slike odvisnosti gostote toka in hitrosti toka z deficitom vodne pare je razvidno, da se za naše obdobje merjenja kaže linearen vzorec povezave, zato smo za izračun povezanosti izbrali Pearsonov koeficient korelacije (sl. 21). Spremenljivki gostota toka in VPD imata koeficient korelacije 0,534, kar nakazuje, da je povezava pozitivna. Deficit vodne pare pojasnjuje 28,5 % variabilnosti gostote toka, ostalih 71,5 % z modelom ne moremo pojasniti ($R^2=0,2853$). Koeficient korelacije med hitrostjo toka in deficitom vodne pare je 0,517, kar pomeni, da je korelacija med njima pozitivna. Deficit vodne pare pojasni 26,7 % variabilnosti hitrosti toka, ostalih 73,3 % ostane z modelom nepojasnjenih ($R^2=0,2676$).

Pri odvisnosti F_d s SWC na sliki ne opazimo izrazite linearne povezave.

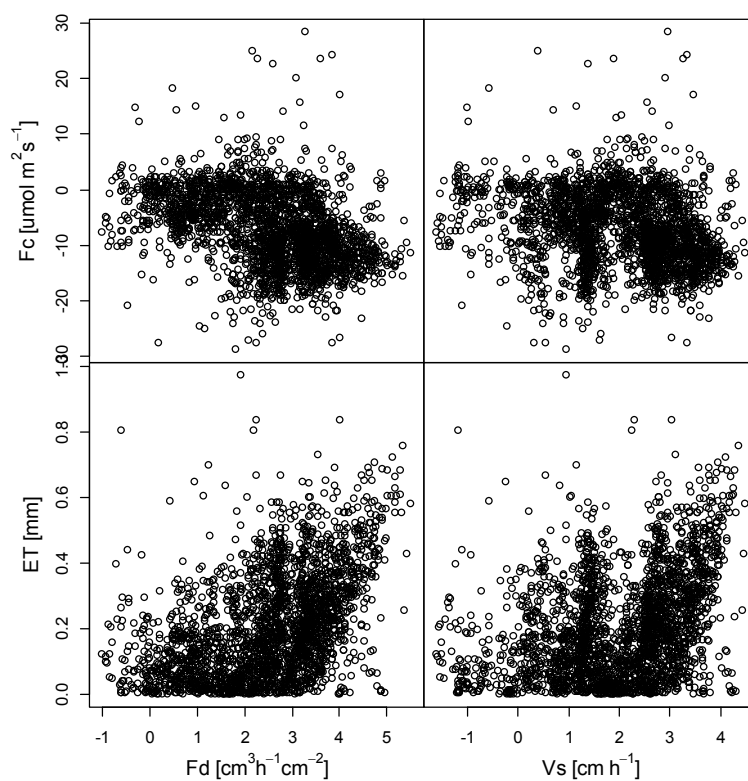


Slika 21: Povezanost gostote (F_d) in hitrosti ksilemskega toka (V_s) z deficitom vodne pare na 15 m (VPD) in vsebnostjo vode v tleh (SWC) za vse hraste; dnevne vrednosti s filtrom: globalna radiacija (R_g) $> 4 \text{ W m}^{-2}$ in padavine (P) = 0 mm

4.6 POVEZANOST EVAPOTRANSPIRACIJE IN TOKA CO_2 Z GOSTOTO IN HITROSTJO KSILEMSKEGA TOKA

Na sl. 22 smo prikazali odvisnost med evapotranspiracijo in tokom CO_2 z gostoto in hitrostjo ksilemskega toka za vse osebkne puhastega hrasta. Pearsonov korelacijski koeficient za ET in F_d znaša 0,467, kar nam pove, da je povezanost med njima pozitivna. Med ET in hitrostjo toka smo prav tako dobili pozitivno korelacijo (0,352), vendar je ta šibkejša v primerjavi s povezanostjo med gostoto toka in ET.

Pri odvisnosti med F_c in gostoto ter hitrostjo toka iz slike ni razvidna linearna povezava. Pri obeh povezanostih, tako med gostoto in F_c (-0,453) kot med hitrostjo in F_c (-0,296), smo dobili negativni korelacijski koeficient, kar pomeni, da ima flux CO_2 z obema spremenljivkama šibko negativno korelacijo.



Slika 22: Povezanost evapotranspiracije (ET) in toka CO_2 (F_c) z gostoto ksilemskega toka (F_d) in povprečno hitrostjo ksilemskega toka (V_s) za vse hraste; dnevne vrednosti s filtrom: globalna radiacija (R_g) $> 4 \text{ W m}^{-2}$ in padavine (P) = 0 mm

5 RAZPRAVA

5.1 KAKOVOST PODATKOV

Za spremljanje in določevanje lastnosti toka skozi ksilem je že dalj časa na voljo več različnih metod oz. merilnikov za merjenje ksilemskega toka. Mi smo se odločili, da bomo ksilemski tok merili po metodi toplotnega razmerja oz. Heat ratio method. S tovrstno metodo smo se soočili prvič, zato smo se tekom meritev soočili s kar nekaj težavami in pomanjkljivostmi, ki so vplivale na kakovost podatkov. Pri namestitvi merilnikov na drevesa nismo imeli posebnih težav. Vsi napotki in smernice so bili dobro razloženi v priročniku. Ob namestitvi merilnikov je bila potrebna velika natančnost in previdnost, saj so igle na merilniku izredno tanke in občutljive, tako smo morali uporabljati res minimalno silo pri potisku igel v luknje, ki smo jih pred tem izvrtali. Že pri nakupu merilnikov smo se odločili za nakup MCC multiconverterja, ki omogoča oddajanje podatkov preko GSM modema v ICT bazo (ICT, Avstralija) in potem dostopanje do njih preko spletne aplikacije ICT Data View z uporabniškim imenom in geslom. Tak način prenosa podatkov je najenostavnejši in ima pred ostalimi tudi to prednost, da smo lahko sproti spremljali delovanje SFM-jev in tudi izrisovali grafe. Že na začetku povezovanja merilnikov ksilemskega toka z MCC multiconverterjem smo imeli težave pri merilnikih na hrastih H1 in H5, ki jih nismo mogli povezati na oddaljeno beleženje podatkov. Pri merilniku na hrastu H1 smo ugotovili, da je vzrok izpraznjena notranja baterija in smo težavo odpravili. Povezave z merilnikom H5 nikakor nismo mogli vzpostaviti, čeprav je le ta nemoteno delal, zato smo se odločili, da bomo podatke pobirali ročno in jih obdelali v programu Sap Flow Tool. To so bile prve manjše težave pri upravljanju z merilniki. V nadaljevanju smo imeli težave z delovanjem merilnikov, zato smo večkrat zabeležili izpad podatkov, ki so se pojavili zaradi težav pri napajanju notranjih baterij. Posamezna solarna celica, ki je napajala en merilnik, je prejela premalo sončne energije in posledično premalo oskrbovala baterijo. To se je zgodilo zaradi visoke podrasti, ki je senčila solarne celice. Zato smo napajanje preuredili, tako da smo naredili skupno zbirališče sončne energije z vsemi solarnimi celicami skupaj (sl. 14). Imeli smo tudi težave pri pobiranju podatkov z merilnikov, in sicer nismo mogli prenesti podatkov iz spominske kartice na računalnik ali na kartici sploh ni bilo podatkov. To vse je vplivalo na kontinuirano beleženje podatkov in na njihovo kakovost. Težave smo sproti uspešno reševali, vendar še vedno obstaja prostor za izboljšave. Kljub omenjenim težavam, smo metodo relativno uspešno vpeljali. Izkušnje nam bodo vsekakor koristile pri lastnem nadaljnjem delu ali kot pomoč drugim pri izvajanju metod za spremljanje ksilemskega toka.

Izpostavili bi še variabilnost podatkov pri indeksu listne površine (LAI), ki je nastala zaradi določenih pomanjkljivosti, ki smo se jih zavedli šele na koncu meritev. Pri merjenju LAI smo se tudi prvič soočili z novo metodo in sicer z opravljanjem meritev po protokolu za solitarna drevesa, ki smo jo prevzeli iz priročnika za merjenje LAI (LAI-2200 ..., 2012). Ugotovili smo, da bi za boljšo kakovost podatkov morali odpraviti naslednje napake: meritve bi morala izvajati vedno ista oseba, še bolj natančno bi morali določiti višino in smer meritev, biti pozorni na položaj »fish-eye« leče na merilni palici in pomembno bi bilo tudi opravljati meritve ob čim bolj podobnem vremenu. Kljub pomanjkljivostim smo metodo uspešno izvedli in si pridobili dragocene izkušnje.

5.2 GOSTOTA IN HITROST KSILEMSKEGA TOKA PRI PUHASTEM HRASTU

Pri analizi rezultatov gostote in hitrosti ksilemskega toka smo ugotovili, da se vrednosti med osebki puhastega hrasta kar precej razlikujejo (pregl. 8). Izmed vseh hrastov je imel hrast H2 največjo povprečno gostoto in hitrost toka skozi ksilem. Prav tako je dosegel največjo gostoto in hitrost toka skozi obdobje. Najmanjšo povprečno gostoto in maksimalno gostoto toka je imel hrast H4. Najmanjšo povprečno hitrost je imel hrast H1, ki je dosegel tudi najmanjšo izmed maksimalnih hitrosti med vsemi hrasti. Koliko vode bo drevo prečrpalo skozi ksilem, je odvisno od površine njegovega prevodnega lesa (pregl. 6), kot tudi od števila in premera trahej. Hrast H2 je dosegel najvišje tako povprečne kot maksimalne vrednosti gostote in hitrosti toka, vendar je njegova površina prevodnega lesa šele druga največja v primerjavi z ostalimi hrasti. Največjo površino smo ocenili pri hrastu H3, ki ima skoraj še enkrat večjo površino prevodnega lesa ($129,98 \text{ cm}^2$), kot hrast H2 ($69,45 \text{ cm}^2$), vendar so vrednosti povprečne gostote in hitrosti toka malo manjše, maksimalne vrednosti F_d in V_s pa so od hrasta H2 manjše več kot za polovico njegove vrednosti. Gostota toka, tako povprečna kot maksimalna, je bila najmanjša pri hrastu H4, ki ima površino prevodnega lesa tretjo največjo ($81,47 \text{ cm}^2$) v primerjavi z ostalimi, vendar večjo, kot hrast H1 ($61,96 \text{ cm}^2$), ki ima najmanjšo in pri katerem smo zabeležili najmanjše vrednosti tako povprečne kot maksimalne vrednosti hitrosti toka. Hrast H1 ima, kljub manjši površini prevodnega lesa, večje vrednosti hitrosti toka, kot hrast H2, kar je verjetno povezano s premerom trahej. Spremljali smo tudi premer debla in globino prevodnega lesa (pregl. 6), kjer smo ugotovili, da hrast z največjo površino prevodnega lesa nima tudi največjega premera debla ali globine prevodnega lesa in obratno. Tako lahko povzamemo, da sta tako gostota kot hitrost toka tesno povezani z anatomijo lesa, vendar moramo pri interpretaciji upoštevati tudi druge vplive, kot so starost ter vitalnost drevesa, zunanji dejavniki ter okoljska vegetacija (Schiller in sod., 2007; Taneda in Sperry, 2008).

Ko smo vse dnevne vrednosti vseh hrastov združili v skupno povprečno vrednost za to območje (sl. 19), smo v obdobju od aprila do julija zabeležili največjo povprečno gostoto toka $5,52 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ in največjo povprečno hitrost toka $4,49 \text{ cm h}^{-1}$. V literaturi smo za puhasti hrast našli največjo gostoto toka $25 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ izmerjeno v letu 2003 (Poyatos in sod., 2005) in največjo hitrost toka $24,8 \text{ cm h}^{-1}$, izmerjeno v letu 2004 (Poyatos in sod., 2007). Za pirenejski hrast (*Quercus pyrenaica*) Hernández-Santana in sod. (2008) navajajo, da so v letu 2007 zabeležili maksimalno gostoto toka $18 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. Pri hrastu, ki mu v Izraelu pravijo »Tabor oak« (*Quercus aegilops* L. ssp. *Ithaburensis*), so za celotno sezono zabeležili visoko maksimalno hitrost 70 cm h^{-1} , v aprilu in maju je segala tudi do 100 cm h^{-1} (Schiller in sod., 2007). Vrednosti podane iz literature so veliko večje, kot naše izmerjene vrednosti, kar je povezano s tem, da so bile izmerjene v sušnih obdobjih in veljajo za celotno rastno sezono. Naše vrednosti so bile izmerjene v krajšem obdobju in v veliko bolj vlažnih razmerah. Ker raziskave ksilemskega toka večinoma potekajo na območjih s pogostim pomanjkanjem vode v okolju in v daljših časovnih razponih, nismo našli nobenih bolj primerljivih vrednosti gostote ali hitrosti toka, ki bi jih primerjali z našimi.

5.3 PREVERJANJE HIPOTEZ

Gostota ksilemskega toka je na začetku vegetacije tesno povezana s fenološkim razvojem rastlin (H1).

Gonilna sila ksilemskega toka je transpiracija, ki omogoča oddajanje vode in privzem ogljikovega dioksida skozi listne reže in je tesno povezana z razvojem listov. Z večanjem listne površine, se tako povečuje tudi ksilemski tok, na katerega močno vplivajo tudi drugi okoljski dejavniki. Pri puhastem hrastu (navajamo podatke za povprečni skupni puhasti hrast) se je v mesecu aprilu, na začetku vegetacije, povprečna dnevna gostota toka gibala okoli vrednosti $1 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. Nato je tik pred olistanjem začela padati in je dosegla minimalno povprečno dnevno vrednost $-0,23 \text{ cm}^3 \text{ h}^{-1} \text{ cm}^{-2}$. Takrat je tok zamenjal smer in je potekal povratno, iz debela skozi korenine proti tlem. Tak vzorec smo zasledili pri vseh hrastih na začetku vegetacijske dobe. O povratnem toku razlagajo Smith in sod. (1999), ki so z metodo za merjenje ksilemskega toka raziskovali tok vode v koreninah. Ko je vsebnost vode med različno globokimi plastmi tal neenakomerna oz. se vsebnost vode z globino zmanjšuje, je povratni tok posledica fizikalnih procesov, saj ko so tla bolj suha potegnejo vodo iz bolj vlažnih korenin. Za drevesne vrste, ki rastejo na sušnejših območjih, je značilno, da razvijejo globoke korenine, da v času velikega deficita vode v okolju privzemajo vodo iz globljih plasti tal. Ko je razlika v vodnem potencialu med zgornjimi in globljimi plastmi tal velika, drevesa s povratnim tokom preko vertikalnih korenin pošiljajo vodo skozi korenine v tla. S tem vplivajo na dvig vodnega potenciala globoko v tleh in si tako omogočijo boljšo oskrbo z vodo v zelo sušnem obdobju. Na ta način tudi ohranjajo vitalnost korenin in verjetno tudi vplivajo na rast stranskih korenin in si tako posledično povečujejo svoj koreninski sistem, kar pa še ni popolnoma raziskano in potrjeno. Tekom raziskave so ugotovili, da je bil v obdobju suše povratni tok večji, predvsem ponoči. Ko pa je nastopilo večje deževje, je bil povratni tok še vedno prisoten, vendar so bile vrednosti manjše. To nakazuje, da so naši osebki puhastega hrasta s svojim povratnim tokom oskrbovali globlje plasti tal z vodo (David in sod., 2013), vendar tega ne moremo trditi zagotovo, saj v literaturi nismo našli nobenih raziskav, ki bi se bolj natančno ukvarjale s povratnim tokom v ksilemu nadzemnih delov. Izmerjeni povratni tok vode skozi ksilem je lahko tudi posledica nepravilnih meritev ksilemskega toka, ki izhajajo iz napake pri nastavitvi igel v deblo. Da bi to bolj natančno ovrednotili, bi morali določiti »zero sap flow« oz. »ničelni tok« vode skozi ksilem. To bi dosegli tako, da bi iz debela izrezali ven del prevodnega lesa in na ta način prekinili ksilemski tok. Tako bi lahko izmerili, ali merilniki še vedno zaznavajo tok vode, ki ga v teh pogojih ne bi smeli (Hogg in Hurdle, 1997; Burgess in Downey, 2014).

Tekom naše raziskave so se popki začeli odpirati v tretji dekadi aprila. Popolno olistanje je v povprečju pri vseh hrastih nastopilo v prvi polovici maja. Na sl. 19 je razvidno kako gostota ksilemskega toka lepo sledi odpiranju brstov in povečevanju olistanosti hrastov. Meritve indeksa listne površine v povprečju prav tako sledijo poteku fenofaze prva faza listov. Enaki spomladanski vzorec gostote ksilemskega toka so dobili Wullschleger in sod. (2001), ki so spremljali sezonsko transpiracijo listopadnega sestoja sestavljenega iz različnih lesnih vrst z metodo merjenja ksilemskega toka. Tekom raziskave so beležili tudi indeks listne površine. Ugotovili so, da spomladanski vzorec gostote ksilemskega toka pri različnih hrastih sledi razvoju listov v krošnji. Ko so se listi začeli v drugi polovici aprila

razvijati, se je, tako kot pri nas, gostota toka začela povečevati, dokler ni olistanje v prvi polovici maja doseglo svoje maksimalne površine.

Lahko zaključimo, da je ksilemski tok tesno povezan z razvojem listov na začetku vegetacijskega obdobja in hipotezo H1 potrdimo. Če bi pridobili še podatke o količini listov na m³ krošnje, bi lahko podali podatek o tem, koliko listne mase oskrbuje ksilemski tok pri vsakem drevesu. V grobem bi lahko tudi preračunali, koliko vode skozi ksilem porabi en list ali ena veja oz. 1 m² listne površine, če bi izmerili pravokotno projekcijo krošnje.

V obdobju polne olistanosti na gostoto ksilemskega toka vpliva razpoložljivost vode v tleh in vlažnost zraka (H2).

Spremljali smo odvisnost gostote in hitrosti ksilemskega toka z vsebnostjo vode v tleh in deficitom vodne pare. Ugotovili smo, da tako gostota kot hitrost toka kažeta pozitivno linearno povezanost z deficitom vodne pare. Deficit vodne pare pojasni malo več kot četrtno variabilnosti gostote in malo manj hitrosti toka. Iz sl. 20 je dobro razvidno, kako gostota ksilemskega toka tekom našega obdobja raziskovanja sledi deficitu vodne pare. Ko smo v prvi polovici meseca junija zabeležili pomanjkanje padavin, se je deficit vodne pare povečal, kar je sprožilo tudi večji vlek vode po rastlini in posledično večjo gostoto toka.

Hogg in Hurdle (1997) sta v svoji raziskavi ugotovila, da se med gostoto in VPD nakazuje linearna povezava, vse dokler VPD ne preseže določeno vrednost (v njuni raziskavi VPD > 1 kPa). Takrat se gostota toka ne povečuje več linearno, ampak pride do njene saturacije oz. izravnave krivulje, kar je posledica zapiranja listnih rež, kar nato vodi v zmanjševanje ksilemskega toka. Taka povezava je še posebej izrazita v sušnejšem obdobju. Do enakih ugotovitev so prišli Chen in sod. (2014), ki so raziskovali povezavo meteoroloških parametrov z vzorci ksilemskega toka pri rastlini žižole (*Ziziphus jujuba* Mill.). Navajajo, da se je ksilemski tok povečal ob povečanju deficita vodne pare v zraku, kar nakazuje njuno povezavo. Prav tako so ugotovili, da se ob pomanjkanju vode v tleh vrednost gostote toka izravna, ko VPD preseže določeno vrednost. Do podobnih ugotovitev so prišli Jonard in sod. (2011), ki so raziskovali prevodnost listnih rež in gostoto ksilemskega toka pri bukvi in hrastih med solitarnimi drevesi in v mešanem sestoju. Navajajo, da je bila povezanost gostote z VPD pri hrastu v solitarnem sestoju večja, kot pri bukvi. V mešanem sestoju se je vzorec obrnil in je bila povezanost večja pri drevesih bukve kot pri hrastih. To je povezano z različno izpostavljenostjo drevesne krošnje vplivom atmosfere. Z naraščanje listne površine oz. njene gostote se vpliv VPD na gostoto toka zmanjša. Tako so solitarna drevesa bolj izpostavljena atmosferskim dejavnikom, kar povečuje njihovo povezanost z gostoto ksilemskega toka. Chang in sod. (2014) so tekom raziskave prav tako ugotovili, da se hitrost ksilemskega toka povečuje z naraščanjem deficita vodne pare. Vendar je odnos VPD in gostote ter hitrosti toka odvisen tudi od drugih okoljskih dejavnikov. Pomemben dejavnik je svetloba, saj je z jakostjo fotosintetsko aktivnega sevanja (PAR) povezana prevodnost listnih rež (ob večjem PAR so reže bolj odprte), kar pa vpliva na transpiracijo in s tem transport vode po ksilemu. Prav tako na povezanost gostote toka in VPD vpliva vsebnost vode v tleh (Chen in sod., 2014). Za opis odvisnosti gostote oz. hitrosti ksilemskega toka od omenjenih parametrov bi bilo potrebno uporabiti kompleksnejše nelinearne modele.

Analizirali smo tudi odvisnost med gostoto in hitrostjo ksilemskega toka z vsebnostjo vode v tleh (SWC). Iz naših podatkov na sl. 21 ni zaznati nobenega jasnega vzorca povezave. Pri nadaljnji obdelavi podatkov smo ugotovili, da med gostoto in SWC obstaja zelo šibka negativna povezava, kar velja tudi za povezanost med hitrostjo toka in SWC. V našem obdobju merjenja je padlo razmeroma veliko padavin, glede na pretekla leta, tako da se SWC ni nikoli drastično zmanjšal. Najbolj se je zmanjšal v mesecu juniju, ko je bilo kratko obdobje brez padavin, ko smo zabeležili najmanjšo povprečno dnevno vrednost v celotnem obdobju, $22,4 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$. Predvidevamo, da zaradi omenjenih vzrokov, ne moremo podati bolj jasnega vzorca povezave med SWC in gostoto ter hitrostjo toka.

Podobne ugotovitve smo našli v raziskavi, ki so jo opravili Poyatos in sod. (2008), kjer prav tako navajajo, da ne morejo podati značilnega vzorca med SWC in gostoto toka, čeprav je gostota toka močno povezana z vsebnostjo vode v tleh. V sušnih letih, ko je bila vsebnost vode v tleh majhna, so pri puhastem hrastu zabeležili večji ksilemski tok, kot v letih z večjo SWC. Vendar do te povezave niso prišli vsako leto, saj so se vodne razmere razlikovale. Enak vzorec so ugotovili tudi pri rdečem boru. Cammalleri in sod. (2013) so primerjali gibanje vsebnosti vode v tleh med dvema letoma (09/10) in poročajo, da ko se SWC zmanjša pod določeno mejo ($\sim 0,16 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$) za daljše obdobje, rastlina ksilem oskrbuje le z vodo, ki jo ima v območju korenin. Določena povezava med SWC in ksilemskim tokom obstaja, vendar na regulacijo vode vplivajo tudi drugi dejavniki, tako je potrebna bolj kompleksna statistična analiza, ki bi nam podala informacijo o odnosu med SWC in gostoto ksilemskega toka (Chang in sod., 2014).

Če povzamemo, sta gostota in hitrost toka z deficitom vodne pare povezana, in sicer smo iz podatkov ugotovili, da se za naše obdobje nakazuje pozitivna linearna odvisnost. Lahko zaključimo, da vlažnost zraka, ki smo jo v naši raziskavi vrednotili kot deficit vodne pare, vpliva na gostoto ksilemskega toka. Prav tako obstaja povezava med ksilemskim tokom in vsebnostjo vode v tleh. Kakšna je ta povezava ne moremo podati natančno, je pa eden pomembnejših faktorjev, ki sodeluje pri odzivu ksilemskega toka na druge meteorološke parametre (Chen in sod., 2014). V okviru hipoteze H2 lahko potrdimo, da vlažnost zraka vpliva na gostoto toka. Vpliv razpoložljivosti vode v tleh na gostoto toka pa je potrebno še bolj natančno raziskati in preučiti.

Sezonski vzorec ksilemskega toka je povezan z evapotranspiracijo ekosistema (H3).

Evapotranspiracija ekosistema predstavlja skupek vode, ki izhlapi v ozračje iz tal in prisotne vegetacije. V našem obdobju merjenja pri evapotranspiraciji ni bilo zaznati nobenega značilnega trenda, ki bi ga lahko neposredno povezali z vzorcem ksilemskega toka. Smo pa opazili, da je bila evapotranspiracija večja (603 mm) od skupnih padavin (318 mm) v tem obdobju. To povezujemo s tem, da je padlo precej več padavin, kot jih pade ponavadi v istem obdobju, zato so rastline imele v tleh na voljo veliko vode, kar je vplivalo na povečano transpiracijo in posledično na večjo evapotranspiracijo. Evaporacija tal je tudi doprinesla delež k evapotranspiraciji, vendar menimo, da je ta manjši, saj temperature niso bile tako visoke, da bi bilo povečanje izhlapevanja vode iz tal prisotno. Nadaljnja statistična analiza nam je podala rezultat, da med evapotranspiracijo in ksilemskim tokom obstaja šibka pozitivna linearna povezava. Analizirali smo tudi zvezo

med hitrostjo toka in evapotranspiracijo, kjer smo dobili podobne rezultate, s tem da je linearna povezava med njima še šibkejša.

Cammalleri in sod. (2013) so raziskovali evapotranspiracijo in vodni stres v namakanem nasadu oljk s kombinacijo metode za spremljanje ksilemskega toka in metode eddy kovariance. V nalogi so ksilemski tok preračunali in vrednotili kot transpiracijo, ki so jo skozi obdobje meritev primerjali z ET. Vseskozi so sledili tudi vsebnosti vode v tleh, ki vpliva na evaporacijo in posledično na velikost ET. Ugotovili so, da sta se ET in transpiracija vseskozi enako gibali in kazali zelo podobne vrednosti. V primeru zmanjšanja ET, ni bilo zaznati padca v transpiraciji, ampak je bil padec povezan z zmanjšanjem vode v tleh. Do enakih ugotovitev so prišli tudi Chen in sod. (2014), ki navajajo, da sta evapotranspiracija in ksilemski tok med seboj linearno povezana.

Vzporedno smo analizirali tudi odvisnost toka CO_2 z gostoto in hitrostjo toka. Ugotovili smo, da sta oba parametra ksilemskega toka obratno linearno povezana s F_c , vendar je njihova povezanost šibka, predvsem to velja za odvisnost med hitrostjo toka in F_c . To lahko enostavno razložimo s procesom transpiracije, ki omogoča sproščanje vode v atmosfero in privzem ogljika za proces fotosinteze. Ko je transpiracija velika, je poraba ogljika iz atmosfere večja in izpust CO_2 v zrak manjši (Larcher, 2003). Ferlan in sod. (2011) so tekom meritev kroženja ogljika na kraških površinah ugotovili, da raziskovalna ploskev »zaraščanje«, na kateri poteka tudi naša raziskava, predstavlja ponor ogljika v primerjavi s ploskvijo »travnik«, ki je vir ogljika. Za lesne vrste je namreč značilno, da zaradi velike listne površine, več ogljika v svojo biomaso vežejo, kot izpustijo nazaj v atmosfero. Tako predstavljajo ponor v kroženju ogljika (Wang in sod., 2014).

Hipotezo H3 potrdimo, saj lahko povzamemo, da je evapotranspiracija močnejše povezana z gostoto, kot s hitrostjo toka, vendar se z obema spremenljivkama kaže šibka linearna povezava. Tok CO_2 pa je tako z gostoto kot z hitrostjo šibko negativno povezan. Povezanost med ksilemskim tokom in evapotranspiracijo bi lažje ovrednotili, če bi razpoložljivost vode v ekosistemu tekom sezone nihala v večjem obsegu. Menimo, da bi morali obdobje spremljanja parametrov razširiti na celotno vegetacijsko sezono, da bi lahko podali bolj natančne ugotovitve in povezave med spremenljivkami.

Zaključno mnenje

Da bi podali bolj natančne povezave in odvisnosti med ksilemskim tokom in okoljskimi parametri, bi potrebovali večji nabor podatkov z različnimi vremenskimi razmerami, za daljše obdobje in po možnosti tudi za več let, katere bi potem med seboj primerjali. Na podlagi kratkega obdobja opazovanja težko podamo natančne in točne ugotovitve, predvsem je to oteženo, ker ima rastlina kompleksen sistem delovanja, na katerega vplivajo mnogi dejavniki, tako notranji kot zunanji. Tako rezultate podajamo z določeno mero previdnosti. Med posameznimi parametri se seveda nakazujejo določeni vzorci povezave, vendar tega ne moremo zagotovo trditi. Za bolj natančne podatke in obsežno analizo bi bilo smotno analizirati še druge parametre in jih pridobiti z neposrednimi meritvami ali s preračuni, kot so stomatalna prevodnost, transpiracija, hidravlična prevodnost, listna površina, učinkovitost izrabe vode (WUE) in drugi (Tognetti in sod., 2007; Poyatos in sod., 2008; Jonard in sod., 2011; Cammalleri in sod., 2013; Renninger in sod., 2014). Rastline

so tekom evolucije razvile različne prilagoditve in načine upravljanja z vodo, kar je pri interpretaciji rezultatov potrebno upoštevati.

6 SKLEPI

Na podlagi dobljenih rezultatov tekom raziskave, lahko podamo naslednje sklepe:

- Pred začetkom vegetacije, predvsem ponoči, smo pri puhastem hrastu izmerili povratni tok. Predvidevamo, da je nastal zaradi gradienta v vodnem potencialu med koreninami in talnimi plastmi koreninjenja. Lahko pa je izmerjeni povratni tok posledica nepravilnih meritev ksilemskega toka, ki izhajajo iz napake pri nastavitvi igel v deblo. Da bi podali bolj natančne ugotovitve, so potrebne nadaljnje raziskave.
- Porast hitrosti oz. gostote ksilemskega toka na začetku vegetacije časovno sledi razvoju listne površine, kar kažeta tako primerjava tokov s fenološkimi podatki kot tudi primerjava z LAI.
- Na tok vode po ksilemu pri puhastem hrastu vplivajo različni zunanji dejavniki. Eden od pomembnih dejavnikov je deficit tlaka vodne pare v ozračju.
- Ugotovili smo, da se med gostoto toka in deficitom vodne pare nakazuje linearna povezava. Ob večjem pomanjkanju vode v ozračju, je bil tok vode skozi ksilem večji.
- Med vsebnostjo vode v tleh in gostoto vode ne moremo podati nobene značilne povezave. Iz naših podatkov se nakazuje šibka linearna povezava, vendar imamo premalo podatkov, da bi lahko to z zagotovostjo trdili. Predvidevamo, da je povezava bolj kompleksna, saj vzporedno na ksilemski tok vpliva več dejavnikov.
- Evapotranspiracija in gostota toka sta med seboj povezani.
- Za bolj natančne rezultate bi morali obdobje merjenja razširiti na celotno rastno sezono, po možnosti na obdobje več let, v katerem bi zajeli sušna in vlažna obdobja. Kakovost meritev bi lahko povečali z večjim številom merilnikov. Dodatne merilnike bi lahko namestili na dodatna drevesa ali bi podvojili meritve na posameznih drevesih. Tako bi podali bolj natančne povezave med ksilemskim tokom in okoljskimi dejavniki ter bolj natančno opisali gibanje ksilemskega toka pri puhastem hrastu.

7 POVZETEK

V razgibani kraški pokrajini lahko na površinah, ki se zaraščajo, opazimo vegetacijo v različnih sukcesijskih stopnjah, od travnikov do sekundarnih hrastovih gozdov. Na njeno sestavo ima izreden vpliv raba tal in abiotski dejavniki, med katerimi prevladuje razpoložljivost vode. Kljub relativno veliki količini padavin je, zaradi slabe vodozadrževalne sposobnosti prevladujočega tipa tal in matične podlage, pojav suše zelo pogost. Rastline se na take razmere različno prilagodijo z morfološkimi, anatomskimi in fiziološkimi prilagoditvami.

V okviru naloge nas je zanimala regulacija vode pri puhastem hrastu (*Quercus pubescens* Willd.), ki med lesnimi vrstami na zaraščajočih območjih pogosto prevladuje. Namen naloge je bil z meritvami ksilemskega toka ovrednotiti njegovo gospodarjenje z vodo tekom vegetacijske sezone. Zanimala nas je povezava ksilemskega toka z različnimi okoljskimi dejavniki, zato smo mesečne meritve ksilemskega toka primerjali z indeksom listne površine, fenologijo, hodi meteoroloških parametrov in evapotranspiracijo na nivoju sestoja.

Za raziskovalno ploskev smo izbrali zaraščajoči travnik, ki se nahaja neposredno ob cesti Černotiče-Podgorje oz. železniški progi Ljubljana-Koper. Za meritve ksilemskega toka smo uporabili metodo toplotnega razmerja oz. Heat Ratio Method (HRM). Merilnik je sestavljen iz ohišja z notranjo baterijo in konzolo za beleženje podatkov ter treh igel, ki se jih vstavi v prevodni les. Spodnja in zgornja igla beležita razmerje v povečanju temperature, ki se dogodi ob sprostitvi kratkega pulza toplote iz srednje grelnice igle. HRM metoda je edina, ki omogoča poleg merjenja majhnih in velikih hitrosti toka tudi merjenje zelo nizkih hitrosti toka in povratnega toka vode po ksilemu.

Na raziskovalni ploskvi smo izbrali šest solitarnih dreves, katere smo pred začetkom rastne sezone opremili z merilniki ksilemskega toka. Za vse smo uredili skupno zbirališče energije preko večjega števila solarnih celic, katero smo preko kablov dovajali notranji bateriji v vsakem merilniku. Na ta način smo zagotovili nemoteno beleženje podatkov. Vzporedno smo opravljali meritve indeksa listne površine z merilnikom LAI-2200 in spremljali potek fenofaze prva faza listov. Z mikrometeorološkega stolpa, ki je bil leta 2008 postavljen na raziskovalno ploskev »Zaraščanje« v okviru raziskav kroženja ogljika na Podgorskem krasu, smo pridobili hode meteoroloških parametrov kot so temperatura, vlaga, deficit vodne pare, padavine in voda v tleh ter evapotranspiracijo in tok CO₂ izmerjeno z eddy kovariance metodo na nivoju sestoja (Ferlan in sod., 2011).

Meritve smo opravljali od 1. aprila do 31. julija 2014. Podatke smo iz merilnikov ksilemskega toka preko spominske kartice ročno pobirali vsake dva tedna. Obdelali smo jih v programu Sap Flow Tool, iz katerega smo jih nato izvozili in skupaj z ostalimi rezultati vzporednih meritev opravili statistično analizo in izris grafov v statističnem programu R.

Za obdobje od aprila do julija so bile značilne pogoste padavine z opaznim trendom naraščanja temperature, tako ni bilo pojava suše, ki smo ga pričakovali. Pri

evapotranspiraciji ni bilo v obdobju merjenja opaziti nobenega značilnega vzorca. Deficit vodne pare in vsebnost vode sta bila povezana s potekom padavin. Ugotovili smo, da je pri puhastem hrastu pred začetkom vegetacije prisoten povratni tok vode skozi korenine v tla. Predvidevamo, da je to posledica fizikalnih procesov, ki se dogodijo zaradi nizke vsebnosti vode v talnih plasteh koreninjenja v primerjavi z vsebnostjo vode v koreninah. Tako bolj suha tla potegnejo vodo iz bolj vlažnih korenin. Na ta način se povečuje zaloga vode v globljih plasteh tal ob vertikalnih koreninah. Menimo, da bi morali ta fenomen še bolj podrobno raziskati in ovrednotiti. Lahko pa je izmerjeni povratni tok posledica nepravilnih meritev ksilemskega toka, ki izhajajo iz napake pri nastavitvi igel v deblo. Da bi to bolj natančno ovrednotili, bi morali določiti »zero sap flow« oz. »ničelni tok« vode skozi ksilem. Ko se je začel fenološki razvoj, se je ksilemski tok obrnil od korenin proti brstom in temu sledil vse do olistanja. Prav tako je indeks listne površine sledil poteku fenofaze prva faza listov in je v času meritev kazal trend povečevanja. Zanimala nas je povezava med gostoto in hitrostjo toka z meteorološkimi parametri, kot so deficit vodne pare, vsebnost vode v tleh, evapotranspiracija in tok CO₂. Ugotovili smo, da sta gostota in hitrost toka povezani z vsemi omenjenimi parametri. Gostota toka je odvisna od deficita vodne pare, ki vpliva na velikost tlačne razlike, ki poganja ksilemski tok. Med gostoto in vsebnostjo vode v tleh nismo zaznali nobenega značilnega vzorca, vsekakor pa ima močan vpliv oz. je eden izmed glavnih dejavnikov, ki vplivajo na ksilemski tok. Z večjo transpiracijo se poveča izhlapevanje vode skozi listne reže, kar vodi v večji ksilemski tok. To doprinese k večji evapotranspiraciji ekosistema, kar smo potrdili tudi z našimi podatki. Ker je transpiracija velika, se asimilira več CO₂ za proces fotosinteze, kar doprinese k manjšemu toku CO₂ v ozračje. Tako puhasti hrast predstavlja ponor v kroženju ogljika.

Z metodo smo se srečali prvič, zato se nam je tekom merjenja pojavilo kar nekaj težav, ki smo jih sproti uspešno reševali. To je vplivalo tudi na kakovost naših podatkov, saj smo imeli veliko izpadov merilnikov, zaradi različnih vzrokov. Kljub temu smo metodo relativno uspešno postavili in jo izvedli. Za bolj natančno in obsežno analizo bi morali obdobje merjenja razširiti na celotno sezono oz. spremljati dinamiko ksilemskega toka več let, ki bi vključevala sušnejša in vlažnejša obdobja. Vzporedno bi lahko meritve dopolnili s spremljanjem dodatnih parametrov (stomatalna prevodnost, transpiracija, vodni potencial itd.).

8 VIRI

- ARSO-Agencija Republike Slovenije za okolje. 2014.
http://meteo.arso.gov.si/met/sl/climate/tables/normals_71_00/ (05.07.2014)
- Bellot J., Ortiz de Urbina J. M. 2008. Soil water content at the catchment level and plant water status relationships in a Mediterranean *Quercus ilex* forest. *Journal of Hydrology*, 357: 67-75
- Besson C. K., Lobo-do-Vale R., Rodrigues M. L., Almeida P., Herd A., Grant O. M., David T. S., Schmidt M., Otieno D., Keenan T. F., Gouveia C., Mériaux C., Chaves M. M., Pereira J. S. 2014. Cork oak physiological responses to manipulated water availability in a Mediterranean woodland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 184: 230-242
- Brus R. 2004. Drevesne vrste na Slovenskem. Ljubljana, Založba Mladinska knjiga: 399 str.
- Burgess S., Downey A. 2014. SFM1 sap flow meter manual. Version 1.0. ICT Avstralija, International Pty Ltd.: 198 str.
- Burgess S. S. O., Adams M. A., Turner N. C., Beverly C. R., Ong C. K., Khan A. A. H., Bleby T. M. 2001. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology*, 21: 589-598
- Cammalleri C., Rallo G., Agnese C., Ciraolo G., Minacapilli M., Provenzano G. 2013. Combined use of eddy covariance and sap flow techniques for partition of ET fluxes and water stress assessment in an irrigated olive orchard. *Agricultural Water Management*, 120: 89-97
- Chang X., Zhao W., He Z. 2014. Radial pattern of sap flow and response to microclimate and soil moisture in Qinghai spruce (*Picea crassifolia*) in the upper Heihe River Basin of arid northwestern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 187: 14-21
- Chen D., Youke W., Liu S., Wei X., Wang X. 2014. Response of relative sap flow to meteorological factors under different soil moisture conditions in rainfed jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) plantations in semiarid Northwest China. *Agricultural Water Management*, 136: 23-33
- Corcuera L., Camarero J. J., Gil-Pelegrín E. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees*, 18: 83-92
- Cruziat P., Cochard H., Améglio T. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59: 723-752

- Damesin C., Rambal S. 1995. Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *New Phytologist*, 131: 159-167
- David T. S., Pinto C. A., Nadezhdina N., Kurz-Besson C., Henriques M. O., Quilhó T., Cermak J., Chaves M. M., Pereira J. S., David J. S. 2013. Root functioning, tree water use and hydraulic redistribution in *Quercus suber* trees: A modeling approach based on root sap flow. *Forest Ecology and Management*, 307: 136-146
- Dermastia M. 2007. Pogled v rastline. Ljubljana, Nacionalni inštitut za biologijo: 235 str.
- Eilmann B., Weber P., Rigling A., Eckstein D. 2006. Growth reactions of *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. to drought years at a xeric site in Valais, Switzerland. *Dendrochronologia*, 23: 121-132
- Eilmann B., Zweifel R., Buchmann N., Fonti P., Rigling A. 2009. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. *Tree Physiology*, 29: 1011-1020
- Ferlan M., Alberti G., Eler K., Batič F., Peressotti A., Miglietta F., Zaldei A., Simončič P., Vodnik D. 2011. Comparing carbon fluxes between different stages of secondary succession of a karts grassland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 140: 199-207
- Galle A., Esper J., Feller U., Ribas-Carbo M., Fonti P. 2010. Responses of wood anatomy and carbon isotope composition of *Quercus pubescens* saplings subjected to two consecutive years of summer drought. *Annals of Forest Science*, 67: 809
- Grossiord C., Gessler A., Granier A., Pollastrini M., Bussotti F., Bonal D. 2014. Interspecific competition influences the response of oak transpiration to increasing drought stress in a mixed Mediterranean forest. *Forest Ecology and Management*, 318: 54-61
- Hernández-Santana V., David T. S., Martínez-Fernández J. 2008. Environmental and plant-based controls of water use in a Mediterranean oak stand. *Forest Ecology and Management*, 255: 3707-3715
- Hogg E. H., Hurdle P. A. 1997. Sap flow in trembling aspen: implications for stomatal responses to vapour pressure deficit. *Tree Physiology*, 17: 501-509
- ICT International. 2014.
<http://au.ictinternational.com/products/plants/sap-flow/> (03.03.2014)
- Jonard F., André F., Ponette Q., Vincke C., Jonard M. 2011. Sap flux density and stomatal conductance of European beech and common oak trees in pure and mixed stands during the summer drought of 2003. *Journal of Hydrology*, 409: 371-381

- Krajncič B. 2001. Botanika: Razvojna in funkcionalna morfolologija z anatomijo. 3. Izdaja. Maribor, Univerza v Mariboru, Fakulteta za kmetijstvo: 452 str.
- LAI-2200 Plant canopy analyzer: Instruction manual. 2012. ZDA, LI-COR, Inc.: 218 str.
- Lambers H., Stuart Chapin III F., Pons L. T. 2008. Plant physiological ecology, 2. Izdaja. ZDA, New York, Springer: 623 str.
- Larcher W. 2003. Physiological plant ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups, 4. izdaja. Berlin, Springer: 513 str.
- Lovisol C., Schubert A. 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. Journal of Experimental Botany, 49, 321: 693-700
- Lu P., Urban L., Zhao P. 2004. Granier's Thermal Dissipation Probe (TDP) Method for Measuring Sap Flow in Trees: Theory and Practice. Acta Botanica Sinica, 46, 6: 631-646
- Manes F., Vitale M., Donato E., Giannini M., Puppi G. 2006. Different ability of three Mediterranean oak species to tolerate progressive water stress. Photosynthetica, 44, 3: 387-393
- McCulloh K. A., Sperry J. S. 2005. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency. Tree Physiology, 25: 257-267
- Nardini A., Salleo S., Trifilò P., Lo Gullo M. A. 2003. Water relations and hydraulic characteristics of three woody species co-occurring in the same habitat. Annals of Forest Science, 60: 297-305
- Pfautsch S., Bleby T. M., Rennenberg H., Adams M. A. 2010. Sap flow measurements reveal influence of temperature and stand structure on water use of *Eucalyptus regnans* forests. Forest Ecology and Management, 259: 1190-1199
- Poyatos R., Llorens P., Gallart F. 2005. Transpiration of montane *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. forest stands measured with sap flow sensors in NE Spain. Hydrology and Earth System Sciences, 9: 493-505
- Poyatos R., Čermák J., Llorens P. 2007. Variation in the radial patterns of sap flux density in pubescent oak (*Quercus pubescens*) and its implications for tree and stand transpiration measurements. Tree Physiology, 27: 537-548
- Poyatos R., Llorens P., Piñol J., Rubio C. 2008. Response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pubescent oak (*Quercus pubescent* Willd.) to soil and atmospheric water deficits under Mediterranean mountain climate. Annals of Forest Science, 65: 306

- Preuhsler T., Bastrup-Birk A., Beuker E. 2004. Manual on methods and criteria for harmonised sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests, Part IX, Phenological Observations. ICP Forests: 21 str.
<http://www.metla.fi/eu/icp/phenology/> (03.07.2014)
- Renninger H. J., Carlo N., Clark K. L., Schäfer K. V. R. 2014. Physiological strategies of co-occurring oaks in a water- and nutrient-limited ecosystem. *Tree Physiology*, 34: 159-173
- Schiller G., Cohen S., Ungar E. D., Moshe Y., Herr N. 2007. Estimating water use of sclerophyllous species under East-Mediterranean climate III. Tabor oak forest sap flow distribution and transpiration. *Forest Ecology and Management*, 238: 147-155
- Smith D. M., Allen S.J. 1996. Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany*, 47, 305: 1833-1844
- Smith D. M., Jackson N. A., Roberts J. M., Ong C. K. 1999. Reverse flow of sap in tree roots and downward siphoning of water by *Grevillea robusta*. *Functional Ecology*, 13: 256-264
- Taiz L., Zeiger E. 2010. Plant physiology. 5. izdaja. Sunderland, ZDA, Sinauer Associates, Inc.: 782 str.
- Taneda H., Sperry J. S. 2008. A case-study of water transport in co-occurring ring-versus diffuse-porous trees: contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling. *Tree Physiology*, 28: 1641-1651
- Tessier L., Nola P., Serre-Bachet F. 1994. Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. *New Phytologist*, 126: 355-367
- Tognetti R., Longobucco A., Raschi A. 1998. Vulnerability of xylem to embolism in relation to plant hydraulic resistance in *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* co-occurring in a Mediterranean coppice stand in central Italy. *New Phytologist*, 139: 437-447
- Tognetti R., Cherubini P., Marchi S., Raschi A. 2007. Leaf traits and tree rings suggest different water-use and carbon assimilation strategies by two co-occurring *Quercus* species in a Mediterranean mixed-forest stand in Tuscany, Italy. *Tree Physiology*, 27:1741-1751
- Tyree M. T., Ewers F. W. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119: 345-360
- Villar-Salvador P., Castro-Díez P., Pérez-Rantomé C., Montserrat-Martí G. 1997. Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees*, 12: 90-96

- Vilhar U., Skudnik M., Simončič P. 2013. Fenološke faze dreves na ploskvah intenzivnega monitoringa gozdnih ekosistemov v Sloveniji. *Acta Silvae et Ligni*, 100: 5-17
- Vodnik D. 2012. Osnove fiziologije rastlin. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo: 141 str.
- Wang H., Zhao P., Zou L. L., McCarthy H. R., Zeng X. P., Ni G. Y., Rao X. Q. 2014. CO₂ uptake of a mature *Acacia mangium* plantation estimated from sap flow measurements and stable carbon isotope discrimination. *Biogeosciences*, 11: 1393-1411
- Wullschleger S. D., Hanson P. J., Todd D. E. 2001. Transpiration from a multi-species deciduous forest as estimated by xylem sap flow techniques. *Forest Ecology and Management*, 143: 205-213
- Zweifel R., Steppe K., Sterck F. J. 2007. Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting ecophysiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of Experimental Botany*, 58, 8: 2113-2131

ZAHVALA

Za neomajno pomoč pri izvedbi poskusa in pisanju magistrske naloge se najlepše zahvaljujem mentorju prof. dr. Dominiku Vodniku in somentorju asist. dr. Mitji Ferlanu. Iskrena hvala vama za vse nasvete, potrpežljivost, številne pogovore in vzpodbudo pri nadaljnjem delu.

Lepo se zahvaljujem recenzentki prof. dr. Marini Pintar in predsednici komisije za zagovor prof. dr. Marijani Jakše za hiter pregled magistrske naloge in vse komentarje ter nasvete, ki so pripomogli k izboljšanju naloge.

Najlepše se zahvaljujem tudi dr. Klemenu Elerju za vso pomoč pri terenskem delu kot pri obdelavi podatkov in pisanju naloge. Hvala tudi za prijetno druženje in izmenjavo misli.

Zahvaljujem se svoji družini za vso podporo in vzpodbudo ter potrpežljivost tekom celotnega študija in pri pisanju magistrske naloge. Zahvaljujem se mami za vso pomoč.

Marko, hvala tebi za vso podporo in vzpodbudo, za zaupanje in potrpežljivost tekom celotnega študija in pri pisanju magistrske naloge. Hvala ti za razumevanje, pogovore in vse pozitivne misli ter veselje.

Hvala tudi vsem neimenovanim, prijateljem in znancem, za vzpodbudne besede, podporo in nasmejano druženje.

»Ne hodi tam, kjer je že vse shojeno.
Hodi tam, kjer ni hodil še nihče, a za seboj pusti dobro vidne sledi.«

-Ralph Waldo Emerson-

PRILOGA A

Izbrani osebki puhastega hrasta pred olistanjem in po olistanju (H1-H6)

H1



H2



H3



H4



H5



H6

