

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Maja HUMAR

**IZKORISTEK SVETLOBE IN VODE PRI INVAZIVNEM
TUJERODNEM VELIKEM PAJESENU (*Ailanthus altissima* (Mill.)
Swingle) IN DOMORODNEM MALEM JESENU (*Fraxinus ornus* L.)**

MAGISTRSKO DELO

**RADIATION AND WATER USE EFFICIENCY OF THE INVASIVE
ALIEN TREE OF HEAVEN (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) AND
NATIVE MANNA ASH (*Fraxinus ornus* L.)**

M. SC. THESIS

Ljubljana, 2016

Na podlagi Statuta Univerze v Ljubljani ter po sklepu senata Biotehniške fakultete z dne 3. 11. 2013 je bilo potrjeno, da kandidatka izpolnjuje pogoje za magistrski podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti ter za opravljanje magisterija znanosti s področja biologije.

Magistrsko delo je nastalo na Univerzi v Ljubljani, Biotehniški fakulteti, Oddelku za biologijo v okviru podiplomskega študija bioloških in biotehniških znanosti, smer biologija.

Za mentorja je bila imenovana prof. dr. Alenka Gaberščik.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: doc. dr. Igor ZELNIK
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: doc. dr. Tadeja TROŠT SEDEJ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: prof. dr. Franc BATIČ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Datum zagovora: 29. 9. 2016

Podpisana izjavljam, da je magistrsko delo rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Maja Humar

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

- ŠD Md
- DK UDK 581.5:582.4(043.2)=163.6
- KG veliki pajesen (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle)/mali jesen (*Fraxinus ornus* L.)/sevanje/izkoristek vode/fotokemična učinkovitost/vodni potencial listov/transpiracija/fotosinteza skorje/optične lastnosti
- AV HUMAR, Maja, univ. dipl. biologinja
- SA GABERŠČIK, Alenka (mentor)
- KZ SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
- ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti, področje biologije
- LI 2016
- IN IZKORISTEK SVETLOBE IN VODE PRI INVAZIVNEM TUJERODNEM VELIKEM PAJESENU (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) IN DOMORODNEM MALEM JESENOM (*Fraxinus ornus* L.)
- TD Magistrsko delo
- OP XI, 115 str., 12 pregl., 22 sl., 1 pril., 286 vir.
- IJ sl
- JI sl/en
- AI Invazivnost tujerodnih vrst je povezana z njihovimi morfološkimi, biokemijskimi in fiziološkimi lastnostmi ter fenotipsko plastičnostjo. Da bi pojasnili invazivnost velikega pajesena (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) v submediteranskem območju, smo primerjali fiziološke odzive na skrajne temperaturne in sušne razmere pri invazivnem velikem pajesenu in domorodnem malem jesenu (*Fraxinus ornus* L.). Rezultati meritev kažejo, da je veliki pajesen na sušo bolj prilagojen. Fotokemična učinkovitost FS II in vodni potencial listov velikega pajesena sta v primerjavi z malim jesenom večja tudi v neugodnih sušnih razmerah in v opoldanskem času poleti. Na podlagi meritev ugotavljamo tudi, da je mali jesen bistveno bolj hidrolabilen. Kljub temu, da so odrasle rastline obeh vrst svetloлюбne, meritve anatomskih in biokemijskih parametrov listov kažejo, da je mali jesen zaradi oblike krošnje nekoliko bolj prilagojen na senčne razmere. Razlika v specifični listni površini ni statistično značilna. Rezultati meritev kažejo tudi, da pri obeh vrstah intenziteta sevanja pozitivno vpliva na vsebnost UV absorbirajočih snovi. Vrsti se bistveno bolj razlikujeta v odbojnosti in presevnosti svetlobe skorje v primerjavi z listi. Na podlagi meritev fotokemične učinkovitosti FS II predvidevamo tudi, da lahko fotosinteza skorje pri malem jesenu pomembno prispeva k ogljikovi bilanci rastline tekom celega leta, zlasti pa v času, ko je drevo brez listov in v ekstremnih razmerah, kot je na primer suša.

KEY WORDS DOCUMENTATION

- DN Md
- DC UDC 581.5:582.4(043.2)=163.6
- CX tree of heaven (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle)/manna ash (*Fraxinus ornus* L.)
/radiation/water use efficiency/photochemical efficiency/leaf water
potential/transpiration/inner bark photosynthesis/optical properties
- AU HUMAR, Maja, B. Sc. Biology
- AA GABERŠČIK, Alenka (supervisor)
- PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
- PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Postgraduate Study of Biological and
Biotechnical Sciences, Field: Biology
- PY 2016
- TI Radiation and water use efficiency of the invasive alien tree of heaven (*Ailanthus
altissima* (Mill.) Swingle) and native manna ash (*Fraxinus ornus* L.)
- DT Master of Science Thesis
- NO XI, 115 p., 12 tab., 22 fig., 1 ann., 286 ref.
- LA sl AL sl/en
- AB Invasiveness of alien plants is associated with their morphological, biochemical and
physiological traits and plastic responses to environmental conditions. To explain the
invasiveness of tree of heaven (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) in the
submediterranean part of Slovenia, we compared the physiological responses to
extreme temperature and drought conditions of the invasive alien *A. altissima* and
native manna ash (*Fraxinus ornus* L.). The results have shown that *A. altissima* is
better adapted to drought. Photochemical efficiency of PS II and leaf water potential
of *A. altissima*, when compared to *F. ornus*, prove to be higher even in drought
conditions and during the midday depression. *F. ornus* turned out to be much more
hydrolabile in comparison to *A. altissima*. Although both species are classified as
shade-intolerant species, measurements of anatomical and biochemical parameters
indicate that *F. ornus*, presumably due to the crown architecture, is slightly better
adapted to shade conditions. The difference in specific leaf area among species is not
significant. The results also show that in both species the radiation intensity
positively affected the content of UV-absorbing compounds. The variability in the
reflectance and transmittance spectra of leaves and bark revealed that the two species
differ more in bark optical properties than do in leaves. Based on our measurements
of photochemical efficiency of PS II we also assume that the inner bark
photosynthesis in *F. ornus* may significantly contribute to the carbon balance of
plants throughout the year and especially in leafless months and in extreme
conditions, such as drought.

KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	III
KEY WORDS DOCUMENTATION	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VIII
KAZALO SLIK	IX
SLOVARČEK.....	XI
1. UVOD.....	1
2. PREGLED OBJAV.....	3
2.1 TUJERODNE INVAZIVNE VRSTE	3
2.2 LESNATE TUJERODNE VRSTE	5
2.3 VELIKI PAJESEN (<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle).....	7
2.3.1 Taksonomija.....	7
2.3.2 Opis.....	7
2.3.3 Razširjenost.....	10
2.3.4 Poti vnosa in širjenje	11
2.3.5 Sekundarni habitat.....	14
2.3.6 Vplivi tujerodne vrste	16
2.3.7 Alelopatija	18
2.3.8 Vpliv na zdravje ljudi.....	20
2.3.9 Vplivi na gospodarstvo.....	21
2.3.10 Ekofiziologija, ekologija.....	21
2.3.11 Biotski dejavniki	25
2.3.12 Odstranitev in nadzor vrste.....	27
2.4 MALI JESEN (<i>Fraxinus ornus</i> L.).....	30
2.4.1 Taksonomija.....	30
2.4.2 Opis.....	31
2.4.3 Razmnoževanje (Androdieceičnost)	33
2.4.4 Rastišče	34

2.4.5	Razširjenost	35
2.4.6	Ekofiziologija	36
3.	MATERIAL IN METODE	40
3.1	PREDMET RAZISKAV	40
3.1.1	Preučevane rastline	40
3.1.2	Območje raziskav	40
3.1.3	Podnebje in vreme	41
3.2	MERITVE IN ANALIZE	44
3.2.1	Ekofiziološke meritve	44
3.2.1.1	Merjenje fotokemične učinkovitosti	45
3.2.1.2	Merjenje vodnega potenciala	46
3.2.1.3	Merjenje transpiracije	46
3.2.2	Optične lastnosti listov in skorje	46
3.2.3	Biokemijske analize	47
3.2.3.1	Klorofili in karotenoidi	47
3.2.3.2	Antociani	47
3.2.3.3	UV absorbirajoče snovi	48
3.2.4	Anatomske lastnosti listov	48
3.2.4.1	Specifična listna površina	48
3.2.4.2	Zgradba lista	48
3.2.4.3	Listne reže	50
3.2.5	Merjenje abiotskih dejavnikov	51
3.2.6	Statistična obdelava podatkov	51
4.	REZULTATI	53
4.1	RASTIŠČNE RAZMERE	53
4.2	STRUKTURNI IN FUNKCIONALNI ZNAKI LISTOV	53
4.2.1	Ekofiziološki odziv na okoljske razmere	56
4.2.1.1	Ekofiziološke meritve junija 2014	56
4.2.1.2	Ekofiziološke meritve junija 2015	61
4.2.2	Optične lastnosti listov	66
4.3	STRUKTURNI IN FUNKCIONALNI ZNAKI SKORJE	70
4.3.1	Ekofiziološke meritve na skorji	72
4.3.2	Optične lastnosti skorje	73

5.	RAZPRAVA	77
5.1	RAZMERE NA RASTIŠČU	77
5.2	STRUKTURNI IN FUNKCIONALNI ZNAKI LISTOV	77
5.2.1	Ekofiziološki odziv na skrajne okoljske razmere	77
5.2.1.1	Fotokemična učinkovitost	77
5.2.1.2	Vodni potencial	79
5.2.1.3	Transpiracija	81
5.2.2	Anatomske in biokemične lastnosti listov	82
5.2.3	Optične lastnosti listov	85
5.3	OPTIČNE LASTNOSTI SKORJE	87
6.	SKLEPI	90
7.	POVZETEK	92
7.1	POVZETEK	92
7.2	SUMMARY	95
8.	VIRI	98

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Podatki o vremenskih razmerah v obdobju enega meseca pred izvedbo meritev in vzorčenj v letu 2014 (ARSO, 2015)	42
Preglednica 2: Podatki o vremenskih razmerah v obdobju enega meseca pred izvedbo meritev in vzorčenj v letu 2015 (ARSO, 2015)	43
Preglednica 3: Povprečne vrednosti in standardne deviacije vseh merjenih parametrov v letu 2014 in 2015 pri listih velikega pajesena in malega jesena. Studentov t-test: $^{+}/^{A/a}$ $p \leq 0,05$ in $^{**}/^{++/AA/aa}$ $p \leq 0,001$. Z $^{*}/^{**}$ so označene razlike med vrstama v letu 2014, z $^{+}/^{++}$ razlike med vrstama v letu 2015. Razlike pri velikem pajesenu med letoma 2014 in 2015 so označene z $^{A/AA}$, razlike pri malem jesenu med letoma 2014 in 2015 pa z $^{a/aa}$	55
Preglednica 4: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$	57
Preglednica 5: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$	58
Preglednica 6: Vodni potencial listov (ψ) velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$	59
Preglednica 7: Transpiracija listov velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$	60
Preglednica 8: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$	62
Preglednica 9: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$	63
Preglednica 10: Vodni potencial listov (ψ) velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$	64
Preglednica 11: Transpiracija listov velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$	65
Preglednica 12: Povprečne vrednosti in standardne deviacije vseh merjenih parametrov v letu 2015 pri skorji velikega pajesena in malega jesena. Studentov t-test: $^{+}$ $p \leq 0,05$ in $^{++}$ $p \leq 0,001$	71

KAZALO SLIK

Slika 1: Prikaz meritvenih mest (Atlas okolja, ARSO).....	40
Slika 2: Podatki o količini padavin v prvem polletju leta 2014 in 2015 (ARSO, 2015).....	44
Slika 3: Prečni prerez lista malega jesena (100-kratna povečava) (Humar, 2015).....	49
Slika 4: Prečni prerez lističa velikega pajesena (100-kratna povečava) (Humar, 2015)....	49
Slika 5: Odtis spodnje (abaksialne) strani lističev malega jesena (100-kratna povečava) (Humar, 2015)	50
Slika 6: Odtis spodnje (abaksialne) strani lističev velikega pajesena (100-kratna povečava) (Humar, 2015)	51
Slika 7: Povprečna vlažnost tal (%) v času merjenja ekofizioloških lastnosti (zjutraj, opoldne in popoldne) v letih 2014 in 2015.....	53
Slika 8: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) merjena pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014	57
Slika 9: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) merjena pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014	58
Slika 10: Vodni potencial listov merjen pri velikem pajesenu (A) in malem jesenu (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014	59
Slika 11: Transpiracija listov merjena pri velikem pajesenu (A) in malem jesenu (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014	60
Slika 12: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) merjena pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015	61
Slika 13: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) merjena pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015	63
Slika 14: Vodni potencial listov merjen pri velikem pajesenu (A) in malem jesenu (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015	64
Slika 15: Transpiracija listov merjena pri velikem pajesenu (A) in malem jesenu (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015	65
Slika 16: Odbojni spektri listov velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo). Prikazane vrednosti so povprečja znotraj 5 nm intervalov. Studentov t-test: z odebeljeno črno črto označene statistično značilne razlike ($p \leq 0,05$)	66
Slika 17: Ordinacijski diagram redundančne analize (RDA), ki prikazuje moč povezave med značilnimi parametri in pasovi odbojnih spektrov. Lastna vrednost za prvo os je 0,143. 1–12 veliki pajesen, 13–24 mali jesen, <i>go tki</i> : debelina gobastega tkiva listov.	67
Slika 18: Presevni spektri listov velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo). Prikazane vrednosti so povprečja znotraj 5 nm intervalov. Studentov t-test: z odebeljeno črno črto označene statistično značilne razlike ($p \leq 0,05$).	68
Slika 19: Ordinacijski diagram redundančne analize (RDA), ki prikazuje moč povezave med značilnimi parametri in pasovi presevnih spektrov. Lastna vrednost za prvo os je	

0,229, za drugo 0,049. 1-12 veliki pajesen, 13-24 mali jesen, dol rez: dolžina listnih rež, go tki: debelina gobastega tkiva listov.	69
Slika 20: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) merjena na skorji velikega pajesena (A) in malega jesena (F) opoldne leta 2015	72
Slika 21: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) merjena na skorji velikega pajesena (A) in malega jesena (F) opoldne leta 2015	72
Slika 22: Odbojni spektri skorje velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo). Prikazane vrednosti so povprečja znotraj 5 nm intervalov. Studentov t-test: z odebeljeno črno črto označene statistično značilne razlike ($p \leq 0,05$).	73
Slika 23: Ordinacijski diagram redundančne analize (RDA), ki prikazuje moč povezave med značilnimi parametri in pasovi odbojnih spektrov. Lastna vrednost za prvo os je 0,202. 1–11 veliki pajesen, 12–23 mali jesen, kl <i>b</i> : klorofil <i>b</i> v skorji.	74
Slika 24: Presevni spektri skorje velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo). Prikazane vrednosti so povprečja znotraj 5 nm intervalov. Studentov t-test: z odebeljeno črno črto označene statistično značilne razlike ($p \leq 0,05$).	75
Slika 25: Ordinacijski diagram redundančne analize (RDA), ki prikazuje moč povezave med značilnimi parametri in pasovi presevnih spektrov. Lastna vrednost za prvo os je 0,221. 1–11 veliki pajesen, 12–23 mali jesen, <i>kar</i> : karotenoidi v skorji.	76

SLOVARČEK

F_m	maksimalna fluorescenca klorofila <i>a</i> FS II temotno adaptiranega vzorca
F_{ms}	maksimalna fluorescenca klorofila <i>a</i> FS II osvetljenega vzorca
F_0	minimalna fluorescenca klorofila <i>a</i> FS II temotno adaptiranega vzorca
F_s	minimalna fluorescenca klorofila <i>a</i> FS II osvetljenega vzorca
F_v	variabilna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca
FS II	fotosistem II
F_v/F_m	potencialna fotokemična učinkovitost FS II
NIR	bližnji infrardeči del spektra
PPFD	gostota ftonskega fluksa fotosintezno aktivnega dela sevanja ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
RDA	redundančna analiza
SLA	specifična listna površina ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)
UV-A	ultravijolično sevanje A (320 do 400 nm)
UV-B	ultravijolično sevanje B (280 do 319 nm)
Y	dejanska fotokemična učinkovitost FS II

1. UVOD

Raziskave ekofizioloških odzivov invazivnih tujerodnih in domorodnih vrst so že pokazale nekatere mehanizme, ki pojasnjujejo uspeh invazivnih tujerodnih vrst in učinke na ekosisteme (Stratton in Goldstein, 2001). Invazivne tujerodne vrste so lahko zaradi specifičnosti ontogeneznega razvoja, morfoloških in fizioloških lastnosti, npr. velike produkcije semen in njihovega učinkovitega razširjanja, daljšega obdobja cvetenja, boljšega preživetja kalic, učinkovitejše namestitve listov, hitrejši rasti in večje fenotipske plastičnosti, tekmovalno uspešnejše od domorodnih vrst (Pyšek in Richardson, 2007). Poleg tega lahko invazivne tujerodne rastlinske vrste s spreminjanjem strukture združbe, dostopnosti vode in hranil v tleh, stabilnosti substrata, hitrosti in vzorca zaraščanja in drugih vplivov drastično spremenijo procese na ravni ekosistema in vplivajo na biodiverziteto (Motard in sod., 2015). Razumevanje ekofizioloških odzivov invazivnih tujerodnih vrst, zlasti njihove učinkovitosti izrabe sevanja in vode, pa je ključnega pomena pri napovedovanju njihovega nadaljnjega širjenja, tudi v luči podnebnih sprememb.

Veliki pajesen (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) je ena od razmeroma redkih tujerodnih drevesnih vrst, ki se pri nas razširjajo subsontano in ga uvrščamo v skupino invazivnih vrst. Največ ga je v submediteranskem delu in ob Soči, pogost je tudi v Ljubljani, redkejši pa v panonskem delu Slovenije in toplejših predelih dinarskega sveta (Brus, 2008). Kljub nevarnosti, ki jo vrsta predstavlja za biodiverziteto, je poznavanje njenih fizioloških značilnosti, ki so vzrok za njeno tekmovalnost in toleranco na stres, omejeno. Osrednja teorija za izjemen uspeh invazivnih vrst je odsotnost naravnih sovražnikov, ki bi omejevali njihovo rast, zaradi česar lahko izkoristijo svoj potencial za tekmovalno razpoložljive vire, upoštevati pa je treba tudi učinke alelopatskih snovi, ki jih izločajo nekatere invazivne vrste v okolico (Callaway in Aschehoug, 2000; Bais in sod., 2003), med njimi tudi veliki pajesen (Gómez-Aparicio in Canham, 2008a).

Mali jesen (*Fraxinus ornus* L.) je značilna vrsta južnoevropskih termofilnih gozdov na bazični podlagi. Zelo dobro se uveljavlja na skeletnih, plitvih, suhih in revnih tleh, kjer so druge drevesne vrste manj konkurenčne. Glede talne vlažnosti in hranil je zelo skromen, ima pa velike potrebe po toploti (Brus, 2008). Na ruderalnih rastiščih v submediteranskem delu Slovenije, kjer je človek posegel v prostor, pogosto najdemo skupaj obe vrsti, mali jesen in veliki pajesen.

Po teoriji, ki jo je razvil Richards s sod. (2006), lahko invazivne tujerodne vrste prevladajo nad domorodnimi, ker so bolj učinkovite v neugodnih (stresnih) razmerah, ali ker bolje izkoristijo ugodne razmere oziroma zaradi kombinacije obeh strategij. Z raziskavo smo poskušali odgovoriti na vprašanje, katere oziroma v kolikšni meri preučevane fiziološke, biokemijske, anatomske in optične značilnosti invazivne vrste veliki pajesen pojasnijo njen velik invazivni potencial in hitro razširjanje v preučevanem okolju. Primerjali smo odzive

tujerodne in domorodne vrste na ekstremno tople dan, ko vode v tleh ni primanjkovalo in v času suše.

Pričakovali smo, da fiziološke značilnosti velikega pajesena kompenzirajo kasnejše olistanje in krajšo vegetacijsko sezono. Rastline z veliko fotosintezno kapaciteto običajno kopičijo biomaso in rastejo hitreje (Kloeppel in Abrams, 1995; Mcalpine in sod., 2008), zato prehitijo (domorodne) počasneje rastoče vrste in hitro kolonizirajo okolje. Veliki pajesen raste hitreje, zato smo predvidevali, da je fotokemična učinkovitost velikega pajesena in učinkovitost izrabe vode oziroma regulacija izgube vode v primerjavi z malim jesenom večja v neugodnih sušnih razmerah ali v ugodnih razmerah ali pa v obeh primerih. Kljub navedenemu pa je v nekaterih primerih zaradi alokacije virov npr. v korenine ali energetsko potratne izgradnje organov rast nesorazmerna s fotosintezno kapaciteto (Poorter in Remkes, 1990). Kompetitivna prednost velikega pajesena je zato lahko tudi posledica cenejše izgradnje rastlinskih organov in kratkoživosti listov in rastlin.

Specifična listna površina (SLA) opisuje velikost površine, ki prestreza svetlobo, na enoto mase lista. Razlike v specifični listni površini so lahko posledica morfologije lista in kemične sestave listne biomase. Hitro rastoče vrste običajno tvorijo liste z majhnim vložkom v biomaso. SLA je tako ključni element rastne strategije vrste. Predpostavljali smo, da ima invazivna vrsta poleg večje fotosintezne kapacitete tudi večjo specifično listno površino in tako bolje izrabi razpoložljivo svetlobo, kar se še posebej izrazi na presvetlitvah, kjer se običajno začne kolonizacija velikega pajesena (González-Muñoz in sod., 2011; Mcalpine in sod., 2008).

Izhodišče za raziskave učinkovitosti izrabe sevanja in vode v skrajnih razmerah pri invazivnem tujerodnem velikem pajesenu in domorodnem malem jesenu so bile naslednje delovne hipoteze:

- H1: fotokemična učinkovitost velikega pajesena in učinkovitost izrabe vode je v primerjavi z malim jesenom večja tudi v neugodnih sušnih razmerah;
- H2: tekmovalna prednost in posledično invazivnost velikega pajesena je odvisna od razmer v okolju;
- H3: za veliki pajesen je značilna večja specifična listna površina, zato bolje izrabi razpoložljivo svetlobo, kar se še posebej izrazi na presvetlitvah v sestojih.

2. PREGLED OBJAV

2.1 TUJERODNE INVAZIVNE VRSTE

Rastline kot primarni producenti predstavljajo v ekosistemi največji delež biomase, zato je pestrost rastlinskih vrst, neposredno ali posredno, ključnega pomena za vse druge taksonomske skupine. Rastline in rastlinske združbe niso pomembne samo z vidika hrane, ampak nudijo drugim organizmom tudi življenjski prostor, spreminjajo mikroklimatske razmere in določajo specifične mikroekološke niše. Posegi v rastlinsko združbo, kot jih na primer predstavljajo naturalizirane populacije tujerodnih vrst – neofitov, zato ne ogrožajo le določene rastlinske združbe ali populacije domorodnih rastlin določenega habitata, ampak vplivajo verižno tudi na vse druge skupine domorodnih organizmov, ki so vezane na to rastlinsko združbo (Jogan in sod., 2012). Neofiti predstavljajo grožnjo biodiverziteti in genskemu skladu domorodnih vrst zaradi možnosti križanja vrst in njihovega izpodrivanja (Bleeker in sod., 2007; Motard in sod., 2015).

Odkritje Amerike konec 15. stoletja je za Stari svet poleg odkritja številnih novih kulturnih rastlin pomenilo tudi začetek vnosa drugih rastlin, ki so izvirale iz krajev s podobnim podnebjem. Nekatere od njih so se v novih razmerah začele širiti hitro in neodvisno od človeka ter postale naturalizirane in dobile ime neofiti. Kljub dejstvu, da so kraji s podobnim podnebjem kot je v Sloveniji na različnih delih sveta, večina naših neofitov izvira iz vzhodne Azije in Severne Amerike. Neofiti predstavljajo 5 % vrst naše flore, skupaj z ostalimi tujimi vrstami (arheofiti) pa približno petino slovenske flore. Širijo se z namenskimi ali nehotenimi vnosi človeka ali po naravni poti iz sosednjih predelov. Na splošno pa lahko stopnjo naturalizacije določene alohtone, tujerodne vrste opišemo s sosledjem večih faz, med katerimi so lahko zelo dolgi presledki, lahko pa vrsta med njimi sploh ne napreduje. V prvo fazo sodijo vrste, ki na določenem območju uspevajo le gojene (ergaziofiti), v naslednjo fazo pa se uvrščajo tuje vrste, t. i. efemerofiti, ki se na nekem območju v naravi pojavljajo le prehodno. Neofite v ožjem pomenu besede pa delimo na epekofite; to so vrste, ki uspevajo v ruderalnih združbah in na agriofite, tuje vrste, ki so se že udomačile v naravnih združbah. Nekateri agriofiti postanejo celo invazivni in se v naravnem okolju spontano širijo in posredno s spreminjanjem ekoloških razmer ali neposredno izpodrivajo domorodno vegetacijo (Jogan, 2000).

Med višjimi rastlinami je tako od skupno nekaj čez 3000 vrst naše flore 343 vrst prepoznanih za neofite, med njimi so tudi neofitski efemerofiti. Ožji definiciji invazivke ustreza pravzaprav razmeroma malo vrst slovenske flore, našli bi jih lahko 30 do 60, odvisno od tega, kako dosledni smo. Jogan in sod. (2012) navajajo, da seznam slovenskih invazivk obsega 32 vrst. Po dosedanjem vedenju lahko kot najuspešnejše invazivke v Sloveniji opredelimo naslednje vrste: *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Aster novi-belgii* agg., *Bidens frondosa*, *Elodea canadensis*, *Fallopia japonica* (in križanec *F. ×bohemica*), *Helianthus tuberosus*, *Impatiens glandulifera*,

Lonicera japonica, *Robinia pseudacacia*, *Rudbeckia laciniata*, *Solidago canadensis*, *S. gigantea* in *Spiraea japonica* (Martinčič in sod., 2007; Jogan in sod., 2012).

Število tujerodnih vrst, ki dejansko postanejo v novem okolju invazivne, je razmeroma majhno. Številne študije so skušale identificirati značilnosti vrst, ki opredeljujejo njihov invazivni potencial, vendar splošnega pravila ni (Pyšek in Richardson, 2007).

Med uspešnimi neofiti najdemo vse od enoletnic do dreves, največ pa jih ima razmeroma kratek življenjski cikel (enoletnice ali kratkoživeče trajnice). Posamezna rastlina običajno tvori veliko število semen, ki se razširjajo večinoma z vetrom ali živalmi. Vse to so tudi značilnosti reprodukcijske strategije *r*, ki je značilna za pionirske rastline. Strategijo *K* srečamo le pri nekaterih agriofitih. Številni neofiti cvetijo v jeseni, v času torej, ko je število cvetočih domorodnih vrst zelo majhno (Pyšek in Richardson, 2007; Jogan, 2000). Poznopoletno cvetenje je genetsko pogojeno; to so t. i. kratkodnevne rastline, katerih širše sorodstvo izvira iz subtropskih in tropskih krajev. Flora tega tipa je v Evropi večinoma izumrla med ledenimi dobami in morda so bile te poznopoletne niše vse od tedaj nezasedene (Jogan, 2000). Neofiti preferirajo odprta, nezasenčena (ruderalna), topla in s hranili bogata rastišča, veliko uspešnih neofitov pa je tudi vezanih na vlažna rastišča, tudi prodišča, ki so naravna pionirska rastišča (Zelnik, 2012). Dejstvo, da je mnogo vrst neofitov postalo invazivnih na različnih delih sveta, kaže da so to tekmovalno razmeroma močne vrste (Jogan, 2000).

Wraber (1951a) v zvezi z značilnostmi invazivne drevesne vrste robinije navaja, da je ta skromna glede rastišča, razmnožuje se s semeni, ki jih tvori že zgodaj (v 5.–6. letu) in vsako leto obilno ter vegetativno, s poganjki iz panja in korenin. Prav v vegetativnem razmnoževanju je njena največja moč. Sečnja in požigi ji ne škodijo, do neke mere celo pospešujejo bohotno razraščanje iz panja in korenin. Poganjki pogosto v enem letu dosežejo tudi več kot 5 m. Te lastnosti so skupne robiniji (*Robinia pseudacacia* L.) in velikemu pajesenu (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle).

Spričo nepopolnih podatkov o pojavljanju invazivnih tujerodnih rastlinskih vrst v Sloveniji, lahko o smereh in načinih širjenja večinoma le sklepamo. Za nekaj vrst je znano, da jih je neposredno razširjal človek kot okrasne ali drugače uporabne rastline (severnoameriške nebine, rudbekija, robinija, topinambur), po uspešni naturalizaciji pa so se širile same zelo uspešno z raznašanjem semen z vetrom (nebine, veliki pajesen, rozge), vodo (nedotika, oljna bučka), aktivnim izstreljevanjem semen (nedotika, krvomočnice) ter z živalmi (mrkači, kosteničje). Hitrost širjenja je odvisna predvsem od uspešnosti prenosa semen na večje razdalje, kjer je mnogokrat nehote pripomogel človek (prenašanje z blatom na obutvi ali kolesih), pogosto tekoča voda, najverjetneje pa tudi ptice (Jogan in sod., 2012). Tudi prometna infrastruktura je pomemben koridor razširjanja tujerodnih invazivnih vrst.

2.2 LESNATE TUJERODNE VRSTE

Izredno bogastvo drevesnih vrst v Severni Ameriki in Vzhodni Aziji že dolgo časa vzbuja zanimanje evropskih gozdarjev, dendrologov in ljubiteljev lepega drevja, zato traja prenašanje tujih drevesnih vrst v Evropo in evropskih iz kraja v kraj že več stoletij. Toda tuje drevesne vrste so sadili v glavnem le po parkih, vrtovih, drevoredih, arboretumih in raznih drugih nasadih predvsem iz lepotnih in znanstvenih namenov. Uvajanje tujerodnih drevesnih vrst v gozdne sestoje se je začelo razmeroma pozno in v začetku so odločali bolj estetski kot ekonomski razlogi. Ekonomski razlogi so stopili v ospredje v času svetovne krize gozdnega in lesnega gospodarstva. Glavni namen je bil, da se z uvajanjem hitro-rastočih drevesnih vrst čimprej obnovijo oziroma pogozdijo velike opustošene gozdne površine oziroma za kmetijsko proizvodnjo neustrezna zemljišča ter da se v čim krajšem času doseže čim večja produkcija lesne biomase. Prednost so imeli iglavci, saj je število vrst iglavcev pri nas bistveno manjše, njihova tehnična uporabnost pa zelo široka (Wraber, 1951b).

Evropsko gozdarstvo je začelo z intenzivnejšim vnosom tujerodnih drevesnih vrst ob koncu 19. stoletja. Med prvimi, ki so okoli leta 1750 začeli uvajati tujerodne drevesne vrste in so se z njimi tudi bolj sistematično ukvarjali, so bili Francozi in Angleži. V srednji Evropi so jih začeli načrtno uvajati v državne gozdove Nemci in Avstrijci v letih od 1880 do 1890. V tistem obdobju so bili osnovani tudi prvi nasadi tujerodnih gozdnih dreves na slovenskih tleh, kjer so močno prevladovali iglavci (zeleni bor (*Pinus strobus* L.) in zelena duglazija (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco)), med listavci pa kanadski topol (*Populus × canadensis* Moench) in rdeči hrast (*Quercus rubra* L.) (Wraber, 1951b). V naše gozdove so množično in v večjem obsegu začeli vnašati tujerodne drevesne vrste v času med obema svetovnima vojnama (Kutnar, 2012).

Maks Wraber je že leta 1951 ugotavljal, da je vsako uvajanje tujih drevesnih vrst na rastišča z domorodno gozdno vegetacijo, ki nima zadostne znanstvene podlage in biološko-ekonomske utemeljitve, nesrečno početje, podobno slepemu poskušanju. Dodaja tudi, da če so biološko-sociološke lastnosti tuje drevesne vrste negativne ali tudi samo dvomljive, se njeno uvajanje ne priporoča kljub njeni večji gospodarski vrednosti. Kot posebno gozdnogojitveno težavo smatra nekontrolirano širjenje robinije (*Robinia pseudacacia* L.) v Prekmurju in tudi drugih slovenskih pokrajinah. V Evropo so jo prinesli iz Severne Amerike v 17. stoletju. Od takrat se je razširjala po vsem kontinentu in se že udomačila (Wraber 1951a).

Wraber (1951a) ugotavlja, da je za biologa gozdni plevel drevo, grm ali zelišče, ki po svojih bioloških in ekoloških lastnostih ne sodi v določeno gozdno združbo, ker s svojo prisotnostjo razdiralno deluje na prirodno sestavo fitocenoze, moteč njeno življenjsko harmonijo in rušec njeno biološko ravnotežje. Plevel je torej gozdni element, ki je prirodnemu gozdu po svojih življenjskih lastnostih tuj in škodljiv, gozdu pa je tem

nevarnejši, čim bolj se rastiščne razmere približujejo stepnim in čim bolj prevladuje v gozdu svetloljubno drevje z odprtimi, presvetljenimi krošnjami, ki tla slabo zasenčujejo. Wraber (1951a) v tem nakazanem biološko-sociološkem smislu robinjo smatra za gozdni plevel, ki naseljuje različna gozdna zemljišča in ogroža biotsko raznovrstnost. Zarašča tako kmetijska kakor gozdna tla, nižavja in gričevje, suha in vlažna, kakor tudi siromašna in bogata zemljišča. Poleg njenega izjemnega invazivnega potenciala pa je k razširjanju vrste v veliki meri prispeval človek z neposrednim sejanjem in sajenjem. S prostora, ki ga je osvojila, je robinijo praktično nemogoče pregnati.

Tako kot je že razvidno iz obeh Wraberjevih prispevkov (1951a, 1951b) so poskusi uvajanja tujih drevesnih vrst potekali predvsem v Pomurju in kraškem območju, kar se pozna še danes, saj imajo tuje drevesne vrste največji delež v lesni zalogi predvsem v Gozdnogospodarskem območju (GGO) Murska Sobota (9,0 %) in Kraškem GGO (4,3 %).

V poznejših desetletjih se je zasajanje gozdnih površin s tujimi drevesnimi vrstami nekoliko zmanjšalo, tudi zaradi večjega poudarka konceptu sonaravnega gospodarjenja z gozdovi, ki v ospredje postavlja rastiščem prilagojene, domorodne drevesne vrste. Kljub temu so nekatere tuje drevesne vrste še po nekaj desetletjih obdržale velik delež, zaradi spreminjajočih razmer (npr. segrevanje ozračja, neustrezni gozdnogojitveni načini) pa se utegne delež nekaterih vrst v prihodnosti še povečati (Kutnar, 2012).

Po trenutno dostopnih podatkih Zavoda za gozdove Slovenije je lesne zaloge tujerodnih drevesnih vrst nekaj manj kot 1 % celotne lesne zaloge gozdov v Sloveniji. Med njimi je najbolj razširjena invazivna robinija (*Robinia pseudacacia*; 0,60 % celotne lesne zaloge gozdov), sledi ji zeleni bor (*Pinus strobus*; 0,18 %). S tema vrstama so povezani tudi številni gozdnogospodarski, gozdnogojitveni in varstveni problemi (Kutnar in Pisek, 2013).

Večina tujerodnih drevesnih vrst se pri nas pojavlja posamično ali na manjših območjih in jih je težko najti. Večina tudi ne povzroča večjih težav v naših gozdovih. Kot zelo težavni drevesni vrsti, ki ju uvrščamo med invazivne tujerodne vrste z največjim negativnim vplivom na biotsko raznovrstnost, sta robinija in veliki pajesen (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) (Zelnik, 2012).

Veliki pajesen omenja že Cvek (1953), ki govori o stanju in perspektivah kraških gozdov. Pri tem omenja, da ta vrsta na Krasu dobro uspeva in je na tem območju prisotna povsod, vendar pa se sprašuje, tako kot za robinijo, kako se bosta obnesli v prihodnosti.

Na Krasu sta še danes od tujerodnih invazivnih vrst najbolj težavni prav robinija in veliki pajesen, ki hitro zarašča pašnike in opuščene travnike, na katere je vezano tudi največje število naravovarstveno pomembnih kraških vrst. Za te vrste je bil sicer uničujoč že vpliv

opuščanja rabe tal, a če temu sledi še hitro zaraščanje z obema invazivkama, ogrožene travniške vrste preprosto ne morejo več soobstajati (Jogan in sod., 2012).

Veliki pajesen se je skoraj povsod, kamor so ga vnašali, v Evropi predvsem v toplejših sredozemskih predelih, kmalu začel tudi subspontano razširjati zunaj gojenih površin. Pri nas je najbolj razširjen na Krasu, kjer so ga že ob koncu 19. stoletja uporabljali za pogozdovanje kamnitih goličav. Agresiven je na Goriškem, najdemo ga tudi v slovenski Istri in v Zgornjem Posočju, nekoliko redkejši pa je v panonskem svetu in toplejših predelih dinarskega sveta. Največkrat subspontano raste po gozdnih robovih, ob prometnih koridorjih, na nasipih in brežinah, največkrat v bližini naselij, redkejši je po parkih kot okrasno drevo (Kutnar, 2012). Pri nas je ta vrsta ena redkih drevesnih vrst, ki se subspontano razširja, vendar je prekomerno razraščanje večinoma lokalnega značaja (Brus in Dakschöbler, 2001).

Kutnar (2012) pa v svoji analizi osnutkov gozdnogospodarskih načrtov gozdnogospodarskih območij, kjer se osredotoča na problematiko tujerodnih drevesnih vrst s poudarkom na invazivnih, ugotavlja, da je robinja večkrat izpostavljena. Nasprotno pa ni razbrati ukrepov v zvezi z velikim pajesenom. Kutnar in Pisek (2013) tako navajata, da bi bilo v prihodnosti treba več strokovne pozornosti nameniti predvsem splošno razširjeni robiniji. Poleg tega bi bilo treba skrbno spremljati dinamiko širjenja in iskati ustrezne možnosti za omejevanje invazivnega velikega pajesena.

2.3 VELIKI PAJESEN (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle)

2.3.1 Taksonomija

Veliki pajesen (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) uvrščamo v red rutičevk (Rutales), natančneje v družino jesenovčevk (*Simaroubaceae*). Pogosto se ga omenja tudi pod sinonimom *Ailanthus glandulosa* Desf. 1786. Na območju naravne razširjenosti so v okviru vrste opisani trije različki, in sicer *A. altissima* var. *sutchuensis* (Dode) Rehd. & Wilson, *A. altissima* var. *altissima* in na Tajvanu *A. altissima* var. *tanakei* (Hayata) Kanehira & Sasaki. Ime rodu izvira iz moluške besede »aylanto«, s katero so poimenovali vrsto *Ailanthus integrifolia*, ki dosega višino do 55 m in pomeni »drevo, ki dosega nebo« (Kowarik in Säumel, 2007).

2.3.2 Opis

Veliki pajesen je hitro rastoče, listopadno, do 30 m visoko drevo, ki v mediteranskem in submediteranskem pasu običajno dosega nekoliko nižjo rast (15–20 m) (Brus, 2012; Arnaboldi in sod., 2003). Višinski prirastek in debelinska rast sta največja pri drevesih starih 5–10 let in se v ugodnih razmerah nadaljujeta do starosti 10–20 let, nato pa se

upočasnila (Kowarik in Säumel, 2007). Drevo redko doživi več kot 50 let, iz Nemčije pa poročajo tudi o osebkih starejših od 100 let (Brus, 2008; Kowarik in Säumel, 2007).

Za veliki pajesen je značilna redka, odprta in zračna krošnja ter ravno in močno deblo, katerega skorja je svetlo siva, tanka, razmeroma gladka in s plitvimi razpokami v obliki rombov, pri starejših rastlinah pa z belkastimi vzdolžnimi razpokami. Značilni mladi poganjki so debeli, rdečkastorjavi, dlakavi, imajo velike, svetle in srčaste listne brazgotine z najmanj sedmimi sledkami, nad katerimi je nameščen po en brst. Brsti so okroglasti, majhni, do 4 mm dolgi, rdečkastorjavi in pokriti z 2–4 dlakavimi luskolisti, terminalni brst manjka (Brus, 2008; Jeglič, 1948). Mlade rastline sprva vlagajo zlasti v razvoj debla in listov, vejanje nastopi kasneje. Obliko drevesa določa akrotonična razrast, sistem poganjkov pa se nato razrašča simpodialno. Kljub začetnemu enakovrednemu razvoju poganjkov pride kasneje do vidne prevlade nekaterih vej, zato postane krošnja zračna in nepravilne oblike (Kowarik in Säumel, 2007). Plitev koreninski sistem, ki ga tvori glavna in več stranskih korenin s primordiji oz. mirujočimi brsti, iz katerih lahko poženejo koreninski poganjki, sega običajno do globine 1 m, njegov obseg in asimetričnost pa določata dostopnost do vode in hranil (Kowarik in Säumel, 2007). Glavna korenina lahko doseže dolžino 2 m, stranskih korenin pa je 6–9 in so v povprečju dolge približno 0,5–2 m (Singh in sod, 1992). Veliki listi kompenzirajo razmeroma majhno število vej in tako izkoriščajo prostorske danosti (White, 1983). Listi, katerih peclji so cilindrični, pri bazi razširjeni in zgoraj običajno rdečkasti, so premenjalno (spiralasto, in sicer v pozitivno in negativno smer) razporejeni, in sicer je položaj vsakega devetega lista po treh zasukih enak prvemu. Odstop od navedenega tipa namestitve je pogost in ti vzorci niso značilni, običajno pa se pojavljajo pri hitro rastočih mladih poganjkih, ki ohranjajo klasično namestitev samo v spodnjem delu. Velikost listov je zelo variabilna; največji (1,67 m) je bil izmerjen na koreninskem poganjku, ki je bil večkrat posekan. Običajno so dolgi 30–90 cm in lihopernato sestavljeni iz 11–25, izjemoma do 41 lističev, ki so 6–12 cm dolgi, 2,5–4 cm široki, pecljati, podolgovato eliptični, na vrhu zašiljeni, pri dnu listne ploskve zaokroženi, celorobi, v spodnjem delu imajo včasih 1–4 tope krpice z značilno žlezo. Terminalni listič lahko razvije tudi še eno ali dve večji krpi. Lističi so razporejeni nasprotno (simetrično) ali asimetrično. Glavna žila ne poteka po sredini lističa in ga deli na dva neenaka dela. Lističi so goli ali dlakavi, zgoraj temno zeleni, spodaj svetlejši, mladi rdeči, pred odpadanjem rumeni. Zmečkani oddajajo značilen neprijeten vonj. Kalice razvijejo nad okroglima kličnima listoma liste sestavljene iz treh lističev (Davies, 1937; Kowarik in Säumel, 2007; Brus, 2012; Hu, 1979).

Veliki pajesen običajno začne cveteti pri starosti 3–5 let, najbolj intenzivno pa pri starosti 12–20 let. Cvetovi, ki jih lahko proizvedejo mlade rastline tudi že v prvem mesecu, ne razvijejo kalivih semen. Veliki pajesen je žužkocvetna in dvodomna vrsta, pri čemer moška rastlina običajno proizvede 3 do 4-krat več cvetov kot ženska in ima zato tudi večja socvetja. Ženski cvetovi imajo lahko prašnike (10–5), vendar so ti sterilni (Hu, 1979).

Cvetovi so združeni v terminalne, 10–25 cm dolge late. Posamezni cvetovi so drobni, 7–8 mm široki in imajo po 5 čašnih in 5 drobnih, rumenozelenih, pri dnu zraslih venčnih listov ter obročasto žlezo. Moški cvetovi imajo 10 prašnikov. Pelodna zrna so velika 22–25 μm , imajo tri pore in so ovalne do sferične oblike (Ballero in sod., 2003). V času cvetenja (od aprila do junija oz. julija) so moška socvetja opaznejša in oddajajo neprijeten vonj. Ženski cvetovi imajo zvezdasto brazdo in 3–6 plodnih listov, ki so v spodnjem delu zrasli. Po cvetenju se iz plodnih listov razvije pet ali manj plodov (Hu, 1979), približno 500 v posameznem soplodju.

Rumenozeleni do svetlo rdečkastorjavi plodovi se pojavljajo v gostih soplodjih in ostanejo na drevesu različno dolgo. Posamezna rastlina lahko proizvede do 325.000 semen letno (Bardsley in Edwards-Jones, 2007) oziroma 350.000 (Traveset in sod., 2008). Plod je 3–4 cm dolg in 1 cm širok krilati orešek. Krilce je na vrhu spiralno zavito, na njegovi sredini leži seme (Brus, 2012; Hu, 1979). Založne snovi (olja) so uskladiščene v dveh velikih kličnih listih, endosperma ni. Podatki o kalivosti se razlikujejo, vendar so odstotki vedno veliki in jih stratifikacija še poveča (Kowarik in Säumel, 2007). Veliki pajesen kali enako dobro na golih tleh kot pod listnim opadom, vendar se velikost kalic in korenine ter razmerje korenina – poganjek manjša z večanjem debeline plasti listnega opada, kar je verjetno eden od razlogov za hitro razširjanje v urbanih okoljih (Kostel-Hughes in sod., 2005). Razmnožuje se s semeni, vegetativno s cepljenjem ali s poganjki iz korenin (Brus, 2008). Veliki pajesen v naravi odganja tudi iz panja (Brus, 2008), pri čemer se obnavlja iz brstov v hipokotilu, iz adventivnih brstov, ki se pojavijo na površini štora ali iz aksilarnih brstov luskolistov v spodnjem delu novih poganjkov. Vegetativno razmnoževanje s poganjki omogoča genetsko nesmrtnost posameznih osebkov (Kowarik in Säumel, 2007). Ponavljajoča sečnja spodbudi vegetativno rast in zavira cvetenje (Hu, 1979). Kowarik in Säumel (2007) tako navajata, da je poskus odstranitve velikega pajesena v mediteranskem okolju povzročil, da je populacija v štirih mesecih narasla iz 19.660 na 128.650 osebkov/ha. Vegetativni poganjki so segali tudi 120 m od matične rastline.

Regenerativni potencial velikega pajesena je izredno velik. Caruso (1974) je ugotovil, da se veliki pajesen lahko obnavlja tudi iz posameznih segmentov internodijev, ki tvorijo na površini nove brste. Opazil je tudi, da je ta proces intenzivnejši pri vzorcih, nabranih v pomladanskih mesecih, in sicer od marca do maja. Zenkteler in Stefaniak (1991) sta ugotovila, da se veliki pajesen posredno preko tvorbe kalusov, ki se nato spremenijo v brste, ali neposredno preko tvorbe brstov obnavlja tudi iz segmentov hipokotila, kotiledonov, listnih pecljev, listnih ploskev ali celih listov sadik in listov ter internodijev odraslih rastlin.

Veliki pajesen je genetsko gledano poliploid ($2n=80$). Do genetske diferenciacije je prišlo z gojenjem, pri čemer so prve znane sorte znane iz Evrope, okrog leta 1890. Leopold Dippel je tako leta 1892 opisal tri sorte: *A. altissima* 'Rubra', ki ima značilno rdeče

obarvane plodove, *A. altissima* 'Pendulifolia' in *A. altissima* 'Aucubaefolia' (Hu, 1979). Danes poznamo še druge sorte, kot so 'Erythrocarpa', 'Hongye', 'Purple Dragon', 'Thousand Leaders' in 'Tricolor' (Kowarik in Sämel, 2007).

2.3.3 Razširjenost

Corbett in Manchester (2004) ugotavljata, da se terciarni fosilni ostanki taksona *Ailanthus* množično pojavljajo na severni polobli (Aziji, Severni Ameriki in Evropi). Stratigrafski in geografski podatki kažejo na to, da rod *Ailanthus* izvira iz zahodne Severne Amerike ali vzhodne Azije in se je nato, od zgodnjega eocena dalje naselil tudi v Evropi. Danes je veliki pajesen domoroden na Kitajskem in v severnem Vietnamu, vendar se subspontano razširja na vseh kontinentih z izjemo Antarktike, in sicer v zmernem in sredozemskem podnebnem pasu (Kowarik in Sämel, 2007). V Evropi je strnjeno razširjen ob vsem Mediteranu, od koder se širi v pas zmerne podnebja. Proti severu sekundarnega areala se pojavlja samo še v mestih, kjer je podnebje toplejše (Kowarik in Sämel, 2007; Gutte in sod., 1987). Nasprotno v Severni Ameriki uspeva v zelo različnih podnebnih razmerah, tako v mestih kot tudi v ruralnem okolju. Najdemo ga na Floridi kot tudi v aridnih predelih jugozahodne in zmernih klimatih severovzhodne Severne Amerike (Plants Database, 2015). Albright in sod. (2010) ugotavljajo, da je zaradi manjše kompeticije, močnejšega delovanja alelopatskih snovi in nastanka novih genotipov zaradi večkratnih vnosov realizirana ekološka niša v Severni Ameriki v primerjavi z naravnim arealom povečana in je zato pričakovati, da se bo vrsta v sekundarnem arealu še dodatno širila. Prav tako je možno dodatno širjenje areala na račun globalnega segrevanja ozračja (Bardsley in Edwards-Jones, 2007). Njegov potencialni areal, ki ga opredeljujejo dolga in topla rastna sezona, redna zimska zmrzal in več kot 500 mm padavin letno, je namreč že koloniziran (Kowarik in Sämel, 2007). Hkrati pa González-Muñoz in sod. (2015) ugotavljajo, da bi nadaljnja otoplitev ozračja v že sedaj toplih območjih (centralna Španija) na rast velikega pajesena vplivala negativno.

V Sloveniji veliki pajesen ni domoroden, vendar je razmeroma pogost. Je ena od razmeroma redkih tujerodnih drevesnih vrst, ki se pri nas razširjajo subspontano in ga uvrščamo v skupino invazivnih vrst oziroma invazivnih agriofitov. Največ ga je v submediteranskem delu Slovenije in ob Soči, pogost je tudi v Ljubljani, redkejši pa v panonskem delu Slovenije in toplejših predelih dinarskega sveta (Jogan, 2000; Brus in Dakskobler, 2001; Brus, 2008).

V Slovenski Istri sta največja sestoja v bližini Vanganela in na Valeti nad Portorožem, nekaj pa ga je tudi v okolici Strunjana in pri Gažonu. Razširjen je tudi skoraj po vsem Krasu, vendar le posamezno ali v manjših skupinah in vedno v bližini naselij. Vsaj nekaj dreves je skoraj v vsaki kraški vasi. Najpogostejši je na Goriškem Krasu v okolici Kostanjevice, Lokvice, Opatjega Sela, v Brestoviški dolini ter ob železnici Divača–Pivka.

V zgornji Vipavski dolini raste v manjših skupinah ob cestah in potokih, ponekod tudi na opuščenih kmetijskih površinah, zlasti kjer je v bližini starejše nasajeno drevo. Agresivnejši je na Goriškem, kjer ponekod (Stara Gora) izriva vse druge vrste. Opažajo ga tudi v Goriških Brdih in pri vasi Britof v dolini Idrije. Precej pajesena najdemo tudi v Zgornjem Posočju, kjer so ga menda med obema vojnoma sadili Italijani, da bi uredili neporasla gruščnata pobočja ob cestah. Na takšnih pobočjih še danes raste pri Žagi, Bovcu, Kal-Koritnici in Soči in se ponekod širi na opuščene pašnike in na obcestne površine. Prav tako iz medvojne obdobja so verjetno nahajališča v okolici Tolmina. Raste pri Zatolminu, na pobočjih nad desnim bregom Tolminke blizu Korit, nekaj dreves je tudi na prisojnih pobočjih Kozlovega roba in ob njegovem vznožju na Logu. V nižinskih predelih sosednje Furlanije je že splošno razširjen in naturaliziran (Brus in Daksobler, 2001).

V Ljubljani, kjer so ga opazili že leta 1929, se razrašča ob robovih hiš, po zidovih, v odtočnih kanalih, jaških za premog, strešnih žlebovih, med živimi mejami ter na nasipališčih, gradbiščih, ob poteh in po vrtovih. Pojavlja se tudi na Bizeljskem (Pišečki grad), v Slovenskih goricah, na Štajerskem ob Dravinji (Brus in Daksobler, 2001).

Kutnar in Pisek (2013) navajata, da sta z anketiranjem strokovnjakov Zavoda za gozdove Slovenije dobila podatke o njegovem pojavljanju tudi v drugih območjih (npr. gozdnogospodarskem območju (GGO) Bled, GGO Slovenj Gradec, GGO Celje).

2.3.4 Poti vnosa in širjenje

Prva semena velikega pajesena so v Evropo prispela okrog leta 1743 iz Pekinga. V Parizu jih je poslal jezuitski misijonar Pierre d'Incarville, ki je bil dober poznavalec botanike. Mentor mu je bil predstojnik Jardin Royal des Plantes v Parizu Bernard de Jussieu. D'Incarville je bil dopisni član Akademije znanosti v Parizu. Svojo pot je začel na jugu Kitajske in potoval proti severu, vse do Pekinga, kjer je leta 1756 umrl. V tistih časih je bilo zanimanje za nove vrste povezano z ekonomskimi argumenti za njihovo uvedbo. D'Incarville je na svoji poti čez Kitajsko opazoval ob spodnjem toku reke Jangce drevesa loščevca (*Toxicodendron vernicifluum* (Stokes) F. Barkley oz. *Rhus verniciflua* (Stokes) F. A. Barkley), ki so ga uporabljali za proizvodnjo kakovostnega laka in ob prihodu v Peking pomotoma, misleč da gre za semena *T. vernicifluum*, poslal v Pariz semena velikega pajesena. Del teh semen je B. de Jussieu posadil v Parizu, del pa poslal v Anglijo in potomci le-teh so rasli v različnih delih Evrope pod različnimi imeni. Zaradi hitre rasti in lepega listja je njegova priljubljenost v Evropi skokovito narasla in kmalu je postal najpogostejše sajena drevesna vrsta v mestih. Da ne gre za loščevec je bilo odkrito v Parizu šele leta 1785, ko so prvič lahko primerjali plodove obeh vrst.

Na Slovenskem botaniki veliki pajesen omenjajo že v 19. stoletju kot nasajeno okrasno drevo ob cestah in v drevoredih (npr. ob regionalni cesti Piran – Izola) ter tudi že

podivjano na severnih pobočjih Volnika na Krasu. Že leta 1910 je bil opažen tudi v Nabrežini pri Trstu. Na Krasu so ga že ob koncu 19. stoletja uporabljali za pogozdovanje kamnitih goličav, in sicer na določeni površini s setvijo v gnezdih (Brus in Dakskobler, 2001).

Veliki pajesen je v Ameriko prišel preko Anglije. William Hamilton of Philadelphia je bil prvi, ki je leta 1784 posadil veliki pajesen na svojem vrtu. Tudi tu so ga zaradi hitre rasti, lepega videza, sposobnosti uspevanja v slabih tleh, tolerantnosti na onesnažen zrak in odpornosti na napade žuželk množično sadili po mestih. Že leta 1888 so poročali o prvih primerih naturalizacije (Hu, 1979). Raziskave kažejo, da je genetska raznolikost severnoameriške populacije, kljub temu, da temelji na maloštevilnih vnosih, povsem primerljiva s kitajsko populacijo (Feret, 1985). Zaradi vitalnosti in skromnosti ga v Severni Ameriki uvrščajo med invazivne agrofite, ki močno ogrožajo domorodno vegetacijo. Primeri iz Severne Amerike govorijo o njegovi popolni prevladi na nekaterih območjih in o močnem izrinjanju naravne vegetacije, zato imajo izdelan pravi sistem zatiralnih ukrepov (Brus, 2008).

Za invazivni potencial tujerodne vrste je ključen proces širjenja na dolge razdalje. Večino plodov iz gostih soplodij veter raznese že v prvih mesecih po tem, ko dozori, in sicer nekje do decembra. Dolžina poti večjih in težjih plodov se ne razlikuje od tiste, ki jo opravijo manjša in lažja semena, za sproščanje semen pa je ključno vrtnčenje vetra. Plodovi prepotujejo velike razdalje in so sposobne prodreti vsaj 100 m globoko v strnjen gozd (Landenberger in sod., 2007). Zlasti pa se vrsta širi vzdolž koridorjev, kot so ceste, železnice in kolesarske poti (Nemec in sod., 2011).

Kljub temu, da se veliki pajesen primarno razširja s pomočjo vetra, pa se lahko učinkovito širi tudi s pomočjo vode, in sicer vzdolž potokov in rek, ki lahko prenašajo tako semena kot fragmente rastlin. Kowarik in Säumel (2008) sta preučevala vpliv različnih dejavnikov na vzpostavitev novih rastlin iz semen in fragmentov, ki jih je prenašala voda. Izkazalo se je, da na kaljenje semen vplivata trajanje stika z vodo in tip kontakta (lebdenje oz. potopitev). Kalitev semen, ki so lebdela na vodi 3 dni, je bila povečana (87 %), medtem ko je 20-dnevno lebdenje v vodi zmanjšalo kalitev na 32 % v primerjavi s 53 % kalitvijo v kontrolnih razmerah na suhem. Stopnja kalitve je bila pri semenih, ki so bila potopljena, manjša. Poleg povečanja kalivosti pa je stik z vodo kaljenje tudi pospešil. Semena, ki so prej lebdela v vodi, so dosegla maksimalno kalivost več kot 3 tedne prej kot kontrolna in potopljena semena. Izkazalo se je tudi, da so zakopani fragmenti stebel, ki so bili v vodi 10 ali 3 dni (torej vsi, z izjemo tistih, ki so bili v vodi 20 dni), tvorili v 33–75 % primerov adventivne poganjke in v 10 % tudi korenine. Po navedbah Kaproth in McGraw (2008) obdržijo semena v vodi veliko kalivost ($94,4 \pm 1.1$ %) še po petih mesecih in omogočajo širjenje, ki presega dva reda velikosti v primerjavi z razdaljami, ki jih beležimo pri prenosu z vetrom. Rečni koridorji so torej vektorji prenosa tako semen kot vegetativnih oblik. V

začetnih fazah kolonizacije je zato kontrola rečnih bregov bistvenega pomena pri zaustavljanju nadaljnje širjenja vrste.

Zlasti mestna okolja so pogosto izvor velikemu številu tujerodnih rastlinskih vrst in lahko delujejo kot izhodišče kolonizacijskih procesov, ki potekajo vzdolž gradienta med urbanim okoljem in podeželjem. Säumel in Kowarik (2010) sta opazovala širjenje semen tujerodnega velikega pajesena vzdolž reke in ugotovila, da se z oddaljenostjo od točke izpustitve število plavajočih semen eksponentno manjša. Četrtnina semen je v roku 3 ur prepotovala razdaljo 1200 m, kar potrjuje ugotovitve, da voda nekajkrat poveča razdaljo, ki jo sicer prepotujejo semena s pomočjo vetra.

Veliki pajesen pa ima tudi številne lastnosti pionirskih vrst. Gre za svetloljubno vrsto, za katero je značilno poleg obilne proizvodnje semen tudi intenzivno odganjanje iz korenin in panjev ter celo obnavljanje iz posameznih segmentov rastline. Značilnost velikega pajesena je tudi njegova izredno hitra rast, ki mu omogoča, da izpodriva številne druge vrste predvsem, ko se razmnožuje s poganjki iz korenin ali panja. Kalice rastejo počasneje. V južni in centralni Pensilvaniji (ZDA) so izmerili povprečne višine eno leto starih dreves, in sicer so bile semenske kalice visoke 39,62 cm, poganjki iz korenin 82,30 cm in poganjki iz panja 182,88 cm. Dvoletna drevesa so v povprečju merila 118,87 cm v primeru semenske kalice, 170,69 cm poganjki iz korenin in 280,42 cm poganjki iz panja. Ti podatki uvrščajo veliki pajesen med najhitreje rastoča drevesa v zmernem pasu (Heisey, 1997 in Illick in Brouse, 1926). Prirast pa se še poveča v primeru motenj (Kowarik in Säumel, 2007). Listi velikega pajesena pa so veliki in številčni, veje debele in redko razrastle. Očitno je, da te anatomske lastnosti pri velikem pajesenu predstavljajo kompetitivno prednost pri pionirskem poseljevanju, saj struktura listov nadomešča lesnato strukturo vej in tako zmanjšuje vložek v tvorbo lesa (White, 1983).

Moore in Lacey (2009) sta preučevala kalitev in rast v zgodnjih fazah razvoja pri dveh invazivnih in dveh domorodnih drevesnih vrstah in pri tem ugotovila, da med temi veliki pajesen v prvem letu po kalitvi vloži največ in večino energije v rast korenin. Po tem, ko se dobro ukorenini, pa ga je zaradi vegetativnega načina razmnoževanja in velike proizvodnje semen težko izkoreniniti (Hu, 1979).

K uspešnemu poseljevanju habitatov na karbonatni matični kamnini pa dodatno pripomore odziv korenin na pomanjkanje železa, ki je izrednega ekološkega pomena. Za rastline, ki rastejo na karbonatnih oziroma bazičnih tleh, je značilno pomanjkanje železa, kajti sprejem železa poteka pri pH vrednostih 5 do 6,5. Rezultati raziskav so pokazali, da se v razmerah pomanjkanja železa pri velikem pajesenu koreninska eksudacija citronske kisline bistveno poveča, posledično pa tudi aktivnost Fe(III) reduktaze (18-krat), ki je odgovorna za sprejem železa (Đunisijević Bojović in sod., 2012).

K širjenju velikega pajesena pa pomembno pripomore tudi človekovo upravljanje s prostorom. Radtke in sod. (2013) so preučevali vpliv golosečnega gospodarjenja z listnatim gozdom na kolonizacijo robinije (*Robinia pseudacacia*) in velikega pajesena in ugotovili, da je hitrost širjenja velikega pajesena večja, pri obeh vrstah pa se kolonizacija dogaja sinhrono z 20–30 letnim ciklom gospodarjenja. To pomeni, da se kolonizacija novih površin vrši sočasno s pojavom goloseka. Izkazalo se je tudi, da se številčnost dreves velikega pajesena manjša z oddaljenostjo od goloseka, kar je posledica svetloljubnosti kalic in mladih dreves te vrste. Rastline velikega pajesena namreč kolonizirajo poseke, kjer ni kompetitorjev in je svetlobe v izobilju in hitro dosežejo sloj krošenj. Ker se cikel golosečnje ponovi, preden bi domorodne vrste uspele doseči in zasenčiti drevesa velikega pajesena, je tovrstno gospodarjenje z gozdom v smislu preprečevanja nadaljnje kolonizacije velikega pajesena in robinije neustrezno. Podobno pa se veliki pajesen na novo pojavlja tudi na gozdnih površinah, ki jih je zajel požar (Maringer in sod., 2012).

González-Muñoz in sod. (2011) so pri preučevanju kalitve in preživetja kalic v centralni Španiji pri domorodnih in tujerodnih vrstah beležili prav pri velikem pajesenu in robiniji največji odstotek kalitve (80 %), pri čemer pa so semena robinije vzknila 3-krat hitreje. Količina svetlobe je pri velikem pajesenu vplivala pozitivno na kalitev in pri kalicah povečala verjetnost preživetja. Pomanjkanje vode se je odražalo v počasnejši kalitvi in manjši verjetnosti preživetja kalic.

Call in Nilsen (2005) nadalje navajata, da je učinek medvrstne interakcije med robinijo in velikim pajesenom na biomaso pri obeh vrstah bolj negativen kot pa intraspecifična kompeticija med osebki iste vrste, pri čemer se je veliki pajesen izkazal za boljšega tekmeča. Podrobnejši pregled je pokazal, da bi veliki pajesen zaradi dominantnosti podzemnega dela (korenin) prevladal v primerih, ko sta omejujoča dejavnika dostopnost hranil in vode v tleh. Tako bi bil veliki pajesen uspešnejši kot robinija pri poselitvi golih tal, kjer svetloba ni omejujoč dejavnik. Oblika in priložnostna dominanca nadzemne biomase pri robiniji pa je lahko kompetitivna prednost, ko je svetloba omejujoč dejavnik. Bao in Nielsen (2015) podobno kot v predhodnem poskusu, ki pa je potekal v tleh bogatimi s hranili, ugotavljata, da je pri velikem pajesenu prevladujoč podzemni del; nasprotno pa je robinija v tleh, kjer primanjkuje hranil, boljši kompetitor, saj razvije, zlasti v okolju z manj, pa tudi v okolju z več hranili, bistveno večjo biomaso. Avtorja navajata tudi, da veliki pajesen vpliva, verjetno zaradi alelokemijskega delovanja korenin, značilno negativno na tvorbo nodulov na koreninah robinije.

2.3.5 Sekundarni habitat

Veliki pajesen ima najraje globoka in sveža tla, a je uspešen tudi na zelo skromnih kamnitih in peščenih tleh, zlasti v polnaravnih združbah. Prenaša dolgotrajno sušo in se izogiba vlažnih, zbitih, ilovnatih tal (Brus, 2008). Pan in Bassuk (1985) navajata, da zbitost

tal zmanjša rast glavne korenine in poveča razmerje v prid stranskim koreninam, vpliva pa tudi na zmanjšanje suhe teže rastlin, in sicer za 50 %. Prija mu toplo podnebje, primerno za gojenje vinske trte (Brus, 2008). Ker potrebuje za razvoj brstov visoke temperature, se prične razvoj kasneje kot pri večini drugih drevesnih vrst, vendar traja do pozne jeseni. Listi se tako razvijejo prej v gosto naseljenih urbanih centrih kot na obrobju mest, na osi sever–jug pa prej v krajih južnejših geografskih širin (Kowarik in Sämel, 2007).

Ker je za spontano širjenje potrebna srednja letna temperatura, ki presega 8,5 °C, mesta kot toplotni otoki v zmernem pasu, pomembno vplivajo na širjenje areala vrste. V zmernem pasu se veliki pajesen namreč pojavlja skoraj izključno v mestih in bolj proti severu se pojavlja le še v mestnih jedrih. Po drugi svetovni vojni je bil veliki pajesen pogost na ruševinah, po njihovi odstranitvi pa se je začel širiti na zapuščena gradbišča, na ruševine podrtih stavb, in sicer v združbo *Sambuco-Salicion capreae* Tx. et Neum., skupaj z vrstami kot so *Salix caprea*, *Betula pendula*, *Populus X canadensis*, *P. tremula*, *Calamagrostis epigejos*, *Epilobium angustifolium*, *Tussilago farfara*, *Poa compressa* in *P. pratensis*. Na neobdelanih zemljiščih v mestih, kot so neizkoriščena dvorišča, zapuščeni vrtovi, neizkoriščene poseke v industrijskih conah, gradbenih jamah in ob železniških progah, pa lahko veliki pajesen tvori sestoje. Ponekod v mestih, na zelenih površinah, najdemo drevesa velikega pajesena v okrasni funkciji (Gutte in sod., 1987).

V krajih na prehodu med zmerno in submediteransko klimo se veliki pajesen pojavlja tudi že med grmovjem, na gozdnih robovih in celo v gozdovih, čeprav tudi tu prevladuje pojavljanje v antropogenih habitatih. Veliki pajesen se namreč pojavlja zlasti v poseljenih središčih - na ruderalnih rastiščih, kot so neobdelana zemljišča, nasipi in ob poteh, bistveno pogostejše kot v zmernem pasu pa tudi med antropogenim, toploljubnim grmovjem, na motenih suhih travnikih, ki so v začetni fazi zaraščanja, v gozdovih robinije in tudi v obrežnih in suhih gozdovih (Gutte in sod., 1987).

V krajih z mediteransko in submediteransko klimo se veliki pajesen pojavlja v mestih in vaseh, na ruševinah in zidovih skupaj s smokvijo (*Ficus carica* L.), pa tudi na toplih pobočjih in ob obrežjih vodotokov. Redkeje prodre v polnaravne združbe z vrstami, kot so navadni rožmarin (*Rosmarinus officinalis* L.), navadni brškin (*Cistus albidus* L.) in puhasti hrast (*Quercus pubescens* Willd.) ter v gozdove črnike (*Quercus ilex* L.) (Gutte in sod., 1987).

Fotiadis in sod. (2011) navajajo, da se veliki pajesen v Grčiji pojavlja v skoraj vseh urbanih centrih do nadmorske višine 600 m, najpogostejše do 200 m. Širjenje velikega pajesena v urbanem okolju je zelo intenzivno, zlasti je pogost na zapuščenih površinah (več kot 35 % lokalitet). Vrsta se tako najpogostejše pojavlja na odprtih zapuščenih in degradiranih rastiščih in vzdolž ulic, najdemo pa jo tudi v parkih, kjer so jo nekoč sadili v okrasne namene, alejah in v razpokah zidov in streh. Običajno se pojavlja v manjših

sestojih z veliko podmladka. Prav tako je veliki pajesen pogost v ruralnih območjih, najpogosteje na kmetijskih zemljiščih (zlasti v mejicah). Najdemo ga tudi vzdolž cest, od koder se najpogosteje širi v zaledje, in v močvirjih v bližini kmetijskih zemljišč. V naravnih ekosistemih ga najdemo redko (grmišča (11 %), travniki (9 %) in gozdovi – zlasti gozdni rob (4 %)). Podobno ugotavljajo Affre in sod. (2010) za štiri mediteranske otoke (Kreto, Sardinijo, Korziko in Majorko). Traveset in sod. (2008) za isto okolje dodatno ugotavljajo, da je tudi gostota klonov v gozdovih in grmičevju manjša v primerjavi z bolj degradiranimi habitatmi, kar kaže na večjo odpornost klimaksnih združb na invazivnost tujerodnih vrst.

Vilà in sod. (2008) so preučevali odpornost različnih naravnih, nedegradiranih ekosistemov na šestih mediteranskih otokih na invazijo tujerodnih rastlinskih vrst in ugotovili, da so možnosti kalitve in vzpostavitve rastlin premosorazmerne količini padavin in niso povezane z biodiverzitetjo otokov. Izkazalo se je, da ima veliki pajesen v vseh primerih majhen potencial invazivnosti.

Veliki pajesen je torej navadno omejen na odprta in svetla rastišča in je kot pionirska vrsta svetloljuben in hitro-rastoč. Kowarik (1995) pa je preučeval redek primer vzpostavitve velikega pajesena v strnjenih gozdovih v Zahodni Virginiji. Ugotovil je, da so rastline v podrasti izključno vegetativni poganjki korenin stari 1–19 let z majhnim letnim prirastkom (0,11 m), ki so odvisni od matične rastline, ki dosega sloj krošenj. Obnavljanje populacije v strnjenih sestojih iz semenske banke ni mogoče, saj semena v tleh preživijo približno eno leto, prav tako ni mogoča obnova iz kalic, saj je zaradi svetloljubnosti umrljivost kalic po enem letu 100 %. Kowarik (1995) tako ugotavlja, da vegetativno potomstvo bistveno bolj tolerira senčne razmere kot pa semena in omogoča alternativno pot ohranjanja vrste in celo istega osebka v senčnih rastiščih. Namreč v primeru, ko smrt matičnega oz. bližnjega drevesa sovpada z nastankom presvetlitve, lahko zaradi spremenjenih svetlobnih razmer vegetativni poganjki v podrasti pospešijo rast in hitro dosežejo sloj krošenj oziroma proizvedejo nove vegetativne poganjke, ki so sposobni hitre rasti. V obeh primerih pridobi vrsta na račun stroškov vzpostavitve banke vegetativnih poganjkov kompetitivno prednost v zavzemanju prostora, poleg tega pa z izločanjem alelopatskih snovi iz razširjenega koreninskega sistema preprečuje kalitev in rast kompetitivnih vrst in hkrati monopolizira vse razpoložljive vire.

2.3.6 Vplivi tujerodne vrste

Veliki pajesen vpliva na procese v gozdovih zmernega pasu, in sicer poveča hitrost kroženja snovi (neto nitrifikacijo), pH in dostopnost hranil (Ca, K, N). Daljnosežnost učinkov delovanja je odvisna od lastnosti tal in je večja v rodovitnih tleh. Tovrstne spremembe dinamike ekosistemov imajo izjemen potencial za spreminjanje kompeticijskih hierarhij in bi po mnenju avtorjev pospeševale razširjanje domorodnih vrst, ki so bolj kompetitivne v tleh bogatih s hranili (Gómez-Aparicio in Canham, 2008b). Kljub

tovrstnim napovedim in izboljšani dostopnosti hranil, tudi fosforja, veliki pajesen negativno vpliva na diverzitetu rastlin in biomaso podrasti in favorizira invazijo drugih tujerodnih vrst (Constán-Nava in sod., 2015). Spremembe v biodiverziteti pa so lahko posledica neposredne kompeticije velikega pajesena, njegovih alelokemičnih učinkov in posrednih učinkov, ki jih ima na tla in talne organizme, ki razgrajujejo listni opad, tako zaradi specifične kemijske sestave kot zaradi močne razrasti koreninskega sistema (Motard in sod., 2015).

V Sloveniji kot primer njegove agresivnosti Jogan (2000) navaja območje pod steno nad Ospom, kjer veliki pajesen že ogroža tamkajšnjo naravno toploljubno rastje.

Študije iz centralne Španije, ki obravnavajo veliki pajesen, se zlasti osredotočajo na preučevanje razlik med strategijami izrabe dušika med domorodnimi in tujerodnimi drevesnimi vrstami. González-Muñoz in sod. (2013) ugotavljajo, da veliki pajesen izkazuje značilnosti tako oportunistične kot konservativne strategije izrabe dušika. Oportunistične značilnosti se kažejo v veliki proizvodnji listnega opada in veliki vsebnosti dušika v listih, ki je primerljiva z robinijo, za katero pa je značilna fiksacija dušika. Konservativnost pa se odraža v veliki resorpciji dušika (78 %) v procesu senescence. To pomeni, da je veliki pajesen zelo učinkovit pri črpanju dušika iz tal in, zaradi velike resorpcije, tudi pri zadrževanju dušika v rastlini. Castro-Díez in sod. (2009) navajajo, da je razgradnja opada velikega pajesena hitrejša kot pri domorodnih vrstah v istem okolju. González-Muñoz in sod. (2013) tako zaključujejo, da bi veliki pajesen dolgoročno povečal vsebnost dušika v tleh, in sicer na račun velikih količin hitro razgradljivega opada.

Vrstna sestava rastlinske odeje vpliva tudi na favno v tleh. Gutiérrez-López in sod. (2014) so primerjali vrstno sestavo členonožcev v tleh pod domorodno floro in pod rastlinami velikega pajesena. Ugotovili so, da so sicer pršice Actinedida številčnejše pod velikim pajesenom, vendar je pod domorodnimi rastlinami večja vrstna pestrost (nekatero skupine skakačev (Collembola: Entomobryomorpha, Poduromorpha in Symphypleona), pršic (Gamasida in nekateri Oribatida) in drugih členonožcev (pajki, paščipalci, enakonožci in žuželke)).

Študija, ki so jo izvedli Motard in sod. (2015) v severovzhodni Franciji, je pokazala, da povečanje gostote velikega pajesena zmanjša mikrobno dejavnost v tleh, številčnost detritivorov v listnem opadu (Acarina in Collembola) in površinskih plenilskih hroščev ter zmanjša diverzitetu polžev. Nasprotno pa se povečanje gostote velikega pajesena odraža v večjemu številu deževnikov v listnem opadu in površinskih koprofagnih hroščev. Na splošno bi vpliv invazije velikega pajesena na prehranske verige v tleh lahko pospešil mineralizacijo organskih snovi in tako potencialno favoriziral nitrofilne rastlinske vrste v podrasti.

2.3.7 Alelopatija

Za veliki pajesen je značilna tudi alelopatija. Alelopatske sestavine, natančneje terpenoidi skupine kvasinoidi, ki so tudi taksonomski označevalec družine Simaroubaceae, se sproščajo v okoliška tla in se nahajajo zlasti v koreninski skorji in manj v skorji ostalih rastlinskih delov, še v nekoliko manjših količinah v listih, najmanj pa jih je v plodovih in lesu (Heisey, 1990a; Lawrence in sod., 1991). Lawrence in sod. (1991) tudi navajajo, da je alelopatsko delovanje manjše v razmerah zmernih temperatur in po obilnem deževju ter večje v primeru višjih temperatur in v bolj suhih tleh. Raziskave v ZDA so pokazale, da so učinki izločanja alelopatskih snovi pri velikem pajesenu vrstno specifični in odvisni od gostote velikega pajesena ter oddaljenosti od posameznega osebka. Alelopatski učinki na razdalji petih metrov od debla prenehajo (Gómez-Aparicio in Canham, 2008a). Avtorja ugotavljata tudi, da velikost drevesa ne vpliva na obseg učinkov.

Fitotoksično delovanje je najmočnejše pri rastlinah do drugega leta starosti, vendar pa odstranjevanje nadzemnih delov rastline in npr. sečnja stimulirajo povečano proizvodnjo fitotoksinov, kar je lahko tudi razlog, da objedanje velikega pajesena ni pogosto (Greer in Aldrich, 2005).

Heisey (1997) je pri testiranju vodnih izvlečkov različnih delov velikega pajesena podrobneje opredelil, da ima primerljiv fitotoksični učinek kot skorja korenin tudi notranja plast skorje debla, tanka zunanja plast skorje debla pa podobno kot les debla in korenin najmanjši. Poskusi so nadalje pokazali, da spiranje debla ob deževju ne vnaša v okoliška tla alelokemičnih snovi v koncentracijah, ki bi zavirale rast drugih rastlin. Heisey (1990b) navaja, da je zaviralen učinek na rast okoliških rastlin večji pri dodajanju najtanjših korenin in manjši pri debelejših.

V poskusu, ki ga je izvedel Heisey (1990a) je 34 mg surovega izvlečka koreninske skorje oziroma 119 mg surovega izvlečka lističev velikega pajesena ekstrahiranega v vodi povzročilo 50 % inhibicijo rasti semenske korenine kreše. Tudi plodovi vsebujejo enega ali več inhibitorjev s polarno strukturo, in sicer se ti nahajajo ob perikarpu in se izločajo šele po tem, ko perikarp razpade pri kalitvi, sicer pa preprečuje, da bi se ti, ko so plodovi še na drevesu, spirali. Največji zaviralni učinek na kalitev in rast imajo lističi spomladi od brstenja do razvoja končne velikosti, skorja debla pa tik pred razvojem listov, kar bi lahko pomenilo, da se spomladi alelopatske snovi transportirajo iz debla v liste. Alelopatske snovi iz koreninske skorje imajo tudi izjemen herbicidni potencial tako v fazi kalitve kot v fazi rasti rastlin. Zlasti je bil osupljiv učinek na kalice, kjer je bila zabeležena skoraj stoodstotna umrljivost vseh vrst, tudi pri najmanjših koncentracijah.

Heisey je nato leta 1996 izoliral in dokazal, da so zgoraj opisani fitotoksični učinki ekstrakta listov in skorje velikega pajesena rezultat delovanja ailantona, kvasinoida z molekulsko maso 376. Ailanton je že v koncentraciji 0,7 ml/l zelo fitotoksičen in povzroča 50 % zaviranje rasti semenske korenine vrtna kreše (*Lepidium sativum* L.). Čeprav ailanton deluje kot močan herbicid tako na semena kot tudi na kalice (pre-in postemergentno), je učinek na postemergentne faze razvoja izreden; tudi najmanjša testirana koncentracija (0,5 kg/ha) je povzročila 100 % umrljivost pri petih od sedmih testiranih vrstah, in sicer v 5 dneh po aplikaciji. Hkrati pa največja testirana koncentracija (8 kg/ha) ni povzročila vidnih poškodb pri kalicah velikega pajesena, kar kaže na prisotnost zaščitnega mehanizma, ki preprečuje samopoškodbe. Strupenost ailantona v zemlji se je hitro zmanjšala kot posledica mikrobne aktivnosti. Vzorci nesterilne zemlje s koncentracijo ailantona 0,5 do 4,0 kg/ha so popolnoma izgubili svojo fitotoksičnost v 5 dneh, medtem ko je v sterilni zemlji ailanton ostal zelo fitotoksičen v celotnem trajanju preiskave (21 dni). Izjemno herbicidno delovanje v povezavi s hitro biorazgradljivostjo v tleh kaže na to, da bi lahko ailanton uporabili v razvoju naravnih herbicidov. Heisey (1997) je poleg hitrejše razgradnje izpostavil še dodatne prednosti uporabe velikega pajesena v ta namen, in sicer manjše okoljsko onesnaževanje ter neodvisnost od sicer petrokemične osnove za sintezo herbicidov. Kljub temu pa je treba upoštevati, da je fitotoksično delovanje neselektivno in prizadene tudi pridelek (Heisey in Heisey, 2003).

Veliki pajesen deluje namreč alelopatsko na enokaličnice in dvokaličnice, čeprav so slednje nekoliko bolj občutljive. Kljub temu pa, da ni selektiven, so nekatere vrste kot npr. bombaževca (*Gossypium hirsutum* L.) odporne (Heisey, 1997).

Tako lahko širjenje velikega pajesena v naravnih ekosistemih zaradi vpliva na rast domorodnih vrst vpliva na biodiverziteto. Mihoc in sod. (2015) so opazili, da ekstrakt listov in korenin velikega pajesena ne vpliva negativno samo na rast in razvoj sadik velikega jesena (*Fraxinus excelsior* L.), ampak povzroča tudi kloroze in nekroze na listih in stebelu.

Prvi določen kvasinoid je bil ailanton, kasneje pa so bile identificirane še druge alelopatske spojine, ki prav tako spadajo v to skupino (ailantinon, čaparin, ailantinol B, čaparinon, glaukarubinon, 13(18)-dehidroglaukarubinon, šinjulakton H itd.) (De Feo in sod., 2003). Način njihovega delovanja še ni preučen (Macías in sod., 2007, Pavela in sod., 2014).

Lawrence in sod. (1991) so v poskusu preučevali prilagoditvene sposobnosti okoliških vrst na alelopatske snovi in ugotovili, da so osebki populacij, ki so rasli v bližini velikega pajesena manj občutljivi na alelopatske snovi kot osebki iste vrste iz populacije, ki predhodno ni bila v stiku z velikim pajesenom. Ugotovili so tudi, da se zmanjšana občutljivost prenaša tudi na potomce, saj se je izkazalo, da so semena iz populacije, ki predhodno ni bila v stiku z velikim pajesenom, bolj občutljiva.

Alelopatsko delovanje velikega pajesena skupaj z medvrstno kompeticijo pa ima tudi druge pomembne učinke. Ugotovitve Motard in sod. (2011) kažejo, da je podrast v gozdu Fontainebleau blizu Pariza v kvadrantih z velikim pajesenom vrstno bistveno revnejša in bolj običajna kot v kvadrantih z domorodnimi drevesnimi vrstami, pri čemer sta floristični sestavi značilno različni. Ugotovili so tudi statistično značilno negativno korelacijo med številom koreninskih poganjkov velikega pajesena in vrstno pestrostjo v podrasti.

Small in sod. (2010) na podlagi preučevanih odzivov opozarjajo celo na morebitne vplive velikega pajesena na pospeševanje širjenja drugih tujerodnih vrst. Pri preučevanju vpliva alelopatskih snovi velikega pajesena na domorodne in tujerodne vrste zelišč so namreč ugotovili močno zmanjšanje kaljenja, višine kalic, tvorbe listja in razmerja med korenino in poganjkom le pri domorodni vrsti zelišča.

2.3.8 Vpliv na zdravje ljudi

Alergija na pelod velikega pajesena se pojavlja pri 24–26 % ljudi, ki kažejo znake preobčutljivosti na testne alergene. Običajno je reakcija posledica delovanja več alergenov. Ne glede na to, na osnovi svojih ugotovitev, eksperti priporočajo uvedbo peloda velikega pajesena v standardne diagnostične presejalne teste (Ballero in sod., 2003; Tsioungkos in sod., 2014).

Pri preučevanju vzrokov za seneni nahod so Vovolis in sod. (2014) odkrili tudi prve primere, ko je pelod velikega pajesena edini vzrok za alergijske simptome, zato priporočajo, da bi v okoljih, kjer je veliki pajesen pogost in drugi testi ne dajo nedvoumnega odgovora o vzroku alergije, preverili tudi reakcijo nanj.

Rezultati imunoelektroforeze ekstrakta peloda velikega pajesena so pokazali, da ima protein, ki se veže na protitelesa IgE maso 42kDa (Majd in sod., 2013).

Stik z drevesnim sokom velikega pajesena pa lahko povzroči tudi hud kontaktni dermatitis. Po poročanju Bennett in sod. (2013) so se gozdarju, ki je bil več ur v stiku s sokom velikega pajesena, na podlakteh pojavile hude poškodbe tkiva v obliki črnih ožganin. Kljub prvotni obravnavi možnosti kirurške odstranitve tkiva, se je izkazalo, da za zdravljenje zadostuje konservativen pristop z uporabo blažilnih sredstev. Na poškodovanih mestih so nastali mehurji in je prišlo do eksfoliacije, ki so ju zdravili s topičnimi steroidi in peroralnimi antihistaminiki. Po treh tednih je kot edini simptom ostal eritem.

2.3.9 Vplivi na gospodarstvo

Zaradi izredno močnega koreninskega sistema povzroča veliki pajesen veliko škodo na zidovih, cestah, pokopališčih in na drugih strukturah (Bardsley in Edwards-Jones, 2007). Spričo mehanskega in kemičnega delovanja korenin (eksudati in vodikovi ioni) povzroča tudi resno škodo na zgodovinskih kulturnih objektih, saj pospešuje preperevanje apnenca (Almeida in sod., 1994).

V mestih in ob prometnih koridorjih, zlasti zaradi obilnega vegetativnega razmnoževanja s poganjki, nastaja tudi ekonomska škoda na račun stroškov vzdrževanja oziroma odstranjevanja (Kowarik in Säumel, 2007).

2.3.10 Ekofiziologija, ekologija

Kowarik in Säumel (2007) navajata, da je veliki pajesen bistveno bolje prilagojen na ogrevanje ozračja, ohladitev pa ga močno prizadene. Pri povišani temperaturi glede na dnevno povprečje med rastno sezono so se tako povečala skupna listna površina, listna biomasa, velikost in teža posameznega lista, rast glavne korenine, število sekundarnih korenin, višina in volumen debla ter število internodijev. Na temperaturo pa je najbolj občutljiv v zgodnjih ontogeneznih fazah razvoja, starejše rastline prenesejo do $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Brus, 2008). Povišane temperature, ki jih običajno spremlja suša, so sprožile večje vlaganje v rast korenin in manj v razvoj listov v primerjavi s kontrolo in rastlinami, ki so rastle v hladnejših razmerah (Kowarik in Säumel, 2007).

Na zmrzal so zlasti občutljive mlade rastline in končni segmenti poganjkov. Kowarik in Säumel (2007) navajata, da v srednji Evropi pri koreninskih poganjkih in poganjkih iz panja zaradi zmrzali odmre letno $20,5 \pm 7,1\text{ cm}$, v mediteranskem delu pa so odmrli segmenti bistveno krajši. Primerjava z drugimi drevesnimi vrstami je pokazala, da ima veliki pajesen bistveno daljšo rastno sezono in prične kasneje s kopičenjem v vodi topnih sladkorjev, ki ščitijo pred zmrzaljo, zato je zgodnja jesenska zmrzal lahko usodna.

Veliki pajesen pogosto uspeva na toplih in sušnih rastiščih, za katere je značilna velika izguba vode s transpiracijo. Prilagojenost na sušo se kaže v morfološki plastičnosti in nekaterih fizioloških prilagoditvah. Veliki pajesen vodo črpa s koreninskim sistemom, ki je v primerjavi z drugimi drevesnimi vrstami bolj razvit, povišane temperature pa sprožijo dodatno alokacijo virov v koreninski sistem in volumen debla. To pomeni, da se poveča tudi absorpcija vode in pretok zaradi večjega prečnega prereza debla. Povečanje vodnega stresa sproži tudi postopno zapiranje rež, ki omogoči da vodni potencial listov ostane nad točko venenja ter zmanjšanje hidravlične prevodnosti korenin. V razmerah kontinuiranega vodnega stresa pa prične s preusmerjanjem virov v stranske korenine, iz katerih lahko poženejo poganjki, ki nadomestijo primarno rastlino (Kowarik in Säumel, 2007).

Debilo velikega pajesena je pogosto v prerezu ovalno, stržen je rumenkast, okrogel in precej velik (6–10 mm). Beljava, ki je kremne barve, je obsežna in lahko zavzema 12–14 zunanjih branik, ki so v okviru enega leta različnih širin. Les je venčasto porozen, pore so velike 0,03 do 0,06 mm² (podobno kot pri listopadnih hrastih *Q. robur*, *Q. petraea*, vendar pa so pri velikem pajesenu pore zgoščene le v spomladanskem, ranem lesu in niso posamič, ampak v skupinah po 2–3). V kasnem lesu je dobro viden aksialni parenhim. V lesu, zlasti v širših delih posameznih branik, so vlakna, napolnjena z želatinasto snovjo, ki dajejo lesu tenzijski značaj, potreben verjetno zaradi fototropizma. Trakovno tkivo je 6–8 redno. Opisane anatomske lastnosti ustrezajo ekološkim razmeram, v katerih veliki pajesen uspeva. Razporejenost velikih por v velikem številu aktivnih branik zagotavlja zadostne količine vode listom, kar je, glede na suha rastišča, ki jih zaseda in pogosto sušo, bistvenega pomena. Hkrati pa je veliki pajesen zaradi velikega lumna por občutljiv na embolije, ki jih povzroča zmrzal, kar pojasnjuje severno mejo areala na severni polobli in širjenje v zadnjih desetletjih na račun podnebnih sprememb. Letna radialna prirast doseže največjo vrednost po petih letih na suhih rastiščih in po desetih na vlažnih in je bistveno večja na suhih rastiščih. To kaže, da sta sončna lega in kompeticija drugih vrst bistveno pomembnejša dejavnika od rodovitnosti in vlažnosti tal. Svetloba vpliva na velikost krošnje (68 % višine drevesa na sončnih legah in 53 % na vlažnih, senčnih legah) in ukrivljenost debla (bolj ravna na sončnih legah) (Arnaboldi in sod., 2003).

Trifilò s sod. (2004) je v drevesnici, v kontroliranih razmerah preučeval specifične mehanizme velikega pajesena, ki mu omogočajo preživetje v sušnih razmerah. Sadike presajene v lončke so izpostavili štirim tipom vodnih režimov. Vodni potencial v tleh pri rastlinah izpostavljenim najhujši suši je znašal -1,73 MPa. Kljub vodnemu deficitu pa rast sadik velikega pajesena v primerjavi z dobro zalivanimi rastlinami ni bila zavrt. Izkazalo se je, da sta prevodnost listnih rež in prepustnost korenin pri rastlinah izpostavljenim suši manjša, vodni potencial listov in biomasa korenin pa primerljiva. Slednje se je izkazalo kot uspešna strategija prilagoditve na sušo, saj se po ponovni dostopnosti vode v tleh vzpostavi prvotna večja prevodnost korenin. Razširjenost velikega pajesena tako bolj definira povprečna letna količina padavin kot pa minimalna mesečna količina padavin (Albright in sod., 2010), kar je verjetno povezano z večmesečno toleranco na sušo (Trifilò in sod., 2004).

Filippou in sod. (2014) so preučevali odpornost sadik velikega pajesena na sušo in slanost tal. Rastline so se po 22 dneh brez zalivanja povsem posušile, nezalite rastline pa so prve znake suše na makroskopskem nivoju kazale po 14 dneh. Te je spremljalo tudi zmanjšanje potencialne fotokemične učinkovitosti fotosistema II (Fv/Fm) in stomatarne prevodnosti. Slanostni stres, tudi pri največji koncentraciji NaCl (300 mM), ni povzročil bistvenih poškodb tkiva in skladno tudi ni bilo značilnih razlik v izmerjenih fizioloških parametrih v različnih stresnih razmerah (150 mM in 300 mM). Stres, ki ga povzročata pomanjkanje

vode in slanost, je neizogibno povezan s povečanjem oksidacijskega stresa zaradi akumulacije reaktivnih kisikovih spojin, zlasti superoksida (O_2^-) in vodikovega peroksida (H_2O_2) ter reaktivnih dušikovih spojin. Peroksidacijo lipidov (poškodovanost membran) so določili z merjenjem malondialdehida (MDA), oksidacijski stres pa dodatno z merjenjem vsebnosti H_2O_2 in vsebnosti dušikovega monoksida (NO). Ugotovili so, da rastline podvržene suši kažejo značilno povečanje koncentracije reaktivnih kisikovih in dušikovih spojin in analogno povečanje poškodovanosti membran v primerjavi s kontrolnimi rastlinami. Podobno velja za rastline izpostavljene hudi slanosti (300 mM NaCl). Kot odziv na sušo in slanost rastline kopičijo zaščitne snovi, kot je prolin, ki lajšajo privzem vode. Poleg vloge osmotskega reguliranja je prolin v stresnih razmerah pomemben za varovanje celice pred reaktivnimi kisikovimi spojinami. Tako je odpornost velikega pajesena na stres verjetno posledica inducirane tvorbe nizkomolekularnih (ne-encimskih) antioksidantov (npr. prolina) in antioksidativnih encimov. Delovanje katalaze in superoksid dismutaze je bilo največje pri rastlinah podvrženim zmernemu stresu zaradi slanosti (150 mM NaCl). Velika slanost (300 mM NaCl) in suša sta imeli podoben, čeprav manjši učinek na koncentracijo antioksidativnih encimov, hkrati pa je bila v teh razmerah značilno povečana koncentracija prolina. Največja aktivnost katalaze in superoksid dismutaze pri rastlinah podvrženim zmernemu stresu zaradi slanosti (150 mM NaCl) je sovpadala z zanemarljivimi koncentracijami reaktivnih kisikovih spojin in poškodb membran.

Hamerlynck (2001) je preučeval fotosintezo pri senčnih in sončnih rastlinah velikega pajesena. Ugotovil je, da je nefotokemično sproščanje presežne ekscitacijske energije iz fotosistema večje in potencialna fotokemična učinkovitost (F_v/F_m) manjša pri sončnih listih. Količina fotonov, potrebnih za fiksacijo ene molekule CO_2 (angl. *photosynthetic quantum requirements*), je primerljiva pri obeh tipih listov in podobna tisti, značilni za senčne rastline podrasti. Listne reže pri obeh tipih listov se prilagajajo na kratkotrajna nihanja v gostoti fotonskega toka fotosintezno aktivnega dela sevanja, kar pomeni, da tudi senčni listi ohranjajo lastnosti, ki optimizirajo učinkovitost izrabe vode. Veliki pajesen kaže tako izjemno prilagojenost, saj pri obeh tipih listov kaže veliko fotosintezno učinkovitost izrabe sevanja, značilno za senčne rastline, in hkrati visok nivo fotosintezne aktivnosti pri močnem sevanju. Opisane lastnosti pojasnjujejo njegovo hitro razraščanje v urbanih okoljih in prodiranje v naravne, svetlobno bolj omejene habitate.

Žveplov dioksid (SO_2) negativno vpliva na rast in biomaso sadik velikega pajesena, pri čemer deluje bolj zavirajoče na rast korenine kot na rast poganjka, učinek pa narašča s koncentracijo (Marshall in Furniert, 1981).

Davis in Orendovici (2006) sta pri preučevanju odziva vrst na ozon v zavarovanem območju ob Atlantski obali (ZDA) ugotovila, da je veliki pajesen med najboljčutljivejšimi bioindikatorji ozona. Bussotti in sod. (2005) so v severni Italiji primerjali odziv na ozon pri petih drevesnih vrstah (*Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*,

Viburnum lantana in *Ailanthus altissima*). Zabeležili so, da se pri velikem pajesenu najprej pokažejo simptomi, in sicer na zgornji površini lista med žilami v obliki belih prog, ki kasneje porjavijo, in so kasneje tudi najbolj izraziti. Mikroskopski pregled je pokazal, da so simptomi povezani s tvorbo kalusa na palisadnih mezofilnih celicah, in sicer se ta pojavlja na stenah celic pod nastalimi progami. Poleg tega pa je opaziti tudi odmiranje celic zgornjega mezofila, ki je vidno v obliki kolapsiranih celic. Pri preučevanju fiziološkega odziva se je med preučevanimi vrstami samo pri velikem pajesenu pokazalo, da je prišlo do poškodb reakcijskih centrov fotosistema II. Gravano in sod. (2005) ugotavljajo, da se pri velikem pajesenu prve poškodbe zaradi ozona pojavljajo pri koncentraciji 5 ppm h (AOT40). Podobno kot Bussotti in sod. (2005) ugotavljajo, da se pod mikroskopom poškodbe kažejo v obliki rjavih prog, izgube klorofila in poškodbi organelov v celicah palisadnega tkiva ter tvorbi kalusa, ki ločuje poškodovane celice od nepoškodovanih. Avtorji še ugotavljajo, da je občutljivost velikega pajesena na ozon posledica strukture listov, za katere je značilna majhna gostota in veliko intercelularnih prostorov. Pri tem navajajo, da celične stene služijo kot prepreka pri širjenju ozona in sodelujejo pri detoksifikacijskih procesih.

Gravano in sod. (1999) so v severni Italiji, na področju z veliko koncentracijo ozona (do $128 \text{ nl}\cdot\text{l}^{-1}$) in kislimi padavinami (pH 1,4), opazili na velikem pajesenu hude poškodbe in odpadanje listov (rumenenje, apikalne in marginalne nekroze ter nekroze v obliki prog, rjavenje med žilami in pikice). Laboratorijski poizkusi so pokazali, da se vsi znaki z izjemo rjavenja med žilami in pikic pojavljajo pri simulaciji kislega dežja.

Nasprotno pri preučevanju učinkov fumigacije dvoletnih sadik velikega pajesena z ozonom (100 ppb) Lee in sod. (2006) niso ugotovili poškodb listov, sprememb v koncentraciji fotosintetskih pigmentov, prevodnosti listnih rež in učinkovitosti izrabe vode. Kljub temu je imel ozon močno negativen učinek na fiksacijo ogljika.

Zaradi sposobnosti akumulacije težkih kovin je veliki pajesen zanimiv za uporabo pri bioremediacijah v mestnih ter drugih, s težkimi kovinami onesnaženimi, okoljih (Hu in sod., 2014; Gatti, 2008). Hu in sod. (2014) so raziskovali akumulacijo težkih kovin (Pb, Cu, Cd, Cr in Zn) ter kapaciteto sumarne akumulacije težkih kovin pri štirinajstih vrstah. Veliki pajesen se je uvrstil med najuspešnejše vrste po akumulaciji svinca, kadmija in bakra ter v skupni akumulaciji težkih kovin, ki so izvirale iz prometa in izgorevanja premoga. Cui in sod. (2006) so ugotovili, da je veliki pajesen tudi razmeroma odporen na onesnaženost okolja z žveplom, ki je posledica emisij iz industrije in prometa. Listi z izjemo odebelitve, kar je morda mehanizem zaščite, namreč ne kažejo znakov poškodb, vsebnost pigmentov in neto fotosinteza pa je bila 20 % manjša. Shah in sod. (2010) so v okviru poskusov na ultramafičnih tleh, ki so naravno bogata s težkimi kovinami, prišli do podobnih zaključkov. Djukić in sod. (2014) so odkrili, da dodajanje železa zmanjšuje stres zaradi prisotnega svinca. Fotosintezna učinkovitost je bila pri rastlinah, ki so bile

izpostavljene svinču in jim je bilo dodano železo, večja kot pri rastlinah, kjer železa niso dodajali. V razmerah, ko železa ne primanjkuje, je tudi akumulacija svinca bistveno večja (Đunisijević Bojović in sod., 2012). Ranieri in Gikas (2014) sta preučevala toksičnost in akumulacijo kroma in ugotovila, da je, kljub bistveno manjši zmožnosti akumulacije skupnega (Cr (III) in Cr (VI)) kroma, pri velikem pajesenu njegov vpliv na zaviranje rasti korenin večji kot pri drugih preučevanih vrstah. Hkrati je akumulacija šestvalentnega kroma največja prav pri velikem pajesenu.

Rezultati poizkusov s cinkom pa so pokazali, da ta povzroča zmanjšanje kalivosti semen. Kasneje, v začetnih fazah rasti, ni opaziti statističnih razlik v dolžini hipokotila in semenske korenine med rastlinami izpostavljenimi različnim koncentracijam cinka. Pri nadaljnji rasti sadik pa se pri rastlinah, ki so izpostavljene večjim koncentracijam cinka, pokaže večja inhibicija razvoja koreninskega sistema in listov. Semena in sadike velikega pajesena torej kažejo večjo odpornost na povečane koncentracije cinka v zgodnjih fazah razvoja. Kasneje, z razvojem listov, se pokaže, da lahko razmeroma dobro uspevajo samo v tleh zmerno onesnaženih s cinkom (Samuilov in sod., 2014).

Burkholder in sod. (2011) poročajo, da se po spektralni reflektanci veliki pajesen od okoliških dreves najbolj loči spomladi, in sicer v pasovih valovnih dolžin 401–431 nm, 1115 nm in 1985–1995 nm.

Veliki pajesen dobro uspeva v urbanem okolju kljub naraščajočemu onesnaženju zraka, medtem ko je veliko, tudi domorodnih dreves v mestnih parkih in drevoredih prizadetih (*Betula*, *Tilia*, *Platanus*...). Rank (1997) je preučeval razloge in pojasnilo iskal v antioksidativni zaščiti. Ugotovil je, da vsebujejo listi velikega pajesena najmanj s tiobarbiturno kislino reagirajočih snovi in največjo aktivnost askorbat peroksidaze (AS-POD). To kaže na nižjo raven oksidativne razgradnje lipidov in večjo zmogljivost za razstrupljanje H_2O_2 v listih velikega pajesena kot v ostalih preučevanih vrstah.

Veliki pajesen prenaša $pH < 4,1$, raztopljeno sol v koncentraciji do $0,25 \text{ mScm}^{-1}$ in tudi izredno majhne vsebnosti fosforja (1,8 ppm) (Plass, 1975).

2.3.11 Biotski dejavniki

Facelli (1994) je preučeval vpliv listnega opada, kompeticije zelišč in prisotnosti členonožcev na kalitev velikega pajesena. V odsotnosti kompeticije je opad vplival le na kasnejšo kalitev ne pa tudi na biomaso kalic. Nasprotno je kompeticija zmanjšala rast kalic, vendar je dodajanje listne stelje zmanjšalo gostoto in biomaso zelišč ter tako posredno vplivalo na izboljšanje rasti kalic velikega pajesena. Listni opad je vplival tudi na povečanje poškodb, ki so jih povzročili nevretenčarji na kotiledonih in na smrtnost kalic. Uporaba insekticida je pozitivno vplivala na kalitev in preživetje kalic, zlasti v prisotnosti

listnega opada. V prisotnosti listnega opada je bilo skupno število členonožcev povečano, uporaba insekticida pa je njihovo število zmanjšala. Listni opad ima torej hkrati pozitiven posreden učinek na biomaso velikega pajesena zaradi zmanjšanja kompeticije in negativen posreden učinek na kalitev zaradi povečanega plenjenja ter negativni neposredni učinek na smrtnost sadik.

Glive (običajno iz razreda askomicet), ki povzročajo obarvanje lesa, les lahko obarvajo samo površinsko, druge pa tudi globinsko. Spet druge glive povzročajo belo trohnobo ali pojav temnih črt. Posebna oblika bele trohnobe je namreč piravost, za katero je značilen neenakomeren razkroj in prisotnost temnih črt, ki ločijo območja lesa različnih stopenj razkroja. Piravost se pojavi ob hkratni okužbi lesa z več lesnimi glivami, ki se bojujejo za substrat, kar se odraža v neenakomernem razkroju in temnih črtah. Les s takimi lastnostmi ima lahko večjo tržno vrednost, zato so Robinson in sod. (2011) preučili potencial hitro rastočega velikega pajesena za tovrstno plemenitenje. Izkazalo se je, da med preučevanimi vrstami askomiceta *Arthrographis cuboidea* (Saccardo et Ellis) Sigler obarva najbolj intenzivno škrlatno prav les velikega pajesena, in sicer tudi globinsko. Intenzivnost pronicanja so pripisali poroznosti lesa, ki omogoča hitro difuzijo ekstracelularnih vodotopnih pigmentov. Globinske temne črte, ki jih povzroča gliva *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev., so se med vsemi preučevanimi drevesnimi vrstami pojavile samo pri velikem pajesenu. Nasprotno je bil med preučevanimi drevesnimi vrstami vpliv bazidiomicet *Trametes versicolor* (L.) Lloyd in *Inonotus hispidus* (Bull.) P. Karst. na les velikega pajesena najmanjši, verjetno zaradi njegovih številnih fitotoksičnih sestavin. Izgleda pa, da te sestavine niso imele tolikšnega vpliva na askomiceti vrst *Xylaria polymorpha* in *Arthrographis cuboidea*. Možnih razlag je več, najverjetneje pa te sestavine povzročajo stres in antagonističen odziv gliv in je zato pigmentacija intenzivnejša. Skratka, odpornost velikega pajesena na trohnobo, ki jo povzroča gliva *T. versicolor*, in hkratna intenzivno rožnata obarvanost nakazujeta izreden potencial velikega pajesena v proizvodnji obarvanega lesa.

Huebner in sod. (2007) so proučevali razlike v prisotnosti mikoriznih gliv na koreninah velikega pajesena rastočega v dveh različnih habitatih. Korenine velikega pajesena je kolonizirala ena ali več vrst endomikoriznih gliv (kolonizacija tipa *Arum*), vendar pa je bila kolonizacija bistveno večja pri rastlinah, ki so rasle na goličavi (65,2 %) kot pa pri rastlinah nabranih v gozdu (37,9 %). Invazivnost in hitro razraščanje na degradiranih rastiščih lahko vsaj deloma temelji tudi na hitri kolonizaciji endomikoriznih gliv v takih okoljih.

Filippin in sod. (2011) pa navajajo, da molekulska raznovrstnost fitoplazme, povzročiteljice zlate trsne rumenice, pri velikem pajesenu kaže na izmenjavo fitoplazm s srobotom, verjetna pa je tudi izmenjava z vinsko trto.

2.3.12 Odstranitev in nadzor vrste

Zaradi velike proizvodnje semen in močnega odganjanja iz panjev in korenin je zatiranje velikega pajesena težavno. Ker noben način ni posebno učinkovit, je za uspeh potrebna precejšnja vztrajnost. Žaganje dreves je treba zaradi odganjanja iz panja včasih ponavljati leta in leta, da se rastlina končno izčrpa, sečnjo pa je najbolje izvajati zgodaj poleti, ko je zaloga hrane v koreninah najmanjša. Možno je tudi izkopavanje dreves, ki pa ni učinkovito, če v zemlji ostanejo deli korenin, iz katerih znova poženejo poganjki. Kot zatiralni ukrep je koristno tudi odstranjevanje odraslih ženskih dreves, ki obilno semenijo. Kalice in mlade rastline pa lahko iz namočene zemlje tudi pulimo (Brus in Dakskobler, 2001).

V Severni Ameriki se za zatiranje najpogosteje uporabljajo kemična sredstva, ki se jih razprši po listih, nanaša na skorjo ali šture oziroma se jih injecira. V ZDA se v ta namen uporablja herbicide, kot so dikamba, glifosat, imazapir, metasulfuron metil in triklopir. Rezultat kemičnega zatiranja je pogosto odstranitev vseh rastlinskih vrst, kar povzroča ponovno invazijo velikega pajesena in onesnaževanje tal, poleg tega pa je tovrstno zatiranje drago, saj cene dosega 8.750 \$/ha (Kok in sod., 2008). Bardsley in Edwards-Jones (2007) navajata, da je veliki pajesen odporen na večino herbicidov.

Vendar pa ima tudi lokalizirana raba herbicidov učinke, ki segajo širše. Lewis in McCarthy (2008) sta preučevala prenos neselektivnega herbicida (imazapir) iz tretiranih dreves velikega pajesena na sosednja drevesa. Prenos je odvisen od oddaljenosti od tretiranega drevesa (učinki do 3 m) in se zmanjšuje z obsegom debla okoliških dreves. Imazapir je bil 100-odstotno učinkovit pri tretiranih osebkih, po 64 tednih pa je povzročil smrt tudi 17,5 % okoliških netretiranih dreves velikega pajesena in osmih drugih vrst. Možne poti prenosa herbicida so preko stika korenin, preko skupnih mikoriznih gliv, eksudacije in absorpcije korenin in preko odpadlih listov. Uporaba herbicidov je torej najbolj smiselna na večjih površinah, ki jih prerašča po večini veliki pajesen, zlasti pa v sestojih nastalih z vegetativnim razširjanjem.

Meloche in Murphy (2006) sta primerjala različne metode, in sicer ročno puljenje in prekrivanje s steljo, sečnjo, sečnjo in nanos systemskega herbicida glifosata na šture in injeciranje kapsul glifosata. Upošteva se hkrati strošek in učinek se je izkazalo, da je najučinkovitejša metoda sečnje in hkratnega nanosa systemskega herbicida. Na drugem mestu je ročno puljenje, ki pa povzroči motnje in poveča število poganjkov v naslednjem letu. Samo sečnje se pri velikem pajesenu ne priporoča, saj se ni izkazala za učinkovito in je še povečala razrast vrste. Uporaba vbrižgavanja herbicida je učinkovita pri odraslih drevesih, ki proizvajajo semena, vendar je metoda draga. Različne metode zatiranja sprožajo zlasti odganjanje iz panja, v primerjavi s kontrolo, kjer rastline odganjajo predvsem iz korenin (Constán-Nava in sod., 2010).

V Severni Ameriki veliki pajesen zatirajo tudi s požiganjem z metalci ognja (Brus, 2008).

Ding in sod. (2006) so opravili pregled literature v zvezi z naravnimi sovražniki velikega pajesena (tako v naravnem kot sekundarnem arealu) z namenom, da bi ocenili možnosti njihove uporabe v biotičnem zatiranju vrste. Zaradi sekundarnih metabolitov je veliki pajesen namreč za veliko žuželk in drugih organizmov neužiten. Raziskava je pokazala, da na Kitajskem veliki pajesen napada 46 rastlinojedih členonožcev, 16 gliv in en potyvirus; nekateri od teh povzročajo znatno škodo. Glavna škodljivca na Kitajskem, rilčkarja *Eucryptorrhynchus brandti* (Harold, 1881) in *E. chinensis* (Olivier, 1790), sta ozko specializirana na veliki pajesen, kar z vidika tveganja kaže na dobre možnosti njune uporabe v biotičnem zatiranju. Prav tako sta v zvezi z uporabo v biotičnem zatiranju obetajoči dve glivi (rji), *Aecidium ailanthi* J.Y. Zhuan sp. nov. in *Coleosporium* sp., ki napadata veliki pajesen na Kitajskem. Nimfe in odrasle živali žuželke iz skupine enakokrilcev (Homoptera), *Lycorma delicatula* (White, 1845), in ličinke dveh vrst metuljev, *Samia cynthia* (Drury, 1773) in *Eligma narcissus* (Cramer, 1775), lahko povzročijo hude poškodbe, vendar pa niso specializirane glede gostitelja. Na področju sekundarnega areala (v Severni Ameriki, Evropi in Aziji) veliki pajesen napada devet rastlinojedih insektov in 68 gliv. Med temi ima potencial za biotično zatiranje oligofagna večča, ki izvira iz Severne Amerike, *Atteva punctella* Cramer, 1782, med glivami pa vrsta, ki povzroča venenje velikega pajesena v Severni Ameriki, *Fusarium osysporum* f. sp. *Perniciosum* (Hepting) Toole, ki pa je prehranjevalni generalist in je zato učinke njene uporabe potrebno skrbno oceniti.

V ZDA so že leta 2004 pričeli s karantenskimi poizkusi z rilčkarjem *Eucryptorrhynchus brandti*. Pri preverjanju specializiranosti na veliki pajesen in 29 drugih vrst se je izkazalo, da vrsta prednostno izbira veliki pajesen, saj odlaga jajčeca samo na tej vrsti, odrasli osebk pa se hranijo pretežno z listi velikega pajesena. Na drugo mesto po priljubljenosti se je sicer uvrstila vrsta *Leitneria floridana* Chapm., vendar pa hrošč osebkov te vrste ni ogrožal, prav tako ni bil uspešen pri odlaganju jajčec (Herrick in sod., 2012). Kljub temu je bila, zaradi ogroženosti te vrste na Floridi, uporaba rilčkarja *Eucryptorrhynchus brandti* v namene biotičnega zatiranja v ZDA zavrnjena (MAIPC, 2014).

V zadnjih letih se je v severovzhodnem delu ZDA (Pensilvanija, Ohio, Virginia), v mešanih gozdovih listavcev pojavilo obsežno venenje in odmiranje velikega pajesena, ki je tudi tam zelo invaziven. Schall in Davis (2009a) sta ugotovila, da so vsa drevesa in sadike, ki kažejo simptome obolezlosti in katerih vzorci so nabrani na območjih z veliko umrljivostjo, okuženi z glivo vrste *Verticillium albo-atrum* (po novi klasifikaciji *Verticillium nonalfalfae* Inderbitzin et. al., Ascomycota: Phyllachorales: Plectosphaerellaceae), z *V. dahliae* Kleb. pa so bile okužene rastline, nabrane na majhnih razpršenih ploskvah, kjer so drevesa kazala le znake obolezlosti. Okužba rastlin velikega pajesena, ki so rasle v rastlinjaku in gozdu, je pokazala, da sta obe vrsti (*V. albo-atrum* in

V. dahliae) zmožni okužbe velikega pajesena, vendar je *V. albo-atrum* bistveno bolj patogena. Vse rastline, okužene z *V. albo-atrum* so namreč v 3 mesecih umrle; nasprotno pa so rastline okužene z vrsto *V. dahliae* kazale znake bolezni, vendar jih je 1 leto po okužbi preživelo še 84 %. Glavni vzrok za venenje velikega pajesena v Severni Ameriki je torej vrsta *V. albo-atrum*. V ZDA zato načrtujejo dodatne študije, vključno z analizo tveganja, z namenom možne uporabe vrste *V. albo-atrum* pri biotičnem zatiranju invazivnega velikega pajesena. Podrobnejše raziskave so pokazale, da je gliva *Verticillium nonalfalfae* specializirana za posamezno vrsto gostitelja, saj se je izkazalo, da glive izolirane iz drugih gostiteljev niso patogene za veliki pajesen (Kasson in sod., 2014). Avtorji tudi poročajo, da je okužba 100 dreves velikega pajesena v dveh do petih letih rezultirala v smrti več kot 14.000 dreves in 10–15.000 poganjkov ter skoraj popolnemu iztrebljenju vrste. Schall in Davis (2009b) ugotavljata tudi, da v obolelih sestojih velikega pajesena druge vrste dreves ne kažejo znakov okužbe oziroma se ti pojavijo le pri eni vrsti javora, in sicer pri 1 % osebkov. Kasson in Davis (2011) navajata, da se naravno širjenje okužbe v sestoju pojavlja samo pri treh vrstah, in sicer pri velikem pajesenu (100 %), pri eni vrsti aralijske (22 %) in eni vrsti javora (4 %). Harris in sod. (2013) dodatno ugotavljajo, da okužba sestoja velikega pajesena z glivo po petih letih ne vpliva na vrstno sestavo podrastja.

Okužba z vrsto *Verticillium nonalfalfae* je najbolj učinkovita aprila in maja, vendar pa vsaj do delne okužbe dreves pride v vseh mesecih, tudi pozimi. Največji infekcijski potencial ima inokulum glive *V. nonalfalfae* pripravljen z mešanjem na 4 °C ohlajene prsti okužene z glivo in vode. Manj učinkovita je uporaba okuženih delov rastlin velikega pajesena. Gliva v prsti, ki jo hranimo v hladilniku, preživi celo desetletje, pa tudi mešanica prsti in vode ima v primerjavi s spočetka aplicirano, v laboratoriju pripravljeno suspenzijo konidijev bistveno daljši čas uporabe. Pregled gozda, ki je bil pred desetimi leti okužen z vrsto *V. nonalfalfae* je pokazal, da je gliva specializirana samo na veliki pajesen (O'Neal in Davis, 2015).

Biotično zatiranje velikega pajesena s pomočjo rilčkarja vrste *E. brandti* pa deluje še po eni poti; pospešuje namreč delovanje glive *V. nonalfalfae*. Rezultati poskusov so pokazali, da je 75 % odraslih osebkov rilčkarja vrste *E. brandti* preneslo glivo vrste *V. nonalfalfae* na sadike velikega pajesena po tem, ko so bili v stiku s kulturo in so se hranili na okuženem rastlinskem materialu. 83 % rilčkarjev, ki je preživelo prezimovanje v naravno okuženem substratu, pa je na zunanji površini prenašalo žive propagule glive *V. nonalfalfae* (Snyder in sod., 2012).

2.4 MALI JESEN (*Fraxinus ornus* L.)

2.4.1 Taksonomija

Rod jesenov (*Fraxinus*) sodi v družino oljkovk (Oleaceae).

V rodu *Fraxinus* je 43 vrst, ki se pojavljajo v zmernih in subtropskih regijah severne poloble. Dve glavni območji razširjenosti sta Severna Amerika (20 vrst) in vzhodna Azija (20 vrst). V Evropi in zahodni Aziji so domorodne tri vrste. Wallander (2008) je na osnovi genetskih raziskav vrste iz rodu *Fraxinus* uvrstila v šest taksonomskih kategorij (sekcij), ki se poleg molekularnih ločijo tudi po morfoloških lastnostih, in sicer:

Sect. *Dipetalae*

Sect. *Fraxinus*

Sect. *Melioides*

Sect. *Ornus* (sem sodi tudi *F. ornus*)

Sect. *Pauciflorae*

Sect. *Sciadhanthus*

Pred tem so v prejšnjem stoletju delitve bile nekoliko drugačne in vrste združevale v dve večji taksonomski skupini (*Fraxinaster* in *Ornus*), ki sta se nato delili dalje.

Wallander (2008) ugotavlja tudi, da se je dvodomnost razvila trikrat in je posledica prehoda iz žužkocvetnosti na vetrocvetnost. Tako naj bi se dvodomnost razvila dvakrat iz rastlin, ki so imele hkrati dvospolne in enospolne cvetove, enkrat pa iz stanja dvospolnosti preko androdiecičnih rastlin.

Da je uvrstitev v sekcije pravilna, potrjujejo tudi Siljak-Yakovlev in sod. (2014) na osnovi genetskih raziskav, in sicer raziskav rDNA in velikosti genoma. Med drugim ugotavljajo, da se vrsti *F. excelsior* L. in *F. angustifolia* Vahl. na eni strani ter *F. ornus* L. na drugi jasno ločijo.

Podobno so že Heuertz in sod. (2006), na osnovi genetskih raziskav na istih treh vrstah (*F. excelsior*, *F. angustifolia* in *F. ornus*), ugotovili, da se mali jesen genetsko jasno loči od drugih dveh vrst. Na osnovi analize paleopalinoloških in genetskih podatkov pa navajajo tudi, da so bili ledenodobni refugiji malega jesena v Italiji, na Balkanskem polotoku in v Turčiji.

Hinsinger in sod. (2013) na osnovi lastnih in predhodnih genetskih analiz ter z vključevanjem biogeografskih podatkov, morfoloških značilnosti cvetov in vikariance ugotavljajo med drugim, da se je diverzifikacija rodu na posamezne sekcije začela v

srednjem in poznem eocenu (Sect. *Ornus*) ter oligocenu, znotraj samih sekcij pa zlasti v poznem oligocenu (Sect. *Ornus*) in miocenu, ko je nastopila otoplitev, kateri so sledili tudi geografski premiki posameznih populacij oziroma taksonov.

Tudi Iossifova in sod. (1997) v primerjalni taksonomski študiji, ki pa je temeljila na primerjavi prisotnosti in koncentracije kumarinov in sekoiridoidnih glukozidiov v vrstah *F. ornus*, *F. excelsior*, *F. oxycarpa* in *F. pallisiae* A. J. Willmott, ugotavljajo, da je delitev v sekcije, ki je sicer prvotno temeljila na morfologiji, ustrezna. Izmerili so namreč, da so si zadnje tri navedene vrste praktično enake po vsebnosti kumarinov in sekoiridoidnih glukozidiov, nasprotno pa mali jesen edini vsebuje ornozid in hidroksiornozid, eskulin pa v bistveno večji koncentraciji.

2.4.2 Opis

Mali jesen (*Fraxinus ornus* L.) je listopadna vrsta, ki zraste kot drevo do višine 20 m in debeline do 50 cm, vendar so to zgornje meje. Običajno dosega višino 15 m, debelino 30 cm in dočaka starost do 100 let. Večkrat, še posebej na slabih, suhih tleh, kot na primer na Krasu, raste kot večji, široko razrasel grm. V drevesni obliki ima pogosto kratko in krivo deblo, ki se z močnimi vejami razraste v široko in košato krošnjo z navzgor štrlečimi vejami, ki se vilajo. S starostjo postane krošnja nesimetrična zaradi močne fototropičnosti (Kotar in Brus, 1999).

Dobro odganja iz panja in korenin (Kotar in Brus, 1999). Prav tako dobro prenaša obsekavanje in načeloma tudi obžiranje (Brus, 2008).

Skorja je temnosive do sivozelene barve in ostane gladka vse do starosti 40 let, šele pozneje razpoka na manjše ploščice. Koreninski sistem je močan in plitev ter se večinoma razrašča na površini, v globino segajo le tanjše korenine. Poganjki so goli, bleščeči, olivno ali rjavkastozeleni do sivkasti in pokriti s številnimi, rjavkastimi lenticelami. Dolgi poganjki so na vrhu dlakavi. Zelo značilni so srebrno sivi do rjavosivi, 5–8 mm dolgi, po površini fino puhasti brsti. Vršni brsti so večji od stranskih, široko piramidalni in zašiljeni in imajo štiri luskoliste. Stranski brsti so okroglasti do jajčasti in imajo le dva luskolista. Brsti so razporejeni navzkrižno, prav tako tudi listi. Ti imajo 6–8 cm dolg pecelj, ki je skupaj z listno osjo zgoraj malo vžlebljen. Listi so 10–25 cm dolgi in lihopernato sestavljeni iz 5–9 (večinoma 5) lističev, ki so 4–10 cm dolgi, 2–3 cm široki, stranski eliptični ali jajčasti, vršni narobe jajčast, kratkopecljati, pri dnu klinasti ali zaobljeni, kratko zašiljeni, po robu napiljeni, zgoraj sivozelene in goli (sprva ob glavni žili dlakavi), spodaj pa svetlo zeleni in ob žilah rjasto dlakavi. V jeseni se obarvajo rumeno ali pa vijoličastordeče (Kotar in Brus, 1999; Brus, 2008, 2012).

Cvetovi so beli, dišeči, zelo bujni in združeni v ovršnih, do 20 cm dolgih sprva pokončnih, nato pa (po oploditvi) visečih latih. Cvetovi (in lati) so lahko dvospolni ali enospolni (tedaj moški). Cvetovi imajo dvojno cvetno odevalo. Čaša je zelo majhna in 4-delna, 4 venčni listi so rumenobeli, črtalasti, ozki, 5–15 mm dolgi in pri dnu zraščeni. Prašnika sta dva in sta daljša od pestiča. Cvetenje je obilno in vsakoletno. Cveti v prvi polovici maja po olistanju. Plodovi so podolgovati, 2,5–3,5 cm dolgi, rdečkastorjavi krilati oreški, ki dozoriijo avgusta in septembra, vzkalijo pa naslednjo pomlad. Podolgovato, do 20 mm dolgo in v prečnem prerezu ovalno seme leži na koncu krilca. Je enodomna oziroma dvodomna, in ambofilna (tako vetro- kot žužkocvetna) vrsta. Oplojevalci so čebele in čmrlji. Večinoma ga razmnožujemo s semenom, lahko pa tudi vegetativno s cepljenjem (Kotar in Brus, 1999; Brus, 2008, 2012; Dommée in sod., 1999). Cvetni prah malega jesena lahko povzroča alergične reakcije (Guerra in sod., 1995).

Mali jesen najbolje kali (do 87 %) v mešanici peska in šote, po stratifikaciji pri nizki temperaturi (3 °C) in relativno konstantni vlažnosti semen (45–65 %) (Draghici in Abrudan, 2011). Yilmaz in Tonguc (2013a) za turško podvrsto *Fraxinus ornus* subsp. *cilicica* (Lingelsh) Yalt. navajata, da ima močno fiziološko dormanco, saj potrebuje za prekinitev dormance semen 18 tednov nizke (4 °C) temperature. Yilmaz in Tonguc (2013b) tudi navajata, da je kalivost največja (73,3 %) pri izmenjujoči temperaturi 5–15°C, konstantne višje temperature pa vodijo v sekundarno dormanco. V naravi je kalivost malega jesena 88 %, pri čemer morajo biti izpolnjeni prav zgoraj navedeni pogoji (Tako in Efthimiou, 2003).

Les malega jesena ima rumenkasto do rdečkasto beljavo, jedrovina pa je rdečkastorumena do svetlo rjava. Gostota lesa je 760 kg/m³ (Kotar in Brus, 1999). Les je venčasto porozen. Pri mladem lesu so prevajalni elementi običajno razvrščeni posamič ali v ohlapnih skupinah, v prečnem prerezu so po obliki okrogli do ovalni. Pri starejšem lesu so prevajalni elementi v prečnem prerezu bistveno večji, razvrščeni posamič ali razporejeni v kratke radialne trakove ali manjše skupine. V prečnem prerezu so okrogli, obdani so z lesnimi vlakni. Skupna površina prevajalnih elementov in prevodnost je v deblu bistveno večja kot v mlajšem lesu vej. Perforacijske ploščice so preproste. Spiralnih zadebelitev ni (De Micco in sod., 2008).

Pri malem jesenu najdemo na listih in brstih šiške, ki jih povzročajo psiloidi ali bolšice; žuželke, ki sesajo rastlinski sok in so visoko specializirane na gostitelja, med njimi je tudi mali jesen (Demirözer in Bilginturan, 2014).

2.4.3 Razmnoževanje (Androdiecičnost)

Androdiecičnost, prisotnost moških in hermafroditskih rastlin z dvospolnimi cvetovi, je redek pojav, saj zahteva izreden fitnes moških rastlin, zato da se te ohranijo skozi proces selekcije (Verdú, 2004).

Dommée in sod. (1999) so androdiecičnost preučevali na populaciji malega jesena v južni Franciji. Na preučevanem vzorcu so potrdili, da so vsi cvetovi v socvetjih posameznega drevesa izključno hermafroditski (dvospolni) in lahko tvorijo plodove ali izključno moški in ne tvorijo plodov (morfološka androdiecičnost). Izkazalo se je tudi, da je spol dreves tekom let nespremenljiv. Ugotovili so, podobno kot Verdú in sod. (2004), da se spola pojavljata v razmerju 1:1 oziroma rahlo v prid moškim rastlinam. Dolžina prašnične niti in velikost prašnice se med spoloma ne razlikuje, značilna pa je razlika v ženskem reproduktivnem aparatu pri moških cvetovih. Ti imajo v primerjavi s hermafroditi manjši pestič, brazdo in plodnico. V okviru preučevanih populacij in let se je izkazalo, da v povprečju vsako leto 10,1 % moških in 12,3 % hermafroditov ne cveti. Pelod, sferičen do rahlo elipsoiden, trikolpaten ali trikolporoidaten, z mrežasto eksino, je morfološko podoben pri obeh spolih. Laboratorijski poskusi samooploditve pri osmih hermafroditih so pokazali, da imajo hermafroditi vitalen pelod in tvorijo kaliva semena (funkcionalna androdiecičnost). Še več, kalivost semen je primerljiva pri samooploditvi in oploditvi s pelodom iz moških rastlin. Samokompatibilnost (samooploditev), ugotovljena pri sedmih hermafroditih, lahko dodatno pojasni pionirski značaj in močan kolonizacijski potencial vrste.

Verdú in sod. (2007) so preučevali spolni dimorfizem pri malem jesenu, in sicer pri vzorcu populacij iz severne (Slovaška), jugovzhodne (Grčija) in jugozahodne (Španija) meje areala. Analizirali so razlike v vložku v reproduktivne in vegetativne organe pri hermafroditskih in moških rastlinah ter vpliv stresnih dejavnikov (suša in zmrzal) na izražanje spolnega dimorfizma. Ugotovili so, da moške rastline proizvedejo večje število cvetov in rastejo hitreje od hermafroditov, saj je vložek v reproduktivne organe manjši. S širjenjem cvetnega prahu v okolico se namreč strošek reprodukcije pri moških rastlinah zaključí, hermafroditi pa porabijo dodatno energijo za vzdrževanje embria in tvorbo semen. Stres na izražen spolni dimorfizem nima dodatnega vpliva.

Nasprotno, ob dejstvu, da ni izmeril razlike v rasti, na fiziološki ravni Verdú (2004) ugotavlja, da je velikost fotosinteze pri obeh spolih primerljiva, vodni potencial in diskriminacija ogljikovih izotopov pa sta manjša pri hermafroditih. Slednje pomeni, da hermafroditi porabijo na enoto vezanega ogljika več vode oziroma, da je učinkovitost izrabe vode pri njih manjša. Nadalje, velikost fotosinteze se s padanjem vodnega potenciala hitreje manjša pri moških rastlinah, kar kaže na to, da hermafroditi bolje prenašajo sušo. To lahko dosežejo s povečano zmožnostjo obdržati listne reže odprte pri manjšem vodnem potencialu (npr. z ozmotskimi prilagoditvami in/ali spremembo

elastičnosti celične stene). Verdú (2004) tudi ugotavlja, da pri vseh preučevanih populacijah in koherentno med leti, moške rastline proizvedejo 1,6-krat več socvetij kot hermafroditi. Primerljiva rast med spoloma je lahko posledica podobnega vložka v reproduktivne organe, ki je pri hermafroditih lahko manjši na račun prekinitve razvoja določenega deleža semen (pri malem jesenu 37 ± 13 %) ali fotosintezne aktivnosti plodov (zeleni krilati oreški). Dodatno lahko hermafroditi že zgodaj spomladi zaradi manjše produkcije socvetij vložijo več v razvoj vegetativnih delov. Ti doprinesejo k večji proizvodnji sladkorjev, ki jih kasneje porabijo za tvorbo plodov. Verdú (2004) potrjuje tudi tezo, po kateri je pogoj za androdiecičnost najmanj dvakrat večji prispevek moških rastlin k nastanku semen/prenosu genetskega materiala. Namreč, izkazalo se je, da poleg večje produkcije socvetij, pelod iz moških rastlin zaplodi dvakrat več semen kot pelod hermafroditov (Verdú in sod., 2004). Na tej osnovi Verdú (2004) potrjuje hipotezo, da gre za funkcionalno androdiecičnost.

Vendar pa Verdú in sod. (2004) ugotavljajo, da sadike, zrasle iz semen, ki so nastale s samooploditvijo ali jih je zaplodil pelod hermafroditov, rastejo bistveno slabše od tistih, ki jih je zaplodil pelod moških rastlin. Slednje, skupaj z dejstvom, da se spola pojavljata v razmerju 1:1, nakazuje, da je mali jesen funkcionalno dvodomna rastlina in ne androdiecična, hermafroditi pa kriptično ženskega spola.

Čeprav je mali jesen primarno vetrocvetka, sta Giovanetti in Aronne (2011) opazovala vzorce paše čebel na njegovih socvetjih. Ugotovila sta, da cvetovi, ki tudi ne proizvajajo nektarja, ne omogočajo pristanka čebel, zato te z burnim gibanjem dvigujejo pelod v oblak, ki prekrije njihovo telo in ga šele nato skrbno očistijo in skladiščijo. Pelod bistveno pripomore k ugodnemu stanju in zdravju čebelje družine. Za mali jesen pa je žužkocvetnost pomembna alternativa razširjanja, ko je zračna vlaga velika ali ni vetra. Verdú in sod. (2006) vidijo v žužkocvetnosti celo razlog za ohranitev prašnikov pri hermafroditskih rastlinah. Rastline sicer kriptično ženskega spola (hermafroditi) bi po tej teoriji ohranjale prašnike oziroma pelod prav zato, da privabijo čebele.

2.4.4 Rastišče

Mali jesen je značilna vrsta južnoevropskih termofilnih gozdov na bazični podlagi. Zelo dobro se uveljavlja na skeletnih, plitvih, suhih in revnih tleh, kjer so druge drevesne vrste manj konkurenčne. Uspeva predvsem na nevtralnih ali bazičnih tleh na apnencu ali dolomitu. Ker je prilagodljiv, lahko raste tudi na flišu, na katerem pa je manj konkurenčen in zato redkejši. Glede talne vlažnosti in hranil je zelo skromen, ima pa velike potrebe po toploti. Zaradi teh lastnosti ga najdemo predvsem v sušnih in toplih (južnih) legah, kjer z močnim koreninskim sistemom dobro izkoristi spomladanske padavine. V času poletne suše zmanjša transpiracijo na najnižjo raven, tako da ne pride do predčasnega ali delnega odpadanja listja. Nizka zimska temperatura ga ne prizadene, mlade poganjke pa pogosto

poškoduje pozna spomladanska slana. Dobro uspeva na zračnih tleh, ker korenine intenzivno diha. V mladosti je pol-sencozdržna do pol-svetloljubna vrsta, pozneje pa postane glede svetlobe bolj zahteven. Ima malo sovražnikov, še najpogosteje ga poškoduje jelenjad, ki lupi skorjo (Kotar in Brus, 1999; Brus, 2008).

Maillard in sod. (1995) poročajo celo, da podvrsta navadnega jelena (*Cervus elaphus corsicanus* Erxleben, 1777) preferira in količinsko poje največ prav listov in vej malega jesena, kar lahko ponekod na Korziki rezultira v popolnem iztrebljenju vrste.

Mali jesen ima vse lastnosti pionirske drevesne vrste, saj vsako leto obilno obrodi. Njegovo seme je lahko in ga na večje razdalje raznaša veter. Odporen je proti suši, vročini, mrazu in po tretjem letu naglo prirašča v višino (60–80 cm na leto). Pri starosti okrog 15 let se njegovo priraščanje v višino upočasni. V starosti 25 let priraščanje praktično preneha, nadaljuje pa se rast v debelino vse tja do stotega leta, ko doseže svojo fizično zrelost. Pri tej starosti mu najprej odmre vrh.

Pri gojenju gozdov ima pomembno vlogo, ker porašča strme in tople južne lege, kjer ostale drevesne vrste ne morejo uspevati. Tu je pomemben tudi zaradi svoje varovalne vloge, ker preprečuje odnašanje tal ter zadržuje vodo (Kotar in Brus, 1999).

Chiatante in sod. (2003) so pri preučevanju koreninskega sistema pri rastlinah malega jesena, ki so rasle na strmem pobočju, v terasah in na ravnem, ugotovili, da se pojavljajo razlike zlasti pri rastlinah, ki rastejo na pobočju, in sicer se pri teh značilno poveča dolžina in število koreninskih laskov na stranskih koreninah prvega, drugega in tretjega reda. Poleg tega pa se rastline, ki rastejo na pobočju, razlikujejo tudi v zgradbi koreninskega sistema, namreč oblikuje se asimetrična porazdelitev stranskih korenin v smeri pobočja, kjer je opaziti, da se rastline sidrajo tako, da razvijejo močnejši koreninski sistem navkreber.

Van Gils in sod. (2010) navajajo, na osnovi opazovanj iz centralne Italije, da je po požaru v gozdu črnega bora (*Pinus nigra* J. F. Arnold) mali jesen pogosta vrsta v zgodnjih sukcesijskih fazah in obnova vodi v grmičevje, kjer prevladuje prav mali jesen. Nasprotno pa se mali jesen v sukcesiji na pogoriščih bukovih gozdov pojavlja le redko.

2.4.5 Razširjenost

Mali jesen je predvsem vzhodnosredozemska vrsta. Domoroden je na Balkanu in na Apeninskem polotoku, na Sardiniji, Korziki in Siciliji ter v zahodni Mali Aziji, na severu pa sega do južnega obrobja Alp in Madžarske. Izolirana nahajališča so v jugovzhodni Španiji in tudi severno od naravnega areala (npr. Češka), kjer pa ga najdemo na toplih karbonatnih podlagah. Na Južnem Tirolskem raste do 1500 m n.v. (Brus, 2008, 2012).

Mali jesen je pri nas domoroden in razširjen po vsej Sloveniji, kjer je matična podlaga apnenec ali dolomit, daleč najpogostejši pa je v submediteranskem delu. Še posebej pogost je na slovenskem Nizkem Krasu, kjer se pojavlja kot pionir v novo-nastajajočih gozdovih na nekdanjih pašnikih in v gozdovih črnega bora. Na ugodnih rastiščih po toplih južnih pobočjih ga najdemo tudi v vseh drugih delih Slovenije. Pogost je v Suhi krajini, Beli krajini in na Dolenjskem na vseh ekstremno toplih legah ali pa na večjih golosekih. Je graditelj ali spremljevalec skoraj vseh gozdnih združb na toplih in sušnih rastiščih v različnih delih Slovenije. Na območju submediterana je na karbonatni podlagi zelo pogost v združbi puhastega hrasta in črnega gabra (*Ostrya carpinifoliae-Quercetum pubescentis* (Horvat 1950) Trinajstić 1977). Opravlja pomembno varovalno vlogo in zarašča opuščene pašnike in ga tako najdemo tudi v sekundarni združbi črnega gabra in jesenske vilovine (*Seslerio autumnalis-Ostrya carpinifoliae* Ht. et H-ic 1950 corr. Zupančič 1999). Na flišu raste v sekundarni združbi puhastega hrasta in jesenske vilovine (*Seslerio autumnalis-Quercetum pubescentis* Zupančič 1999). Na južnih, strmih skalnatih pobočjih v notranjosti Slovenije raste v združbi črnega gabra in puhastega hrasta (*Quercus-Ostryetum carpinifoliae* Horvat 1938) skupaj s puhastim hrastom, navadnim črnim gabrom, mokovcem, cerom, gradnom in drugimi vrstam; na toplih strmih legah v alpskem svetu pa ga do 1000m n.v. najdemo v združbi malega jesena in črnega gabra (*Ostrya carpinifoliae-Fraxinetum orni* Aichinger 1933), še više pa v združbi črnega gabra in žarkaste košeničice (*Cytisantho radiatae-Ostryetum carpinifoliae* Wraber 1961) (Kotar in Brus, 1999; Brus, 2008). V priobalnem pasu vzdolž vse obale od Istre do Črne gore je poleg črnike glavni graditelj združbe *Fraxino orni-Quercetum ilicis* (Horvatić (1956) 1958, ki je marsikje degradirana v grmičasto makijo (Brus, 2012).

Mali jesen je ponekod invaziven. Thébaud in Debussche (1991) poročata, da se po prvem vnosu v okolje leta 1920 širi po strugah rek Hérault in Vis v južni Franciji s hitrostjo 970 m na leto, pri čemer je medij širjenja semen poleg zraku tudi voda.

2.4.6 Ekofiziologija

Pri več vrstah iz družine Oleaceae se manitol, že sicer prisoten v velikih koncentracijah, kopiči kot odgovor na stres. Oddo in sod. (2002a) so preučevali raven manitola v malem jesenu kot odziv na temperaturni in vodni stres ter ugotovili, da se postopno povečuje spomladi, doseže vrh v poletnih mesecih in nato postopoma upade. Vsebnost manitola je bila med 174 in 717 $\mu\text{mol g}^{-1}$ suhe teže (podatka za december in julij). Izkazalo se je, da ta vrednost ni odvisna od temperature, je pa odražala vodni stres oziroma sušo. Oddo in sod. (2002b) podobno navajajo, da se pri malem jesenu kot posledica suše poveča koncentracija manitola v poletnih mesecih za 80 %, nekoliko manj (40 %) pa se poveča tudi koncentracija malata.

Nardini in sod. (2003) so preučevali vpliv hidravličnih lastnosti malega jesena na odpornost na vodni stres in merili dnevni in sezonski časovni potek transpiracije, vodnega

potenciala in prevodnosti listov za vodno paro, kot tudi hidravlični upor celotne rastline, poganjka in korenine. Transpiracija in prevodnost listov za vodno paro sta bili največji julija in najmanjši septembra, in sicer 3-krat manjši. Vodni potencial listov pa je bil zaradi velikega hidravličnega upora v rastlini najmanjši julija in zlasti septembra ($-3,5$ Mpa), ko je v sredini dneva dosegel točko venenja in se potem popoldan dvignil. Indeks vodnega stresa (WSI), ki je integral izmerjenih vodnih potencialov med zoro in mrakom, se je med majem in julijem povečal za 50 % (od približno 12 na 18 MPa h), do septembra pa na trikratnik (35 MPa h). Izkazalo se je, da sta vodni potencial lista in hidravlični upor rastline značilno pozitivno korelirana s hidravličnim uporom korenin, kar kaže na to, da je prevodnost korenin glavni dejavnik rastlinske hidravlike in odpornosti na vodni stres.

Hidravlična prevodnost lista je pomembna determinanta izmenjave plinov in fotosinteze. Malo je znanega o dolgoročnem vplivu različnih okoljskih dejavnikov na hidravlično gradnjo listov in njenih morebitnih posledic na izmenjavo plinov, zato so Gortan in sod. (2009) raziskali vpliv razpoložljivosti vode v tleh na prevodnost listov pri malem jesenu, kakor tudi vpliv prevodnosti listov na izmenjavo plinov in na vodni status rastlin. S tem namenom so preučevali rastline na 21 lokacijah z različno razpoložljivostjo vode. Rastline, ki so rasle v sušnih območjih, so imele manjšo prevodnost listov, manjšo transpiracijo in vodni potencial listov od tistih, ki so rasle na lokacijah z večjo razpoložljivostjo vode. Izkazalo se je tudi, da listna prevodnost značilno vpliva na izmenjavo plinov. Nasprotno, pa je bila masa listov na enoto površine podobna pri obeh skupinah. Količina padavin v posameznem letu oziroma sezoni, v kateri so potekale meritve, ni vplivala na razliko v listni prevodnosti, izmerjeni pri obeh skupinah; torej listna prevodnost odraža večletno razpoložljivost vode na posamezni lokaciji. Podatki tako kažejo, da je zmanjšanje listne prevodnosti prilagoditev rastlin na sušne habitate.

Fini in sod. (2012) so preučevali vpliv suše na aktivnost antioksidativnih encimov in sintezo fenilpropanoidov v listih malega jesena, in sicer kot odziv na presežno jakost sevanja. Neto asimilacija CO_2 pri saturacijskem sevanju in dnevna asimilacija CO_2 sta pri rastlinah izpostavljenim sušnim razmeram značilno manjši kot pri rastlinah, ki niso izpostavljene suši oziroma pri rastlinah izpostavljenim zmerni suši. Nefotokemično sproščanje presežne ekscitacijske energije iz fotosistema s pomočjo pigmentov ksantofilnega cikla je značilno večje pri rastlinah izpostavljenim suši (posledično je učinkovitost FS II manjša) kot pri rastlinah, ki niso izpostavljene suši oziroma pri rastlinah izpostavljenim zmerni suši. Velika koncentracija zeaksantina pri rastlinah izpostavljenim suši nakazuje, da ta deluje tudi kot antioksidant v kloroplastih. Z naraščanjem sušnega stresa se je zmanjševala aktivnost askorbat peroksidaze in katalaze in hkrati povečevala koncentracija eskuletina in kvercetin 3-O-glikozidov (fenilpropanoidi, ki delujejo kot obramba pred vodikovim peroksidom) v vakuolah celic mezofila pri listih, ki so izpostavljeni preveliki jakosti svetlobe. Kljub temu pa je pri rastlinah izpostavljenim suši koncentracija vodikovega peroksida in peroksidacija lipidov značilno večja kot pri

rastlinah izpostavljenim manjšemu sušnemu stresu. Iz navedenega izhaja, da so fenilpropanoidi del (začasnega) sekundarnega antioksidativnega sistema, ki se aktivira po izčrpanju primarne antioksidativne obrambe in tako zmanjšujejo koncentracijo vodikovega peroksida pod letalno dozo.

Eskuletin ima v primerjavi z eskulinom nekoliko manjšo sposobnost absorpcije sevanja valovnih dolžin UV-B, hkrati pa veliko večjo zmogljivost za odstranjevanje reaktivnih kisikovih spojin. Akumulacija eskuletina v adaksialnih celicah povrhnjice in njegovo preferencialno kopičenje v adaksialnem delu celične vakuole še dodatno podpira hipotezo, da ima eskuletin pomembno antioksidativno vlogo v fotozaščiti, saj je prav v adaksialnih tkivih oksidativni stres zaradi močne svetlobe največji. Eskuletin je tudi glavna sestavina, ki jo izločajo žlezni trihomi (Tattini in sod., 2014).

Fini in sod. (2014) nadalje ugotavljajo, da senčni listi malega jesena v sušnih razmerah (v nasprotju s sončnimi) izkazujejo manjšo sposobnost ohranjanja vodne bilance in posledično večji padec neto asimilacije CO₂. Senčni listi v sušnih razmerah imajo prav tako manjše nefotokemično sproščanje presežne ekscitacijske energije iz fotosistema in kažejo večje oksidativne poškodbe.

Chiatante in sod. (2006) poročajo, da pri malem jesenu suša in požari vplivajo na manjšo biomaso glavne korenine, stranske korenine pa so krajše in manj razrasle, njihova suha teža pa se prav tako zmanjša. Morfološke spremembe so posledica poškodb in puščanja membran ter, če stresni dejavnik ne traja predolgo, povratne, pogojene pa so s popolno obnovo nadzemnih delov.

Kalapos in Csontos (2003) sta preučevala razlike v lastnostih listov malega jesena, ki raste v različnih habitatih na Madžarskem, in sicer v podrasti nasada črnega bora, v okviru svoje naravne združbe in na strmem travišču, kjer se v procesu kolonizacije pojavljajo posamezni grmi. Medtem, ko so bile razlike v velikosti in obliki listov manjše, so se listi bistveno razlikovali v strukturi (specifična listna masa, skupna gostota tkiva, debelina). Razlika v specifični listni masi (SLM) je bila trikratna in je značilno naraščala med populacijami, pri čemer je bila najmanjša v podrasti, bistveno večja v goščavi in največja pri osamelcih sredi travnika. Povečanje je sovpadalo s povečanjem listne debeline in zlasti skupne gostote tkiva. Heterogenost znotraj populacij je bila zanemarljiva, značilna pa med tremi populacijami. Dejanska fotokemična učinkovitost fotosistema II (Quantum yield), jakost elektronskega transporta (ETR), fotokemijski del dušenja fluorescence (photochemical quenching) in nefotokemični del dušenja fluorescence klorofila *a* FS II (NPQ) so bili bistveno večji, medtem ko je bila potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) nekoliko manjša pri osamelcih v primerjavi z listi malega jesena, ki je uspeval v podrasti. Osmotski potencial pri polnem in ničnem turgorju je bil manjši oziroma bolj negativen, stisljivostni modul elastičnosti tkiva pa trikrat večji pri osamelcih v primerjavi z

drevesi v podrasti. Zaradi prostorskih razlik v svetlobnih razmerah, ki so značilne za naravne habitate malega jesena, je plastičnost v strukturi in delovanju listov ključna in pripomore k uspešnosti vrste v različnih svetlobnih razmerah.

Mali jesen je na ozon manj občutljiv od velikega jesena (*F. excelsior*). Obe vrsti kažeta poškodbe na zgornji strani lista, med žilami, in sicer v obliki rdečkastih pik (Contran in Paoletti, 2007). Vpliv ozona na fotosintezo je posledica učinkov na listne reže in na fotosintetski aparat. Izpostavljenost ozonu ($150 \text{ nmol mol}^{-1} \text{ h}$, 8 h dan^{-1}) značilno zmanjša neto fotosintezo in prevodnost listnih rež. Fiksacija ogljika je tako zmanjšana zaradi manjše prevodnosti listnih rež, manjše razpoložljivosti aktivnega rubiska in manjšega prenosa elektronov vzdolž transportne verige. Rastline se na ozon prilagodijo z zapiranjem listnih rež, ki zmanjša absorpcijo ozona. Manjšo prevodnost ohranijo tudi še nekaj tednov po tem, ko se izpostavljenost prekine. Izkazalo pa se je, da je za tolerantnost na ozon pomembnejša od prevodnosti fotosinteza (večja pri malem jesenu), ki zagotavlja vir energije za popravilo nastalih poškodb. Prav tako je verjetno, da ima kseromorfen mali jesen, prilagojen na stresne razmere, večjo sposobnost antioksidativne zaščite.

Odpornost na SO_4^{2-} in pH je pri malem jesenu zmerna (Lukić in sod., 2012).

3. MATERIAL IN METODE

3.1 PREDMET RAZISKAV

3.1.1 Preučevane rastline

Preučevali smo invazivno tujerodno vrsto veliki pajesen (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) in primerjali njene fiziološke odzive na skrajne razmere z odzivi domorodne vrste mali jesen (*Fraxinus ornus* L.). Izbrali smo tri lokacije, kjer vrsti rasteta skupaj, in so razmere na rastiščih primerljive. Na vsaki lokaciji smo preučevali osem dreves, po štiri vsake vrste. Drevesa so bila primerljive velikosti in stopnje razvoja. Rastline malega jesena so bile v obliki večjega, široko razraslega grma, z izjemo dveh na lokaciji 1.

3.1.2 Območje raziskav

Ekofiziološke značilnosti in odzive na skrajne razmere pri domorodni in invazivni tujerodni vrsti smo preučevali v Vipavski dolini, blizu naselja Črniče, na meji med občinama Ajdovščina in Nova Gorica. Meritve oziroma vzorčenja smo izvajali na treh lokacijah na zahodnem robu naselja Črniče (Slika 1). Vsem trem lokacijam je skupno, da je človek s svojo dejavnostjo (gradnjo) zemljišča prekopal in osiromašil in so zdaj bolj ali manj prepuščena zaraščanju.



Slika 1: Prikaz meritvenih mest (Atlas okolja, ARSO)

Figure 1: Study sites (Environmental atlas of Slovenia, SEA/ARSO)

V širši okolici se pojavljajo trije tipi geoloških podlag. Na Trnovski planoti je matična podlaga apnenec, na pobočjih pobočni grušči in konglomerati, v nižinah pa eocenski fliš, rečni nanosi in terasni sedimenti, na katerih prevladujejo evtrična tla. Za tla v okolici naselja Črniče je značilen ostrorobi grušč, ki so ga nanosili reliktni plazovi s Trnovske planote. Tu so se razvile zelo plitve in skeletne talne oblike, kot so evtrična rjava tla na pobočnem grušču in plitva ter rjava rendzina na pobočnem grušču, ki se prostorsko prepletata (Dimitrijević in sod., 1973).

Prevladujoča združba je združba puhastega hrasta in črnega gabra (*Ostrya carpinifoliae-Quercetum pubescentis* (Horvat 1950) Trinajstić, 1977, v kateri je mali jesen pogost.

3.1.3 Podnebje in vreme

Podnebje je prehodno submediteransko z veliko sonca, povprečno z milimi, vlažnimi zimami in vročimi, sušnimi poletji. Pomladi in jeseni so tople in mokre. Povprečna letna temperatura znaša na Goriškem 12,5 °C, v vegetacijski dobi, ki traja v povprečju 200–220 dni, pa 18–20 °C. Za drevesa so v teh krajih kritične zlasti poletne temperature, še posebej ekstremne. Tako je v gozdnogospodarski enoti Nova Gorica povprečno 20–30 dni s temperaturami nad 30 °C. Največ padavin pade jeseni, poleti pa so pogosti kratkotrajni močni nalivi in plohe. Letno pade v povprečju nekaj manj kot 1600 mm padavin (Podatki za ..., 2015).

Iz arhiva opazovanih in merjenih meteoroloških podatkov Agencije Republike Slovenije za okolje smo pridobili podatke o minimalni, maksimalni in povprečni dnevni temperaturi (max. T, min. T, T povp.) zraka, količini padavin, trajanju sončnega obsevanja in oblačnosti v okvirnem obdobju enega meseca pred izvedbo meritev in vzorčenj, in sicer za najbližjo opazovalno meteorološko postajo Bilje (geogr. dolž.=13.6289, geogr. šir.=45.8958, viš=55 m). (Preglednica 1, Preglednica 2).

Preglednica 1: Podatki o vremenskih razmerah v obdobju enega meseca pred izvedbo meritev in vzorčenj v letu 2014 (ARSO, 2015)

Table 1: Data on weather conditions one month prior to the measurement and sampling in 2014 (ARSO, 2015)

	T povp. (°C)	max. T (°C)	min. T (°C)	količina padavin (mm)	trajanje sonč. obsevanja (h)	oblačnost (%)
10.5.2014	18,6	26,8	9	0	12,6	57
11.5.2014	14,6	21,9	10	0	1,6	93
12.5.2014	15,6	21,9	6,7	33	12,7	47
13.5.2014	12,7	17,5	10,9	1,1	2,3	47
14.5.2014	12,1	22	4,8	0	12,6	43
15.5.2014	15,7	21,7	4,2	0	9,6	73
16.5.2014	15,3	21,1	8,5	0	3,2	90
17.5.2014	13,5	18,2	10,8	0	2,1	87
18.5.2014	15,2	19,6	11,7	1,1	1,1	90
19.5.2014	17,1	22,6	12,3	0	9	67
20.5.2014	17	22,9	9,7	0	12,9	30
21.5.2014	18	25,2	13,2	0	11,5	43
22.5.2014	19,3	26,6	11,8	0	12,1	10
23.5.2014	18,7	25,2	12,6	0	4,4	77
24.5.2014	19,3	25,3	13,9	0	12,4	7
25.5.2014	20,5	28,2	10,2	0	11,8	20
26.5.2014	17,9	22,5	12,3	0	2,2	83
27.5.2014	14,4	20,3	12,7	15	1,9	93
28.5.2014	17,6	22	13,1	21,3	5,6	83
29.5.2014	15,3	23	12,1	19,3	6,5	63
30.5.2014	17,6	23,6	12,4	8,4	3,2	87
31.5.2014	16,5	21,8	9	0,3	11,4	43
01.6.2014	16,7	24,3	9,8	0	6,4	50
02.6.2014	16,3	24,2	9,7	0	9,2	33
03.6.2014	16	24,2	9,8	22,3	7,7	53
04.6.2014	19,3	25,2	9,3	3	12,2	47
05.6.2014	18	23,8	14,1	8,5	7,7	70
06.6.2014	20,5	27,1	12	0	13,2	7
07.6.2014	22,1	29,7	13,6	0	13,8	7
08.6.2014	24,5	32,5	15	0	14,2	7
09.6.2014	25,1	32,8	17,3	0	14,1	10
10.6.2014	25,8	33,6	16,8	0	14,4	7
11.6.2014	25,9	35	16,9	0	13,3	27
12.6.2014	23,4	34,8	17,1	0	10,9	67
13.6.2014	22,8	31,9	16,6	2,2	9,3	70

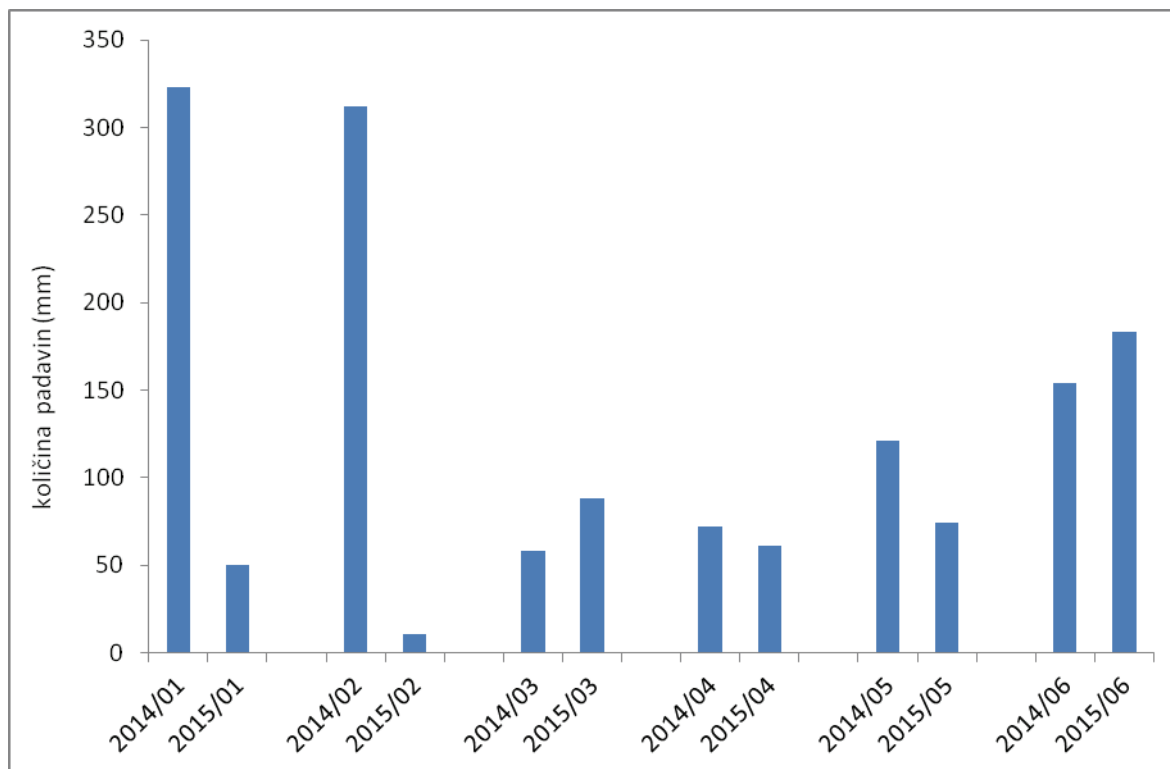
Preglednica 2: Podatki o vremenskih razmerah v obdobju enega meseca pred izvedbo meritev in vzorčenj v letu 2015 (ARSO, 2015)

Table 2: Data on weather conditions one month prior to the measurement and sampling in 2015 (ARSO, 2015)

	T povp. (°C)	max. T (°C)	min. T (°C)	količina padavin (mm)	trajanje sonč. obsevanja (h)	oblačnost (%)
10.5.2015	18,6	25,9	11,4	0,2	13,3	20
11.5.2015	19	25,4	10,3	0	13,1	37
12.5.2015	16,7	24,1	9,9	0	11,4	80
13.5.2015	18	25,3	10,7	0	9,9	77
14.5.2015	19,2	24,8	13	0	1,5	90
15.5.2015	17,5	19,5	16	4,6	0	100
16.5.2015	20,3	24,9	17,2	0,9	12	37
17.5.2015	22,3	27,1	13,6	0	12,9	37
18.5.2015	21,4	28,7	18,4	0	14	7
19.5.2015	20,3	27,7	11,9	0	9,1	50
20.5.2015	17,5	24	14,2	0	3,4	90
21.5.2015	16,5	19,3	14	19,1	5,3	67
22.5.2015	14,8	17,6	13	0,9	0	100
23.5.2015	13,1	15,5	12	1,4	0	90
24.5.2015	16,2	23,4	7,6	8,4	10,7	60
25.5.2015	17,3	22,8	10,6	0	7,6	70
26.5.2015	15,7	21,7	14	0,3	4,2	80
27.5.2015	15,1	22,1	12,2	15,6	7,1	63
28.5.2015	15,4	20,8	6,3	0	13,9	10
29.5.2015	16,9	22,8	9,8	0	11,4	33
30.5.2015	19,6	25,1	10,8	0	12,3	47
31.5.2015	19	25,1	14,9	0	2,6	90
01.6.2015	19,5	26,7	12,7	0	13,3	40
02.6.2015	20,8	27,4	12,3	0	12,5	17
03.6.2015	23,7	31,4	14,6	0	12,5	13
04.6.2015	25,3	33,5	17,7	3,3	6,4	60
05.6.2015	27,3	33,4	18	0	12,8	7
06.6.2015	25,6	33,5	18,5	0	13,4	7
07.6.2015	27,3	33,2	16,9	0	14,2	7
08.6.2015	24,4	32,6	15,9	0	13,5	10
09.6.2015	24,9	32,3	14,9	0	13	40
10.6.2015	24,3	31,1	17,8	0	14,3	7
11.6.2015	22,8	30,6	15,8	0	12,4	23
12.6.2015	23,8	30,6	15,7	4	13	40
13.6.2015	24	30,5	18,1	0	10,9	63

Razmere v času poteka raziskav v letih 2014 in 2015 so bile skrajne; meritve v letu 2014 smo opravili v obdobju vročinskega vala, v letu 2015 pa v toplih in sušnih razmerah.

Iz arhiva opazovanih in merjenih meteoroloških podatkov Agencije Republike Slovenije za okolje smo prav tako za opazovalno meteorološko postajo Bilje pridobili tudi podatke o količini padavin v prvem polletju v letih 2014 in 2015 (Slika 2). Leto 2014 je bilo v primerjavi z letom 2015 bistveno bolj namočeno. V prvem polletju leta 2014 je na območju meteorološke postaje Bilje padlo več kot dvakrat toliko padavin kot v istem časovnem obdobju leta 2015.



Slika 2: Podatki o količini padavin v prvem polletju leta 2014 in 2015 (ARSO, 2015)

Figure 2: Data on precipitation in the first half of 2014 and 2015 (ARSO, 2015)

3.2 MERITVE IN ANALIZE

3.2.1 Ekofiziološke meritve

Ekofiziološke meritve na listih smo opravili dvakrat, in sicer junija 2014 in junija 2015. Merili smo ob sončnem vremenu, ko je vrednost gostote fotonskega fluksa fotosintezno aktivnega dela sevanja (PPFD) presegala $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Na vsaki od treh lokacij smo tekom dneva merili trikrat, dopoldan med 7:45 in 10:45, v opoldanskem času med 12:30 in 15:30 in popoldan med 16:00. in 19:00. uro. Vzorce za biokemijske analize smo nabrali naslednji dan v opoldanskem času, jih shranili v vlažne papirnate brisače ter zavite v aluminijevo folijo prepeljali v laboratorij, kjer smo pripravili vzorce ter jih zamrznili.

Ekofiziološke meritve (meritve fotokemične učinkovitosti) na skorji smo opravili marca 2015, ob sončnem vremenu v opoldanskem času med 13:15 in 14:00. uro.

3.2.1.1 Merjenje fotokemične učinkovitosti

Presežna energija sevanja lahko poškoduje tako fotosintezni aparat kot druge dele celice. Absorbirana energija sevanja, ki doseže fotosintezni aparat, se sprošča na tri načine. Porabi se za fotokemično delo; del se je sprošča kot toplota, del pa kot fluorescenca. Rastlina v ugodnih razmerah je, v primerjavi z rastlino izpostavljeno stresu, sposobna izrabiti več absorbirane svetlobe za fotokemično delo. Prav zato se glede na razmere na rastišču razmerje med energijo sevanja, porabljeno za fotokemično delo, toploto in fluorescenco spreminja, povečanje deleža oddane energije v obliki fluorescence pa je znak in merilo stresa (Maxwell in Johnson, 2000; Roháček, 2002).

Fotokemično učinkovitost rastlin, določeno preko klorofilne fluorescence klorofila *a* v FS II, smo merili z modulacijskim fluorometrom PAM 2100 (Heinz Walz, GmbH, Nemčija). Merili smo jo na zatemnjenih in osvetljenih listih.

Pri zatemnjenem listu so prejemniki elektronov v FS II oksidirani, zato pravimo, da so reakcijski centri odprti in lahko sprejemajo energijo sevanja. Ko list osvetlimo s saturacijskim žarkom, se fluorescentni signal poveča, saj je redukcija kinonov, prejemnikov elektronov, v FS II hitrejša od ponovne oksidacije in klorofil *a* reakcijskega centra FS II del ekscitacijske energije odda v obliki fluorescence. Povečani signal imenujemo maksimalna fluorescenca temotno adaptiranega vzorca (F_m), razliko med F_m in osnovno fluorescenco (F_0) pa variabilna fluorescenca (F_v) in je kazalnik obsega redukcije kinona A (Maxwell in Johnson, 2000; Roháček, 2002).

Pred merjenjem potencialne fotokemične učinkovitosti FS II smo liste zatemnili s temotno ščipalko in počakali 20 minut, kar zadošča za oksidacijo prejemnikov elektronov FS II. Optični kabel smo dali v ščipalko, odprli zaslon, da je bila omogočena osvetlitev lista in sprožili saturacijski pulz bele svetlobe (PPFD 8000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 0,8 s). Na aparatu smo odčitali vrednost potencialne fotokemične učinkovitosti, ki jo izražamo s parametrom F_v/F_m . Potencialna fotokemična učinkovitost je sorazmerna potencialni neto fotosintezi in se zmanjša, kadar je rastlina izpostavljena stresu. Potencialno fotokemično učinkovitost smo pri vsakem drevesu merili v treh ponovitvah.

Dejansko fotokemično učinkovitost FS II smo merili pri danih svetlobnih razmerah. Na list smo pritrdili ščipalko LeafClip Holder 2030-B in približali optični kabel listu s pritrditvijo slednjega v ščipalko, tako da je bil list osvetljen pod kotom 60 °C. S pomočjo saturacijskega pulza bele svetlobe (PPFD 9000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 0,8 s) smo sprožili redukcijo prejemnikov elektronov v FS II in na aparatu odčitali vrednost dejanske fotokemične učinkovitosti (Y), ki je količnik variabilne ($F_{ms}-F_s$) in maksimalne (F_{ms}) fluorescence osvetljenega vzorca. Dejanska fotokemična učinkovitost je v odvisnosti od razmer na rastišču manjša ali enaka potencialni.

3.2.1.2 Merjenje vodnega potenciala

Vodni potencial rastline smo merili po Scholandrovi metodi v tlačni komori. Scholandrovo tlačno komoro PMS smo povezali z jeklenko in odprli ventil jeklenke, v kateri je bil tekoči dušik. Odrezan list smo namestili v komoro, tako, da je odrezana površina peclja gledala iz komore skozi preluknjan gumijast čep. Komoro smo zaprli in počasi povečevali pritisk v njej, dokler se na odrezani površini ni pokazala polna kapljica ksilemskega soka. Odčitali smo vrednost tlaka v komori, ki je bil takrat nasprotno enak ksilemskemu vodnemu potencialu. Meritev smo za vsako drevo ponovili trikrat.

3.2.1.3 Merjenje transpiracije

Merjenje transpiracije pri rastlini temelji na zaznavanju povečanja relativne zračne vlažnosti v kiveti zaradi vodnih par, ki izhajajo iz lista.

Transpiracijo smo merili s porometrom SC-1 (Decagon Devices, Inc, Pullman, WA, USA). Uporabljeni porometer izračuna transpiracijo z merjenjem razlike v parcialnih vodnih tlakih med dvema senzorjema in razlik v prevodnosti. Kiveto smo namestili na osrednji del lističa, in sicer tako da ni zajela osrednje žile in je merila transpiracijo abaksialne strani lista. Meritve smo opravili v načinu Auto mode in poleg transpiracije beležili tudi temperaturo lista in relativno zračno vlažnost.

3.2.2 Optične lastnosti listov in skorje

Presevnost in odbojnost smo merili v laboratoriju na svežih listih oziroma vejah, ki smo jih nabrali med 9:00 in 10:30 zjutraj, in sicer takoj, ko smo prišli s terena. Vzorce skorje za biokemijske analize smo pripravili in zamrznili še isti dan. Optične meritve na listih smo opravili junija 2014, na vejah pa marca 2015. Pri tem smo uporabili spektrometer Jaz Modular Optical Sensing Suite (Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL, USA) in integracijsko sfero ISP-30-6-R (Ocean Optics, Inc., Florida, USA). Liste smo osvetljevali z UV-VIS-NIR svetlobo (v intervalu 191–887 nm) iz svetlobnega vira DH-2000 (Ocean Optics, Inc, FL, USA). Vse naprave smo med seboj povezali z optičnim kablom QP600-1-SR-BX (Ocean Optics, Inc., Dunedin, FL, USA), spektrometer pa smo z računalnikom povezali z USB kablom. Pri merjenju odbojnosti smo list osvetlili in merili odboj iz adaksialne strani, pri merjenju presevnosti pa smo merili presevnost iz abaksialne strani.

3.2.3 Biokemijske analize

Vsebnost pigmentov smo merili v laboratoriju v listih, nabranih junija 2014 in 2015, ter skorji, nabrani marca 2015.

3.2.3.1 Klorofili in karotenoidi

Vsebnost klorofilov *a* in *b* ter karotenoidov smo določali spektrofotometrično po metodi Lichtenthaler in Buschmann (2001a, 2001b). Vzorce listov oziroma skorje smo najprej drobno narezali, nato pa strli v terilnici. Vzorce smo ekstrahirali v 10 ml acetona (100 % (v/v)), jih prenesli v centrifugirke in centrifugirali (centrifuga Sigma 2-16PK, 4000 rpm, 4°C, 4 minute). Odčitali smo prostornine ekstraktov in izmerili ekstinkcije na UV/VIS spektrofotometru Lambda 25 (Perkin-Elmer, Norwalk, CT, USA) pri valovnih dolžinah 470, 645 in 662 nm.

Vsebnost klorofilov (Kl *a* in Kl *b*) ter karotenoidov (Kar) smo izrazili na površino vzorca. Vsebnost klorofilov *a* in *b* ter karotenoidov smo izračunali po enačbah:

$$Kl\ a\ [mg\ dm^{-2}] = c_a * V/P/10 = (11.24 * E_{662} - 2.04 * E_{645}) * V/P/10 \quad \dots (1)$$

$$Kl\ b\ [mg\ dm^{-2}] = c_b * V/P/10 = (20.13 * E_{645} - 4.19 * E_{662}) * V/P/10 \quad \dots (2)$$

$$Kar\ [mg\ dm^{-2}] = (1000 * E_{470} - 1.9 * c_a - 63.14 * c_b) * V/P/214/10 \quad \dots (3)$$

$c_{a, b}$	koncentracija klorofila <i>a</i> oziroma klorofila <i>b</i>
V	volumen ekstrakta [ml]
E	ekstinkcija pri izbrani valovni dolžini
P	površina vzorca [cm ²]

3.2.3.2 Antociani

Vsebnost antocianov smo določali po Khareju in Guruprasadu (1993). Vzorce smo drobno narezali, jih strli v terilnici in ekstrahirali v 10 ml ekstrakcijskega medija (metanol: HCl (37%) = 99:1 (v/v)). Centrifugirali smo (centrifuga Sigma 2K15, 4000 rpm, 4 °C, 4 minute) v centrifugirkah, odčitali prostornine ekstraktov in shranili vzorce v hladilniku (24 ur, 3–5 °C). Ekstinkcije smo izmerili na UV/VIS spektrofotometru Lambda 25 (Perkin-Elmer, Norwalk, CT, USA) pri valovni dolžini 530 nm. Vsebnost antocianov (*Ant*) smo izrazili v relativnih enotah po naslednji formuli:

$$Ant\ [relativna\ enota] = E_{530} \times V \times P^{-1} \quad \dots (4)$$

E	ekstinkcija pri valovni dolžini 530 nm
V	volumen ekstrakta [ml]
P	površina vzorca [cm ²]

3.2.3.3 UV absorbirajoče snovi

Vsebnost UV-B in UV-A absorbirajočih snovi (UV-B 280–319 nm, UV-A 320–400 nm) smo določali po Caldwellu (1968). Vzorce smo drobno narezali, jih strli v terilnici, ekstrahirali v 10 ml ekstrakcijskega medija (metanol: destilirana voda: HCl (37 %) = 79:20:1 (v/v)) in jih inkubirali za 20 minut v temi na sobni temperaturi. Vzorce smo nato centrifugirali (centrifuga Sigma 2K15, 4000 rpm, 10 °C, 10 minut) in odčitali prostornine ekstraktov. Ekstinkcije pri valovnih dolžinah od 280 do 400 nm smo določili spektrofotometrično z UV/VIS spektrofotometrom Lambda 25 (Perkin-Elmer, Norwalk, CT, USA), pri čemer smo uporabljali kvarčne kivete.

Vsebnost UV absorbirajočih snovi smo izračunali kot integral ekstinkcijskih vrednosti od 280 do 319 nm in 320 do 400 nm in jo izrazili v relativnih enotah.

$$UV\ abs\ [relativna\ enota] = I \times V^{-1} \times P^{-1} \quad \dots (5)$$

I integral ekstinkcijskih vrednosti v intervalu od 280 do 319 nm (UV-b abs) in 320 do 400 nm (UV-a abs)

V volumen ekstrakta [ml]

P površina vzorca [cm²]

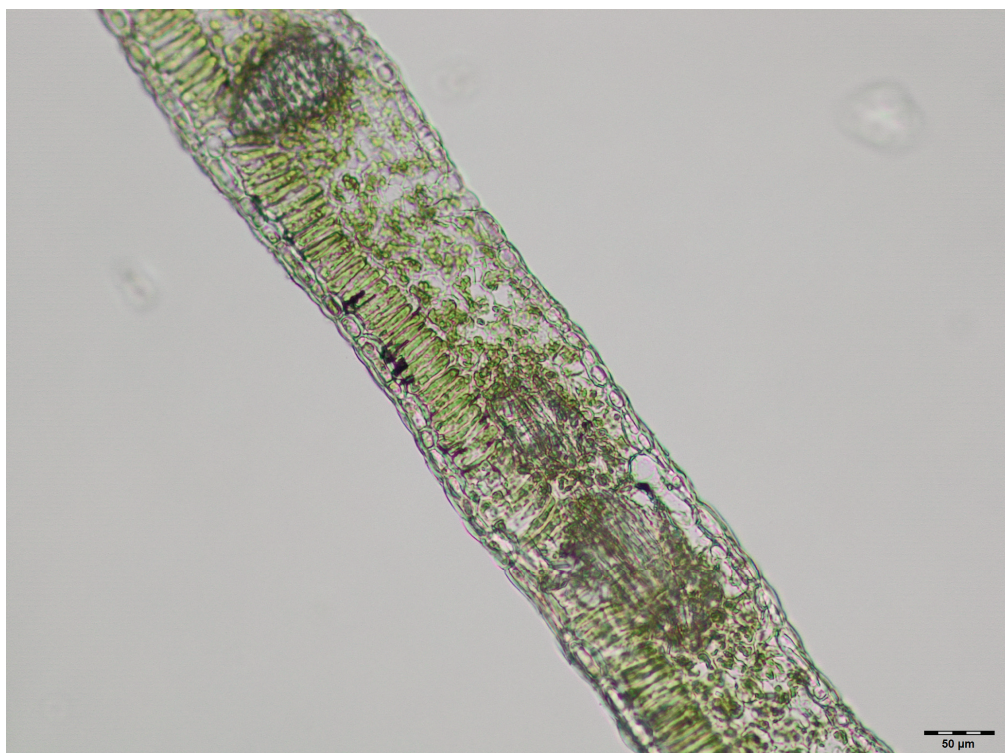
3.2.4 Anatomske lastnosti listov

3.2.4.1 Specifična listna površina

Specifično listno površino smo merili na vzorcih nabranih junija 2014. Sveže nabranim listom smo z areametrom določili listno površino, in sicer smo za vsako drevo izmerili površino petih lističev. Označene lističe smo dali sušiti v sušilnik UNB 400 (Mettler GmbH + Co. KG, Schwabach). Po 24 urah sušenja pri temperaturi 105 °C smo lističem na elektronski tehtnici CPA224S (Sartorius, Nemčija) določili suho maso do desetinke miligrama natančno. Na osnovi pridobljenih podatkov smo izračunali specifično listno površino (SLA), ki je količnik med površino vzorca in njegovo suho maso [cm²g⁻¹]

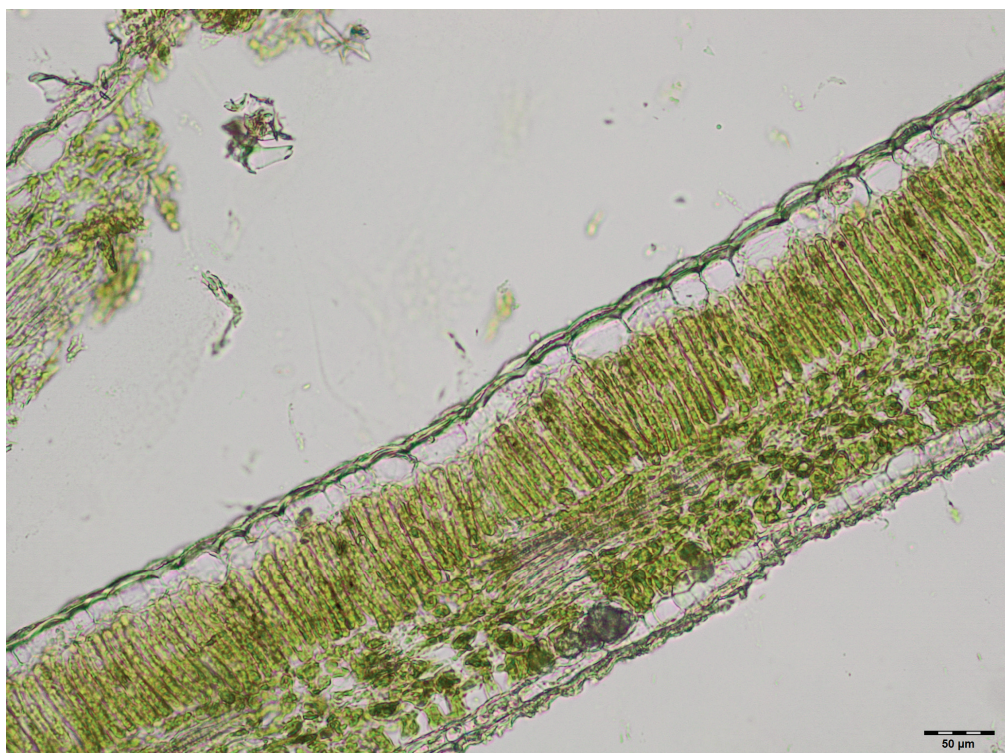
3.2.4.2 Zgradba lista

Zgradbo listov smo preučevali pri vzorcih, na katerih smo predhodno merili optične lastnosti. Naredili smo prečne prereze na sredini lističa, pri čemer smo se izogibali žilam in robnim delom lista, jih položili v glicerol na objektno stekelce in pokrili s krovnikom. Merili smo debelino celotnega lističa, stebričastega ter gobastega tkiva, spodnje in zgornje povrhnjice ter kutikule. Za vsak list smo parametre merili na treh do petih mestih. Vzorce smo pregledovali z mikroskopom Olympus CX41 pod 100 in 400-kratno povečavo, meritve pa izvedli s pomočjo programa CellSens Standard.



Slika 3: Prečni prerez lističa malega jesena (100-kratna povečava) (Humar, 2015)

Figure 3: Cross-section of a manna ash leaflet (magnification 100x) (Humar, 2015)

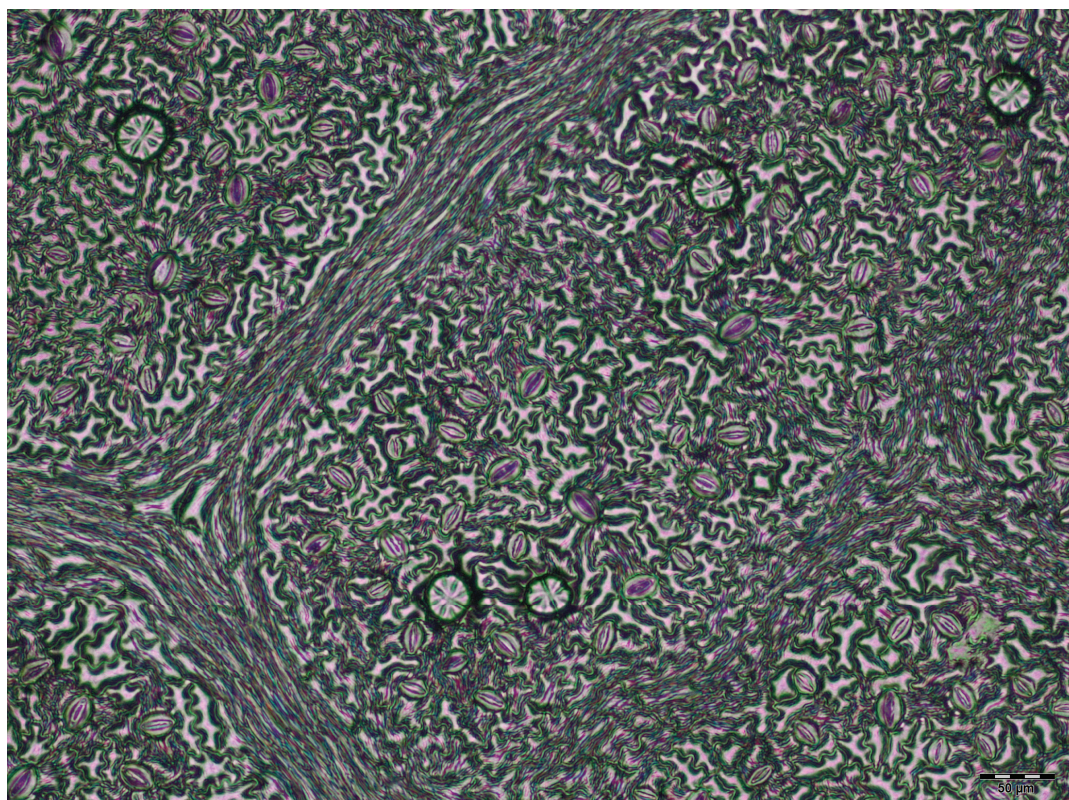


Slika 4: Prečni prerez lističa velikega pajesena (100-kratna povečava) (Humar, 2015)

Figure 4: Cross-section of a leaflet of the tree of heaven (magnification 100x) (Humar, 2015)

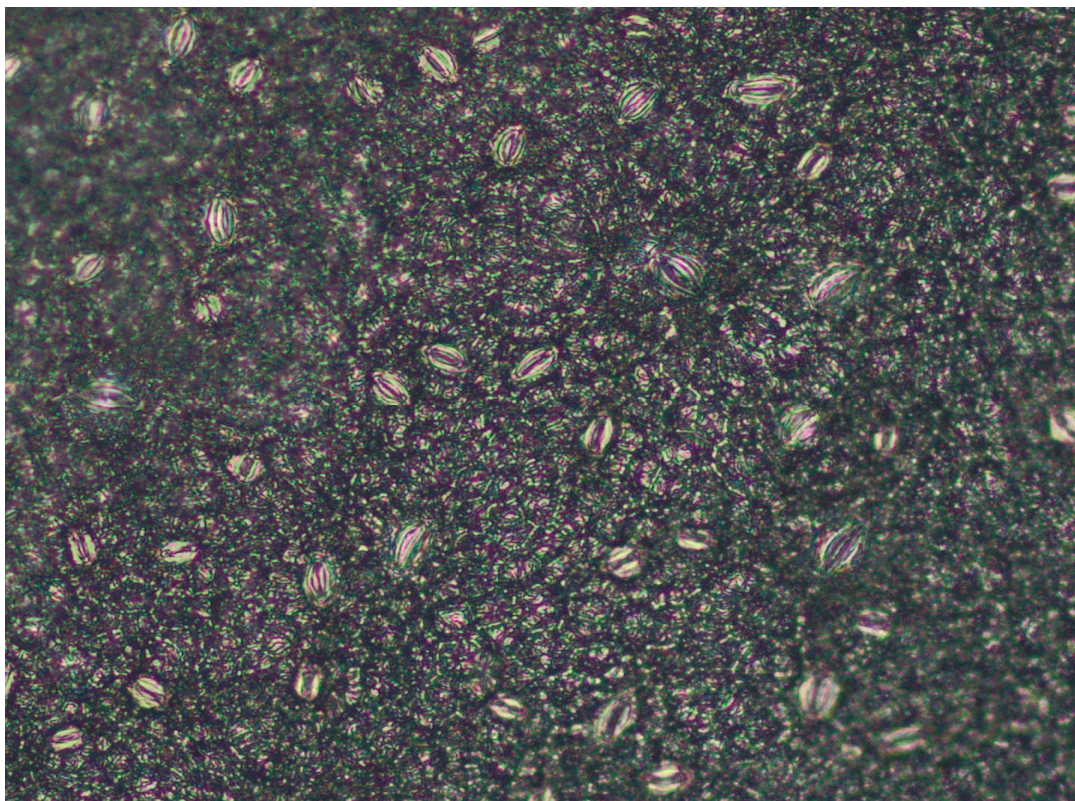
3.2.4.3 Listne reže

Na vzorcih, na katerih smo merili optične lastnosti, smo naredili tudi odtise površine lističev. Lističe na zgornji in spodnji povrhnjici smo premazali s tanko plastjo laka, počakali, da se je premaz posušil, nanj prilepili prozorni lepilni trak ter ga previdno skupaj s plastjo laka odstranili in prilepili na objektno stekelce. Na tak način smo pripravili odtis tako zgornje (adaksialne) kot tudi spodnje (abaksialne) strani lističev. Na spodnji strani lističev smo izmerili dolžino listnih rež (μm) in izračunali njihovo gostoto. Na vsakem lističu smo meritev dolžine listnih rež ponovili na treh do petih različnih režah. Na adaksialni strani lističev pri obeh vrstah ni bilo niti listnih rež niti trihomov. Vzorce smo pregledovali z mikroskopom Olympus CX41 pod 100 in 400-kratno povečavo, meritve pa izvedli s pomočjo programa CellSens Standard.



Slika 5: Odtis spodnje (abaksialne) strani lističev malega jesena (100-kratna povečava) (Humar, 2015)

Figure 5: The imprint of the lower (abaxial) surface of a manna ash leaflet (magnification 100x) (Humar, 2015)



Slika 6: Odtis spodnje (abaksialne) strani lističev velikega pajesena (100-kratna povečava) (Humar, 2015)

Figure 6: The imprint of the lower (abaxial) surface of a tree of heaven leaflet (magnification 100x) (Humar, 2015)

3.2.5 Merjenje abiotских dejavnikov

V času izvajanja fizioloških meritev smo na rastišču poleg že navedenih abiotских dejavnikov spremljali tudi vlažnost tal z Moisture probe meter (MPM-160-B, ICT International Pty Ltd). Na vsaki od treh lokacij smo tekom dneva merili trikrat, dopoldan med 7:45 in 10:45, v opoldanskem času med 12:30 in 15:30 in popoldan med 16:00. in 19:00. uro.

3.2.6 Statistična obdelava podatkov

Primerjali smo ekofiziološke, optične, biokemijske in anatomske lastnosti obeh vrst. Za vse merjene parametre pri obeh vrstah smo za posamezno leto (2014 oz. 2015) izračunali povprečne vrednosti in standardne deviacije. Rezultate meritev smo primerjali oziroma analizirali tudi z dvosmernim Studentovim t-testom z enako varianco. Ekofiziološke lastnosti obeh vrst, ki smo jih tekom dneva merili trikrat, smo primerjali med vrstama za posamezen del dneva v letu 2014 oziroma 2015, primerjali smo podatke za posamezno vrsto med obema letoma ter za posamezno vrsto razlike v rezultatih meritev med deli dneva v posameznem letu. Prav tako smo med obema letoma primerjali biokemijske

parametre. Tabelarično predstavljeni rezultati, ki se med seboj značilno razlikujejo, so označeni z $^{+}/^{A}/^{a}$ ($p \leq 0,05$) in $^{++}/^{AA}/^{aa}$ ($p \leq 0,001$). Z $^{+}/^{+}$ so označene razlike med vrstama v letu 2014, z $^{+}/^{++}$ pa razlike med vrstama v letu 2015. Razlike pri velikem pajesenu med letoma 2014 in 2015 so označene z $^{A}/^{AA}$, razlike pri malem jesenu med letoma 2014 in 2015 pa z $^{a}/^{aa}$.

Za potrebe računanja korelacij smo najprej preverili, ali je porazdelitev rezultatov merjenja pri posameznem parametru normalna. Normalnost porazdelitve smo testirali s Shapiro-Wilk testom pri stopnji tveganja 0,05. Za izračune korelacij med posameznimi parametri smo pri normalno porazdeljenih podatkih uporabljali Pearsonov koeficient korelacije, pri ostalih pa Spearmanov koeficient korelacije. V obeh primerih smo uporabili stopnjo tveganja 0,05. Korelacije smo preverili za vsako vrsto posebej in za celoten vzorec 24 dreves.

Podatke ekofizioloških meritev smo predstavili v obliki okvirjev z ročaji (boxplot), ki prikazujejo pogojni minimum, pogojni maksimum, kvartile in osamelce. Pri parametrih merjenih na listih v treh fazah dneva smo za posamezen parameter v posameznem letu prikazali skupaj meritve na obeh vrstah. Pri parametrih merjenih na skorji smo prav tako meritve prikazali skupaj za obe vrsti.

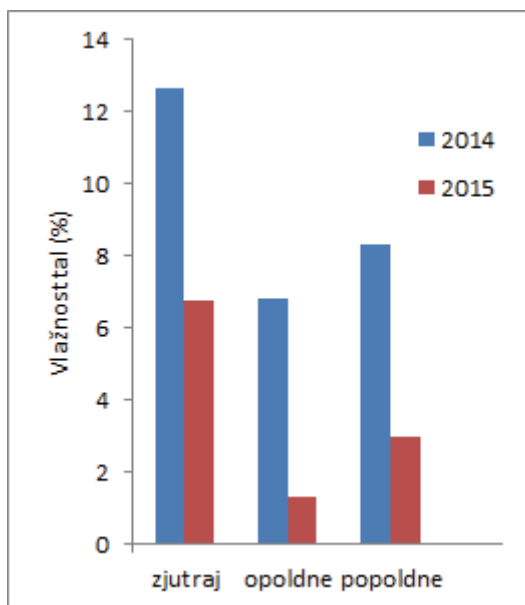
Presevnost in odbojnost smo skušali s pomočjo multivariatne redundančne analize (RDA) povezati oziroma razložiti z merjenimi biokemijskimi in anatomskimi parametri. V ta namen smo uporabili programsko opremo CANOCO.

Meritve presevnosti in odbojnosti pri obeh vrstah smo primerjali oziroma analizirali tudi z dvosmernim Studentovim t-testom z enako varianco, in sicer v intervalih 5 nm pri stopnji tveganja 0,05.

4. REZULTATI

4.1 RASTIŠČNE RAZMERE

Prvo polletje leta 2014 je bilo v primerjavi s prvim polletjem leta 2015 bistveno bolj namočeno, kar je se je poznalo tudi v času merjenja (Slika 7). Tako leta 2014 kot 2015 smo merili ob sončnem vremenu, ko je vrednost gostote fotonskega fluksa fotosintezno aktivnega dela sevanja (PPFD) presegala $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Relativna zračna vlažnost je bila v času meritev med letoma primerljiva (ARSO, 2015), temperatura pa leta 2014 v povprečju višja, in sicer zlasti v opoldanskem ($4,2^\circ\text{C}$) in v popoldanskem času ($3,1^\circ\text{C}$). Razmere v času poteka raziskav v letih 2014 in 2015 so bile skrajne; meritve v letu 2014 smo opravili v obdobju vročinskega vala, v letu 2015 pa v toplih in sušnih razmerah.



Slika 7: Povprečna vlažnost tal (%) v času merjenja ekofizioloških lastnosti (zjutraj, opoldne in popoldne) v letih 2014 in 2015

Figure 7: Average soil moisture (%) during the measurement of ecophysiological parameters (in the morning, at noon and in the afternoon) in 2014 and 2015

4.2 STRUKTURNI IN FUNKCIONALNI ZNAKI LISTOV

Primerjali smo ekofiziološke, optične, biokemijske in anatomske lastnosti listov obeh vrst. Pri obeh vrstah smo za vse merjene parametre za posamezno leto (2014 oziroma 2015) izračunali povprečne vrednosti in standardne deviacije (Preglednica 3).

Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti FS II (F_v/F_m) leta 2014 in 2015 so bile tako pri listih velikega pajesena kot malega jesena zjutraj in popoldan v povprečju nad vrednostjo 0,8; v opoldanskem času pa pod to vrednostjo. Dejanska fotokemična učinkovitost FS II v listih (Y) je bila variabilna, vendar ni nikoli dosegla vrednosti 0,7 ali

več. Z delno izjemo velikega pajesena leta 2014 meritve nakazujejo tudi opoldansko zmanjšanje dejanske fotokemične učinkovitosti FS II. Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti FS II so bile pri velikem pajesenu zjutraj in malem jesenu zjutraj ter v opoldanskem času v povprečju večje leta 2015; pri malem jesenu v popoldanskem času pa v povprečju večje leta 2014.

Vrsti se najbolj razlikujeta v vodnem potencialu in transpiraciji listov. Vodni potencial listov je bil obe leti manjši pri malem jesenu, hkrati pa so bile vrednosti vodnega potenciala listov malega jesena leta 2015 bistveno manjše kot leta 2014. Povprečne vrednosti transpiracije listov so bile obe leti preko celega dne večje pri velikem pajesenu. Največje vrednosti transpiracije so bile pri obeh vrstah tako leta 2014 kot 2015 izmerjene zjutraj. Pri malem jesenu so bile vrednosti transpiracije izmerjene leta 2015 statistično značilno manjše od tistih beleženih leta 2014.

Veliki pajesen in mali jesen se statistično značilno razlikujeta tudi po vsebnosti klorofila *b* in antocianov v listih izraženi na enoto površine. V obeh letih je bila vsebnost omenjenih pigmentov večja v listih malega jesena. S pomočjo Spearmanovih koeficientov korelacije na celotnem vzorcu listov 24 dreves velikega pajesena in malega jesena smo ugotovili, da sta gostota listnih rež in debelina gobastega tkiva v pozitivni korelaciji z vsebnostjo klorofila *b* in antocianov, dolžina listnih rež in razmerje med stebričastim in gobastim tkivom pa v negativni korelaciji z vsebnostjo klorofila *b* in antocianov. V negativni korelaciji z vsebnostjo klorofila *b* je tudi debelina stebričastega tkiva. Pri obeh vrstah pa je bilo opaženo povečanje UV-B in UV-A absorbirajočih snovi v letu 2015 glede na leto 2014.

Razlika med vrstama v specifični listni površini ni statistično značilna. S pomočjo Spearmanovih koeficientov korelacije na celotnem vzorcu listov 24 dreves velikega pajesena in malega jesena smo ugotovili, da je specifična listna površina v negativni korelaciji z debelino lista, debelino stebričastega tkiva in debelino spodnje povrhnjice. Statistično značilne razlike med vrstama se kažejo v debelini lista, debelini zgornje in spodnje povrhnjice, debelini stebričastega in gobastega tkiva ter v razmerju med slednjima. Vrednosti vseh navedenih parametrov z izjemo debeline gobastega tkiva so v povprečju večje pri velikem pajesenu. Prav tako se vrsti statistično značilno razlikujeta v gostoti listnih rež in dolžini listnih rež, pri čemer so listne reže pri malem jesenu manjše, hkrati pa je njihova gostota bistveno večja. Obratno sorazmerno korelacijo med dolžino in gostoto listnih rež smo potrdili tudi s pomočjo Spearmanovega koeficienta korelacije na celotnem vzorcu 24 dreves velikega pajesena in malega jesena. S pomočjo Pearsonovih oziroma Spearmanovih koeficientov korelacije smo nadalje ugotovili, da je pri velikem pajesenu debelina zgornje povrhnjice v korelaciji z debelino lista. Debelina lista je odvisna tudi od debeline stebričastega in gobastega tkiva ter debeline spodnje povrhnjice, v medsebojni korelaciji pa sta tudi gobasto in stebričasto tkivo. Podobne korelacije so bile ugotovljene

pri malem jesenu, kjer je debelina lista v korelaciji z debelino stebričastega in gobastega tkiva ter z njunim razmerjem.

Optične lastnosti listov kažejo, da se vrsti razlikujeta samo v odbojnih spektrih, in sicer v barvnem pasu vijolične in rdeče svetlobe.

Preglednica 3: Povprečne vrednosti in standardne deviacije vseh merjenih parametrov v letu 2014 in 2015 pri listih velikega pajesena in malega jesena. Studentov t-test: $^{*/+}/^{A/a}$ $p \leq 0,05$ in $^{**/+}/^{AA/aa}$ $p \leq 0,001$. Z $^{*/**}$ so označene razlike med vrstama v letu 2014, z $^{+/**}$ razlike med vrstama v letu 2015. Razlike pri velikem pajesenu med letoma 2014 in 2015 so označene z $^{A/AA}$, razlike pri malem jesenu med letoma 2014 in 2015 pa z $^{a/aa}$.

Table 3: Average values and standard deviations of all measured parameters in 2014 and 2015 for leaves of tree of heaven and manna ash. Student's t-test: $^{*/+}/^{A/a}$ $p \leq 0,05$ and $^{**/+}/^{AA/aa}$ $p \leq 0,001$. Differences between the two species in 2014 are marked with $^{*/**}$ and with $^{+/**}$ in 2015. The differences between 2014 and 2015 for tree of heaven are marked with $^{A/AA}$ and with $^{a/aa}$ are marked the differences between 2014 and 2015 for manna ash.

Lastnosti	<i>Ailanthus altissima</i>		<i>Fraxinus ornus</i>	
	2014	2015	2014	2015
Ekofiziološki parametri				
Pot. fotokemična učinkovitost (rel. enota)				
zjutraj	0,827±0,02 ^{AA}	0,837±0,015 ⁺⁺	0,816±0,018	0,817±0,022
opoldne	0,773±0,067	0,797±0,032	0,787±0,034	0,784±0,03
popoldne	0,808±0,066	0,819±0,025 ⁺	0,806±0,038	0,8±0,02
Dej. fotokemična učinkovitost (rel. enota)				
zjutraj	0,509±0,138 ^{AA}	0,628±0,116	0,486±0,174 ^{aa}	0,603±0,105
opoldne	0,648±0,108 ^{**}	0,604±0,121 ⁺	0,367±0,203 ^{aa}	0,506±0,16
popoldne	0,697±0,123	0,669±0,083 ⁺⁺	0,664±0,128 ^{aa}	0,541±0,179
Vodni potencial (MPa)				
zjutraj	-1,45±0,21 ^{**/AA}	-1,21±0,18 ⁺⁺	-2,43±0,29 ^{aa}	-2,83±0,38
opoldne	-1,38±0,2 ^{**/AA}	-1,61±0,18 ⁺⁺	-2,56±0,29 ^{aa}	-3,49±0,4
popoldne	-1,06±0,25 ^{**}	-1,04±0,35 ⁺⁺	-1,51±0,47 ^{aa}	-3,19±0,49
Transpiracija (mmol H ₂ O/m ² s)				
zjutraj	278,5±84,5 ^{**/A}	235±83,8 ⁺⁺	170,0±48,8 ^{aa}	97±41,6
opoldne	124±67,6 ^{*/A}	159,8±78,7 ⁺⁺	82,7±59,3 ^a	59,8±36,6
popoldne	94,6±35,1	111,6±46 ⁺⁺	86,9±51,8 ^a	62,7±40
Biokemijski parametri				
Klorofil a (mg dm ⁻²)	3,20±0,36	3,57±0,55	3,49±0,57	3,77±0,42
Klorofil b (mg dm ⁻²)	1,16±0,21 [*]	1,17±0,19 ⁺⁺	1,64±0,44	1,54±0,21
Karotenoidi (mg dm ⁻²)	0,81±0,09	0,89±0,15	0,86±0,12	0,96±0,12
Antociani (rel. enota)	0,60±0,05 [*]	0,62±0,08 ⁺	0,71±0,11	0,70±0,07
UV-B absorbirajoče snovi (rel. enota)	5577±2233 ^A	8137±2402	6348±1612	7021±2956
UV-A absorbirajoče snovi (rel. enota)	14089±1946 ^A	16211±2107	13479±2810 ^a	16106±2888

se nadaljuje

Nadaljevanje Preglednice 3: Povprečne vrednosti in standardne deviacije vseh merjenih parametrov v letu 2014 in 2015 pri listih velikega pajesena in malega jesena ...

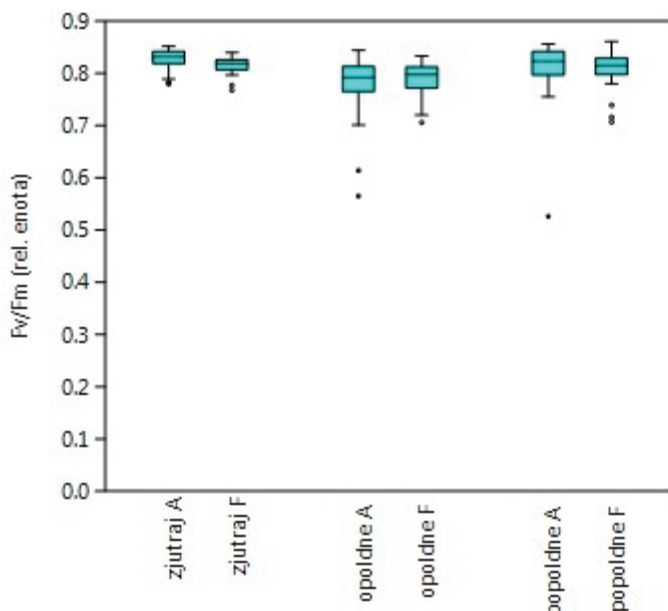
Lastnosti	<i>Ailanthus altissima</i>		<i>Fraxinus ornus</i>	
	2014	2015	2014	2015
Anatomske lastnosti listov				
Specifična listna površina (cm ² g ⁻¹)	157,1±12,3		172,8±27,6	
debelina lista (μm)	179,09±20,99*		157,95±22,74	
debelina zgornje povrhnjice (μm)	25,73±2,32**		18,41±1,84	
debelina stebričastega tkiva (μm)	61,82±9,24*		45,87±14,52	
debelina gobastega tkiva (μm)	64,23±9,18*		75,75±8,69	
debelina spodnje povrhnjice (μm)	22,55±2,37**		14,47±1,39	
debelina kutikule (μm)	4,88±0,68		4,59±0,52	
razmerje stebričasto/gobasto tkivo (rel. enota)	0,973±0,122**		0,621±0,186	
gostota listnih rež (št. rež/mm ²)	191±44**		264±50	
dolžina listnih rež (μm)	34,04±2,78**		20,52±1,38	
Optične lastnosti				
Odbojnost (rel. enota)				
UV-B	1073±384		1290±231	
UV-A	1539±415		1766±228	
vijolična	903±165*		1024±86	
modra	752±109		828±71	
zelena	2211±271		2201±316	
rumena	874±96		906±131	
rdeča	1427±120*		1566±157	
NIR	33307±3375		34335±1595	
Presevnost (rel. enota)				
UV-B	418±199		312±77	
UV-A	333±178		254±54	
vijolična	170±82		205±61	
modra	190±129		243±73	
zelena	1901±542		1913±371	
rumena	733±306		767±178	
rdeča	1086±572		1096±221	
NIR	45223±8613		43314±6446	

4.2.1 Ekofiziološki odziv na okoljske razmere

4.2.1.1 Ekofiziološke meritve junija 2014

Meritve abiotičnih dejavnikov kažejo, da je bila vlažnost tal v času meritev junija 2014 večja v okolici velikega pajesena. Dnevni potek vlažnosti tal je pri obeh vrstah kazal na opoldansko zmanjšanje. Povprečne vrednosti temperature listov kažejo na to, da se listi malega jesena segrejejo nekoliko bolj.

Podatki za leto 2014 (Preglednica 4) kažejo na statistično značilno zmanjšanje potencialne fotokemične učinkovitosti FS II (F_v/F_m) v opoldanskem času tako pri velikem pajesenu kot pri malem jesenu. Povprečne vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti FS II listov merjene v treh fazah dneva se v letu 2014 med vrstama statistično značilno ne razlikujejo.



Slika 8: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) merjena pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj (T_A 29,0°C, T_F 30,7°C, RH_A 73,6%, RH_F 70,3%, vlažnost tal (A): 14,1%, vlažnost tal (F): 11,3%), opoldne (T_A 36,6°C, T_F 36,8°C, RH_A 59,5%, RH_F 54,7%, vlažnost tal (A): 8,6%, vlažnost tal (F): 5,1%) in popoldne (T_A 33,5°C, T_F 34,1°C, RH_A 60,7%, RH_F 58,9%, vlažnost tal (A): 9,5%, vlažnost tal (F): 7,0%) leta 2014

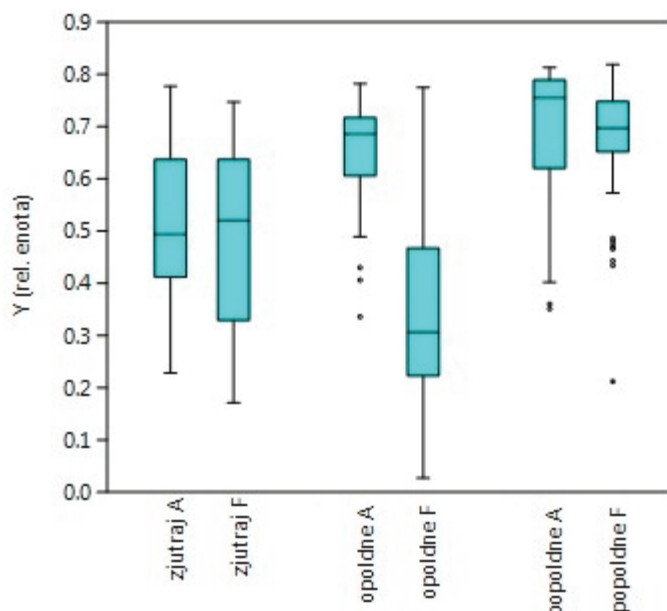
Figure 8: Maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning (T_A 29.0°C, T_F 30.7°C, RH_A 73.6%, RH_F 70.3%, soil moisture (A): 14.1%, soil moisture (F): 11.3%), noon (T_A 36.6°C, T_F 36.8°C, RH_A 59.5%, RH_F 54.7%, soil moisture (A): 8.6%, soil moisture (F): 5.1%) and in the afternoon (T_A 33.5°C, T_F 34.1°C, RH_A 60.7%, RH_F 58.9%, soil moisture (A): 9.5%, soil moisture (F): 7.0%) in 2014

Preglednica 4: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$.

Table 4: Maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning, noon and in the afternoon in 2014 - Student's t-test: nz (not significant) $p > 0.05$; * $p \leq 0.05$ in ** $p \leq 0.001$.

F_v/F_m (A)				F_v/F_m (F)			
	zjutraj	opoldne	popoldne		zjutraj	opoldne	popoldne
zjutraj		**	NZ	zjutraj		**	NZ
opoldne			*	opoldne			*
popoldne				popoldne			

Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti FS II (Y) so bile v letu 2014 v opoldanskem času statistično značilno večje pri listih velikega pajesena, v ostalih delih dneva pa primerljive.



Slika 9: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) merjena pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj (T_A 29,0°C, T_F 30,7°C, RH_A 73,6%, RH_F 70,3%, vlažnost tal (A): 14,1%, vlažnost tal (F): 11,3%), opoldne (T_A 36,6°C, T_F 36,8°C, RH_A 59,5%, RH_F 54,7%, vlažnost tal (A): 8,6%, vlažnost tal (F): 5,1%) in popoldne (T_A 33,5°C, T_F 34,1°C, RH_A 60,7%, RH_F 58,9%, vlažnost tal (A): 9,5%, vlažnost tal (F): 7,0%) leta 2014

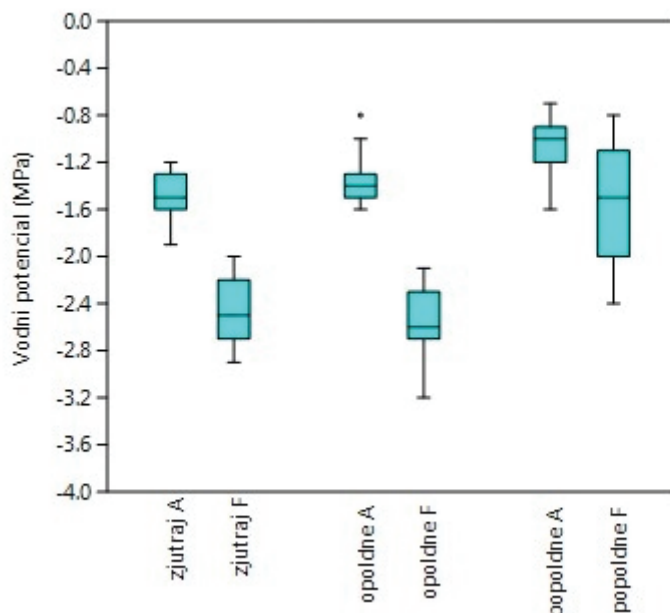
Figure 9: Quantum yield of PS II (Y) of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning (T_A 29.0°C, T_F 30.7°C, RH_A 73.6%, RH_F 70.3%, soil moisture (A): 14.1%, soil moisture (F): 11.3%), noon (T_A 36.6°C, T_F 36.8°C, RH_A 59.5%, RH_F 54.7%, soil moisture (A): 8.6%, soil moisture (F): 5.1%) and in the afternoon (T_A 33.5°C, T_F 34.1°C, RH_A 60.7%, RH_F 58.9%, soil moisture (A): 9.5%, soil moisture (F): 7.0%) in 2014

Preglednica 5: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$.

Table 5: Quantum yield of PS II (Y) of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning, noon and in the afternoon in 2014 - Student's t-test: nz (not significant) $p > 0.05$; * $p \leq 0.05$ in ** $p \leq 0.001$.

Y (A)				Y (F)			
	zjutraj	opoldne	popoldne		zjutraj	opoldne	popoldne
zjutraj		**	**	zjutraj		*	**
opoldne			*	opoldne			**
popoldne				popoldne			

Razlike med vrstama v vodnih potencialih so bile v letu 2014 tekom dneva vedno statistično značilne. Iz naslednje preglednice (Preglednica 6) je razvidno, da sta obe vrsti v popoldanskem času beležili statistično značilen dvig vodnega potenciala.



Slika 10: Vodni potencial listov merjen pri velikem pajesenu (A) in malem jesenu (F) zjutraj (T_A 29,0°C, T_F 30,7°C, RH_A 73,6%, RH_F 70,3%, vlažnost tal (A): 14,1%, vlažnost tal (F): 11,3%), opoldne (T_A 36,6°C, T_F 36,8°C, RH_A 59,5%, RH_F 54,7%, vlažnost tal (A): 8,6%, vlažnost tal (F): 5,1%) in popoldne (T_A 33,5°C, T_F 34,1°C, RH_A 60,7%, RH_F 58,9%, vlažnost tal (A): 9,5%, vlažnost tal (F): 7,0%) leta 2014

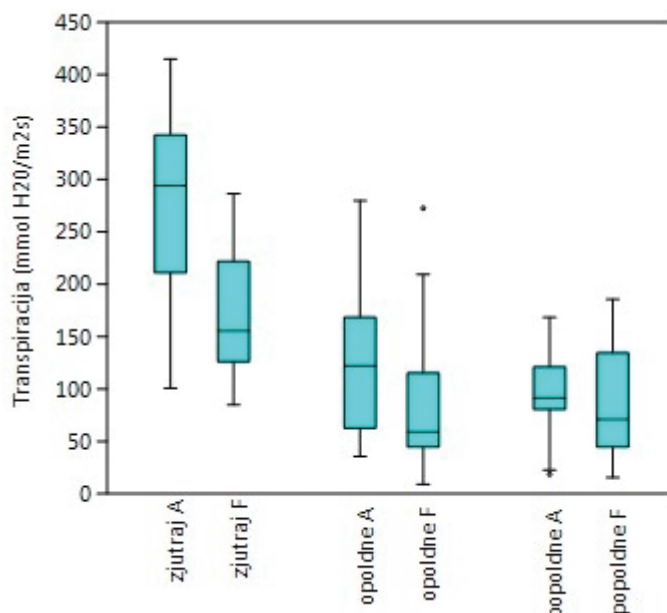
Figure 10: Leaf water potential of tree of heaven (A) and manna ash (F) measured in the morning (T_A 29.0°C, T_F 30.7°C, RH_A 73.6%, RH_F 70.3%, soil moisture (A): 14.1%, soil moisture (F): 11.3%), noon (T_A 36.6°C, T_F 36.8°C, RH_A 59.5%, RH_F 54.7%, soil moisture (A): 8.6%, soil moisture (F): 5.1%) and in the afternoon (T_A 33.5°C, T_F 34.1°C, RH_A 60.7%, RH_F 58.9%, soil moisture (A): 9.5%, soil moisture (F): 7.0%) in 2014

Preglednica 6: Vodni potencial listov (ψ) velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$

Table 6: Leaf water potential (ψ) of tree of heaven (A) and manna ash (F) measured in the morning, noon and in the afternoon in 2014 - Student's t-test: nz (not significant) $p > 0.05$; * $p \leq 0.05$ in ** $p \leq 0.001$

Ψ (A)				Ψ (F)			
	zjutraj	opoldne	popoldne		zjutraj	opoldne	popoldne
zjutraj				zjutraj			
opoldne				opoldne			
popoldne				popoldne			

Pri obeh vrstah je največji padec transpiracije zaznati med meritvijo zjutraj in tisto v opoldanskem času (Slika 11, Preglednica 7). Nasprotno so pri obeh vrstah vrednosti transpiracije v opoldanskem in popoldanskem času primerljive, čeprav je pri malem jesenu opaziti rahel dvig, pri velikem pajesenu pa nadaljnje zmanjševanje transpiracije.



Slika 11: Transpiracija listov merjena pri velikem pajesenu (A) in malem jesenu (F) zjutraj (T_A 29,0°C, T_F 30,7°C, RH_A 73,6%, RH_F 70,3%, vlažnost tal (A): 14,1%, vlažnost tal (F): 11,3%), opoldne (T_A 36,6°C, T_F 36,8°C, RH_A 59,5%, RH_F 54,7%, vlažnost tal (A): 8,6%, vlažnost tal (F): 5,1%) in popoldne (T_A 33,5°C, T_F 34,1°C, RH_A 60,7%, RH_F 58,9%, vlažnost tal (A): 9,5%, vlažnost tal (F): 7,0%) leta 2014

Figure 11: Transpiration of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning (T_A 29.0°C, T_F 30.7°C, RH_A 73.6%, RH_F 70.3%, soil moisture (A): 14.1%, soil moisture (F): 11.3%), noon (T_A 36.6°C, T_F 36.8°C, RH_A 59.5%, RH_F 54.7%, soil moisture (A): 8.6%, soil moisture (F): 5.1%) and in the afternoon (T_A 33.5°C, T_F 34.1°C, RH_A 60.7%, RH_F 58.9%, soil moisture (A): 9.5%, soil moisture (F): 7.0%) in 2014

Preglednica 7: Transpiracija listov velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2014 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$

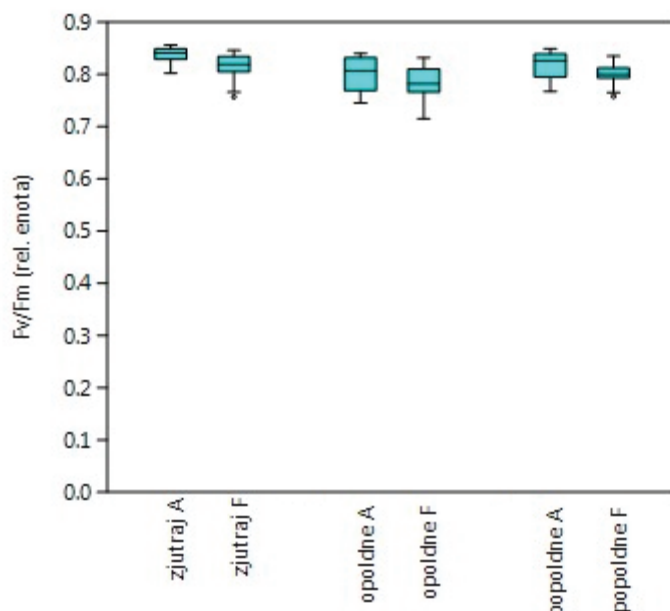
Table 7: Transpiration of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning, noon and in the afternoon in 2014 - Student's t-test: nz (not significant) $p > 0.05$; * $p \leq 0.05$ in ** $p \leq 0.001$

Tansp. (A)				Transp. (F)			
	zjutraj	opoldne	popoldne		zjutraj	opoldne	popoldne
zjutraj		**	**	zjutraj		**	**
opoldne			nz	opoldne			nz
popoldne				popoldne			

4.2.1.2 Ekofiziološke meritve junija 2015

Iz izmerjenih abiotičnih dejavnikov junija 2015 izhaja, da je bila vlažnost tal v času meritev junija 2015, nasprotno kot prejšnje leto, manjša v okolici velikega pajesena. Dnevni potek vlažnosti tal je pri obeh vrstah tudi v letu 2015 kazal na opoldansko zmanjšanje. Povprečne vrednosti temperature listov kažejo na to, da se listi malega jesena segrejejo nekoliko bolj, vendar so bile razlike manjše kot leto poprej.

Podatki (Preglednica 8) tudi za leto 2015 kažejo na statistično značilno zmanjšanje potencialne fotokemične učinkovitosti FS II (F_v/F_m) v opoldanskem času tako pri velikem pajesenu kot pri malem jesenu. Povprečne vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti FS II listov merjene zjutraj in popoldan se v letu 2015, nasprotno kot prejšnje leto, med vrstama statistično značilno razlikujejo, in sicer so večje pri velikem pajesenu.



Slika 12: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) merjena pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj (T_A 29,3°C, T_F 29,6°C, RH_A 72,3%, RH_F 68,2%, vlažnost tal (A): 3,7%, vlažnost tal (F): 9,8%), opoldne (T_A 32,4°C, T_F 32,6°C, RH_A 60,5%, RH_F 51,3%, vlažnost tal (A): 0,1%, vlažnost tal (F): 2,5%) in popoldne (T_A 30,6°C, T_F 30,8°C, RH_A 58,1%, RH_F 52,1%, vlažnost tal (A): 0,9%, vlažnost tal (F): 5,0%) leta 2015

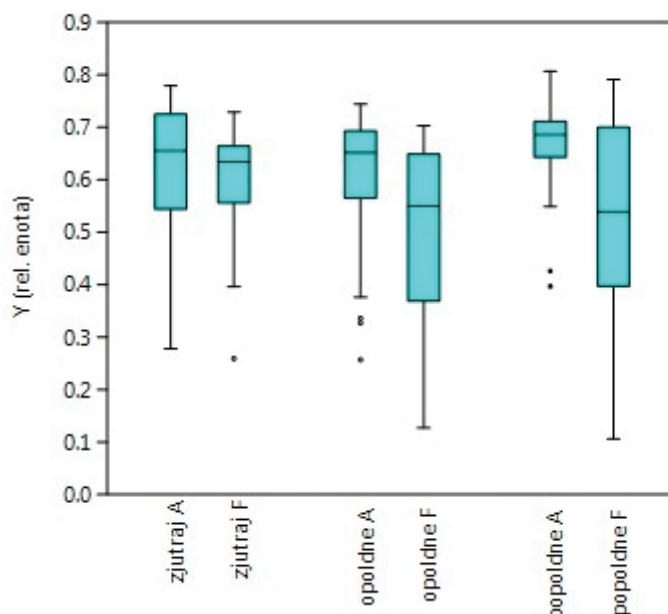
Figure 12: Maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning (T_A 29.3°C, T_F 29.6°C, RH_A 72.3%, RH_F 68.2%, vlažnost tal (A): 3.7%, vlažnost tal (F): 9.8%), noon (T_A 32.4°C, T_F 32.6°C, RH_A 60.5%, RH_F 51.3%, vlažnost tal (A): 0.1%, vlažnost tal (F): 2.5%) and in the afternoon (T_A 30.6°C, T_F 30.8°C, RH_A 58.1%, RH_F 52.1%, vlažnost tal (A): 0.9%, vlažnost tal (F): 5.0%) in 2015

Preglednica 8: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$

Table 8: Maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning, noon and in the afternoon in 2015 - Student's t-test: nz (not significant) $p > 0.05$; * $p \leq 0.05$ in ** $p \leq 0.001$

F_v/F_m (A)				F_v/F_m (F)			
	zjutraj	opoldne	popoldne		zjutraj	opoldne	popoldne
zjutraj		**	*	zjutraj		**	*
opoldne			*	opoldne			nz
popoldne				popoldne			

Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti FS II (Y) so bile v letu 2015 v vseh treh fazah dneva večje pri listih velikega pajesena, v opoldanskem in popoldanskem času pa je bila razlika tudi statistično značilna. Izmerjene razlike med vrstama so bile z izjemo meritve v opoldanskem času večje kot v letu 2014.



Slika 13: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) merjena pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj (T_A 29,3°C, T_F 29,6°C, RH_A 72,3%, RH_F 68,2%, vlažnost tal (A): 3,7%, vlažnost tal (F): 9,8%), opoldne (T_A 32,4°C, T_F 32,6°C, RH_A 60,5%, RH_F 51,3%, vlažnost tal (A): 0,1%, vlažnost tal (F): 2,5%) in popoldne (T_A 30,6°C, T_F 30,8°C, RH_A 58,1%, RH_F 52,1%, vlažnost tal (A): 0,9%, vlažnost tal (F): 5,0%) leta 2015

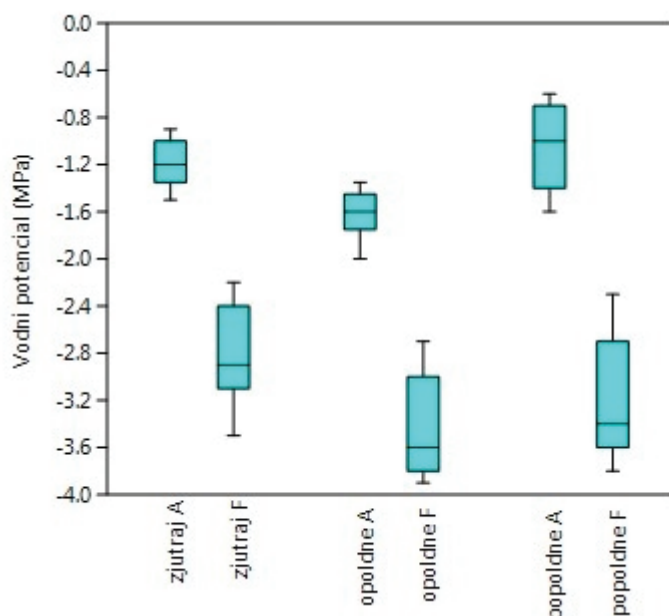
Figure 13: Quantum yield of PS II (Y) of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning (T_A 29.3°C, T_F 29.6°C, RH_A 72.3%, RH_F 68.2%, vlažnost tal (A): 3.7%, vlažnost tal (F): 9.8%), noon (T_A 32.4°C, T_F 32.6°C, RH_A 60.5%, RH_F 51.3%, vlažnost tal (A): 0.1%, vlažnost tal (F): 2.5%) and in the afternoon (T_A 30.6°C, T_F 30.8°C, RH_A 58.1%, RH_F 52.1%, vlažnost tal (A): 0.9%, vlažnost tal (F): 5.0%) in 2015

Preglednica 9: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) pri listih velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$

Table 9: Quantum yield of PS II (Y) of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning, noon and in the afternoon in 2015 - Student's t-test: nz (not significant) $p > 0.05$; * $p \leq 0.05$ in ** $p \leq 0.001$

Y (A)				Y (F)			
	zjutraj	opoldne	popoldne		zjutraj	opoldne	popoldne
zjutraj				zjutraj		*	nz
opoldne				opoldne			nz
popoldne				popoldne			

Razlike med vrstama v vodnih potencialih so bile tudi v letu 2015 tekom dneva vedno statistično značilne. Iz rezultatov (Preglednica 10) je razvidno, da sta obe vrsti v opoldanskem času beležili statistično značilno zmanjšanje vodnega potenciala. Rastline malega jesena so takrat vodni potencial še nekoliko bolj zmanjšale in ga nadalje, v popoldanskem času, niso več približale jutranjim vrednostim. Rastline velikega pajesena so se nasprotno popoldan bistveno bolj približale vrednostim izmerjenim zjutraj.



Slika 14: Vodni potencial listov merjen pri velikem pajesenu (A) in malem jesenu (F) zjutraj (T_A 29,3°C, T_F 29,6°C, RH_A 72,3%, RH_F 68,2%, vlažnost tal (A): 3,7%, vlažnost tal (F): 9,8%), opoldne (T_A 32,4°C, T_F 32,6°C, RH_A 60,5%, RH_F 51,3%, vlažnost tal (A): 0,1%, vlažnost tal (F): 2,5%) in popoldne (T_A 30,6°C, T_F 30,8°C, RH_A 58,1%, RH_F 52,1%, vlažnost tal (A): 0,9%, vlažnost tal (F): 5,0%) leta 2015

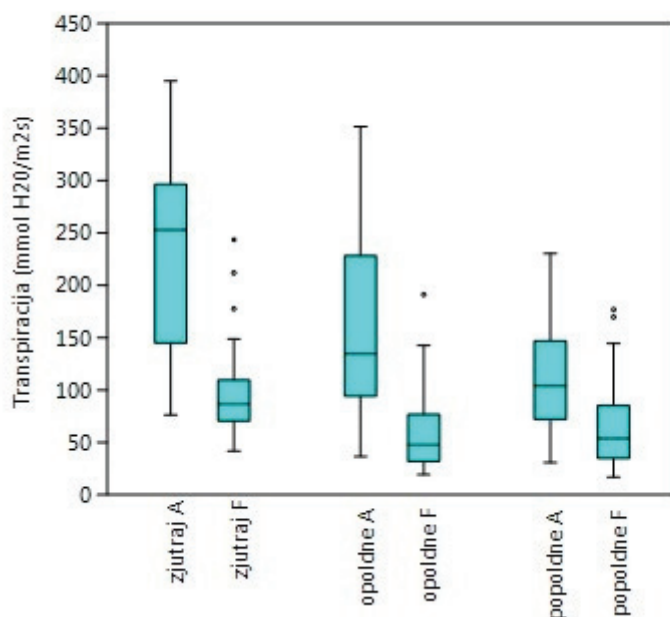
Figure 14: Leaf water potential of tree of heaven (A) and manna ash (F) measured in the morning (T_A 29.3°C, T_F 29.6°C, RH_A 72.3%, RH_F 68.2%, vlažnost tal (A): 3.7%, vlažnost tal (F): 9.8%), noon (T_A 32.4°C, T_F 32.6°C, RH_A 60.5%, RH_F 51.3%, vlažnost tal (A): 0.1%, vlažnost tal (F): 2.5%) and in the afternoon (T_A 30.6°C, T_F 30.8°C, RH_A 58.1%, RH_F 52.1%, vlažnost tal (A): 0.9%, vlažnost tal (F): 5.0%) in 2015

Preglednica 10: Vodni potencial listov (ψ) velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$.

Table 10: Leaf water potential (ψ) of tree of heaven (A) and manna ash (F) measured in the morning, noon and in the afternoon in 2015 - Student's t-test: nz (not significant) $p > 0.05$; * $p \leq 0.05$ in ** $p \leq 0.001$.

Ψ (A)				Ψ (F)			
	zjutraj	opoldne	popoldne		zjutraj	opoldne	popoldne
zjutraj		**	nz	zjutraj		**	*
opoldne			**	opoldne			*
popoldne				popoldne			

Razlike med vrstama v transpiraciji so bile v letu 2015 tekom dneva vedno statistično značilne. Tudi v letu 2015 je bila pri obeh vrstah največja razlika v transpiraciji zabeležena med meritvijo zjutraj in tisto v opoldanskem času (Slika 15, Preglednica 11). Pri malem jesenu so bile nato vrednosti transpiracije v opoldanskem in popoldanskem času primerljive, čeprav je opaziti rahel dvig popoldan, pri velikem pajesenu pa smo med opoldansko in popoldansko meritvijo zabeležili nadaljnje statistično značilno zmanjševanje transpiracije.



Slika 15: Transpiracija listov merjena pri velikem pajesenu (A) in malem jesenu (F) zjutraj (T_A 29,3°C, T_F 29,6°C, RH_A 72,3%, RH_F 68,2%, vlažnost tal (A): 3,7%, vlažnost tal (F): 9,8%), opoldne (T_A 32,4°C, T_F 32,6°C, RH_A 60,5%, RH_F 51,3%, vlažnost tal (A): 0,1%, vlažnost tal (F): 2,5%) in popoldne (T_A 30,6°C, T_F 30,8°C, RH_A 58,1%, RH_F 52,1%, vlažnost tal (A): 0,9%, vlažnost tal (F): 5,0%) leta 2015

Figure 15: Transpiration of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning (T_A 29.3°C, T_F 29.6°C, RH_A 72.3%, RH_F 68.2%, vlažnost tal (A): 3.7%, vlažnost tal (F): 9.8%), noon (T_A 32.4°C, T_F 32.6°C, RH_A 60.5%, RH_F 51.3%, vlažnost tal (A): 0.1%, vlažnost tal (F): 2.5%) and in the afternoon (T_A 30.6°C, T_F 30.8°C, RH_A 58.1%, RH_F 52.1%, vlažnost tal (A): 0.9%, vlažnost tal (F): 5.0%) in 2015

Preglednica 11: Transpiracija listov velikega pajesena (A) in malega jesena (F) zjutraj, opoldne in popoldne leta 2015 - Studentov t-test: nz (neznačilno) $p > 0,05$; * $p \leq 0,05$ in ** $p \leq 0,001$

Table 11: Transpiration of tree of heaven (A) and manna ash (F) leaves measured in the morning, noon and in the afternoon in 2015 - Student's t-test: nz (not significant) $p > 0.05$; * $p \leq 0.05$ in ** $p \leq 0.001$

Transp.(A)				Transp.(F)			
	zjutraj	opoldne	popoldne		zjutraj	opoldne	popoldne
zjutraj		**	**	zjutraj		**	**
opoldne			*	opoldne			nz
popoldne				popoldne			

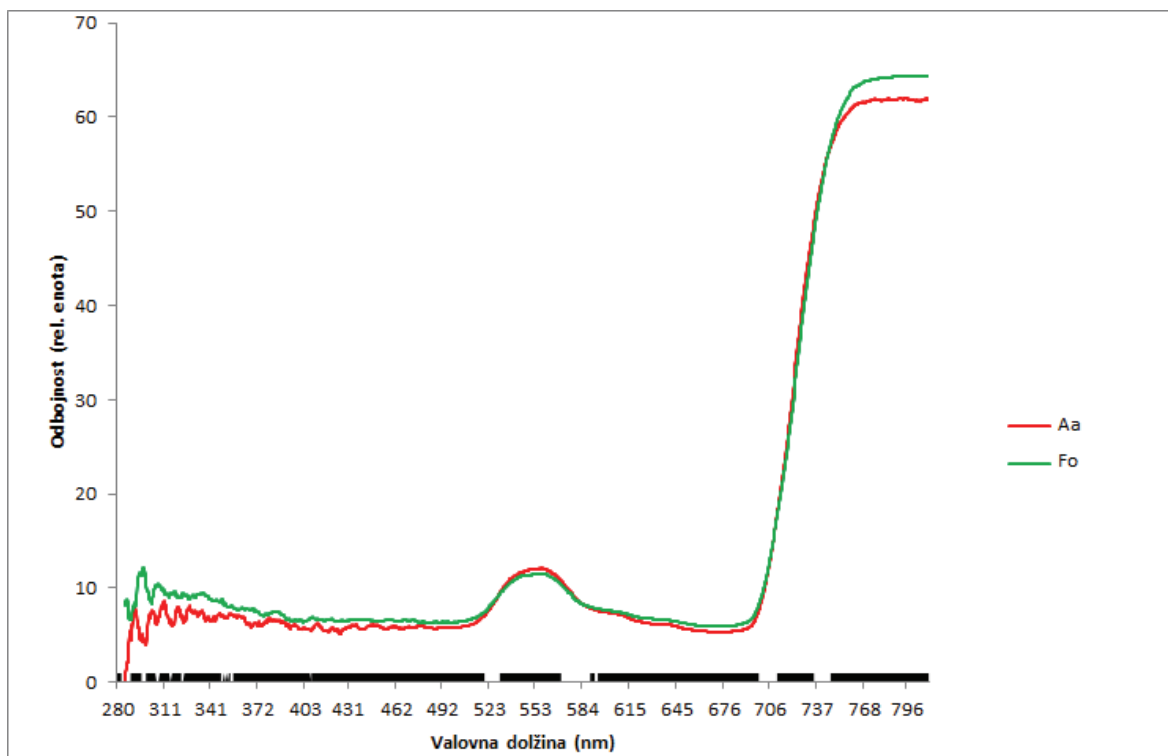
4.2.2 Optične lastnosti listov

Meritve odbojnosti in presevnosti listov obeh vrst smo prikazali s spektri.

S pomočjo Pearsonovih oziroma Spearmanovih koeficientov korelacije smo ugotavljali povezave med optičnimi lastnostmi listov ter njihovimi biokemijskimi in anatomskimi parametri. Referenčni podatki o biokemijskih in anatomskih lastnostih listov so prikazani v preglednici (Preglednica 3).

Odbojnost je tako pri velikem pajesenu kot pri malem jesenu majhna v UV (280–400 nm) ter vidnem delu spektra (400–700 nm), kjer opazimo rahel vrh v zelenem delu (550 nm). Veliko odbojnost opazimo v bližnjem infrardečem delu spektra (700–810 nm) (Slika 16).

Statistično značilne razlike v odbojnosti med vrstama (Studentov t-test, $p \leq 0,05$) smo opazili skoraj v celotnem delu spektra, pri čemer je bila z izjemo zelenega dela spektra odbojnost listov malega jesena večja. Vrsti se najbolj razlikujeta v UV in v bližnjem infrardečem delu (NIR) spektra.

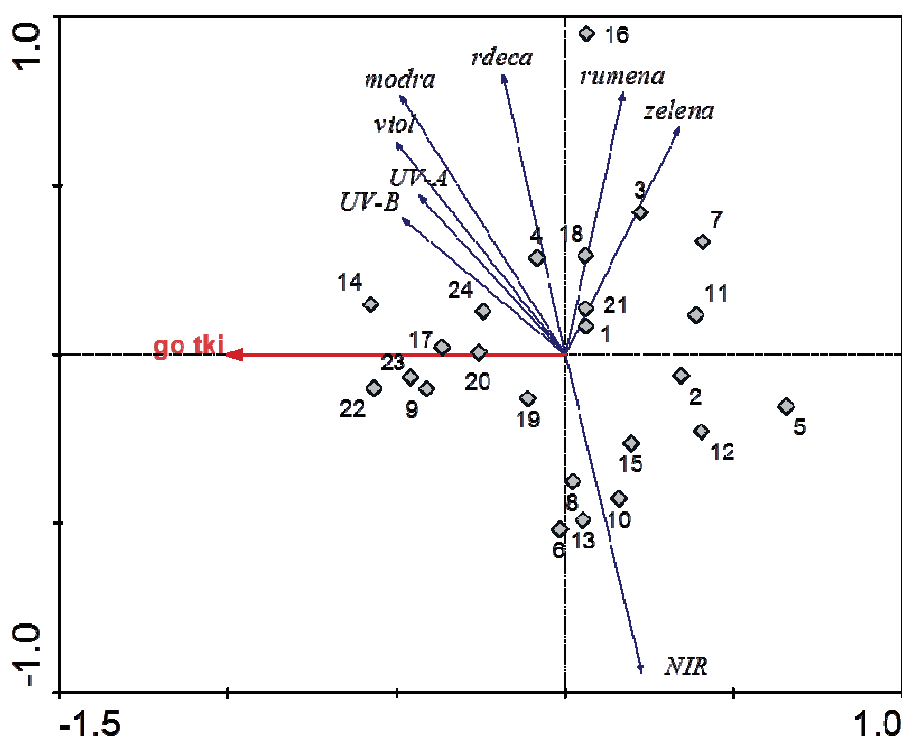


Slika 16: Odbojni spektri listov velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo). Prikazane vrednosti so povprečja znotraj 5 nm intervalov. Studentov t-test: z odebeljeno črto označene statistično značilne razlike ($p \leq 0,05$)

Figure 16: Reflectance spectra for tree of heaven (Aa) and manna ash (Fo) leaves. Data are means over 5nm intervals. Student's t-test: with a thick black line marked statistically significant results ($p \leq 0.05$)

Redundančna analiza (Slika 17) kaže, da je pasove odbojnih spektrov listov moč v 14 % razložiti z debelino gobastega tkiva listov. Debelina gobastega tkiva je v pozitivni korelaciji z odbojnimi spektri v UV-B, UV-A, vijoličnem in modrem delu spektra.

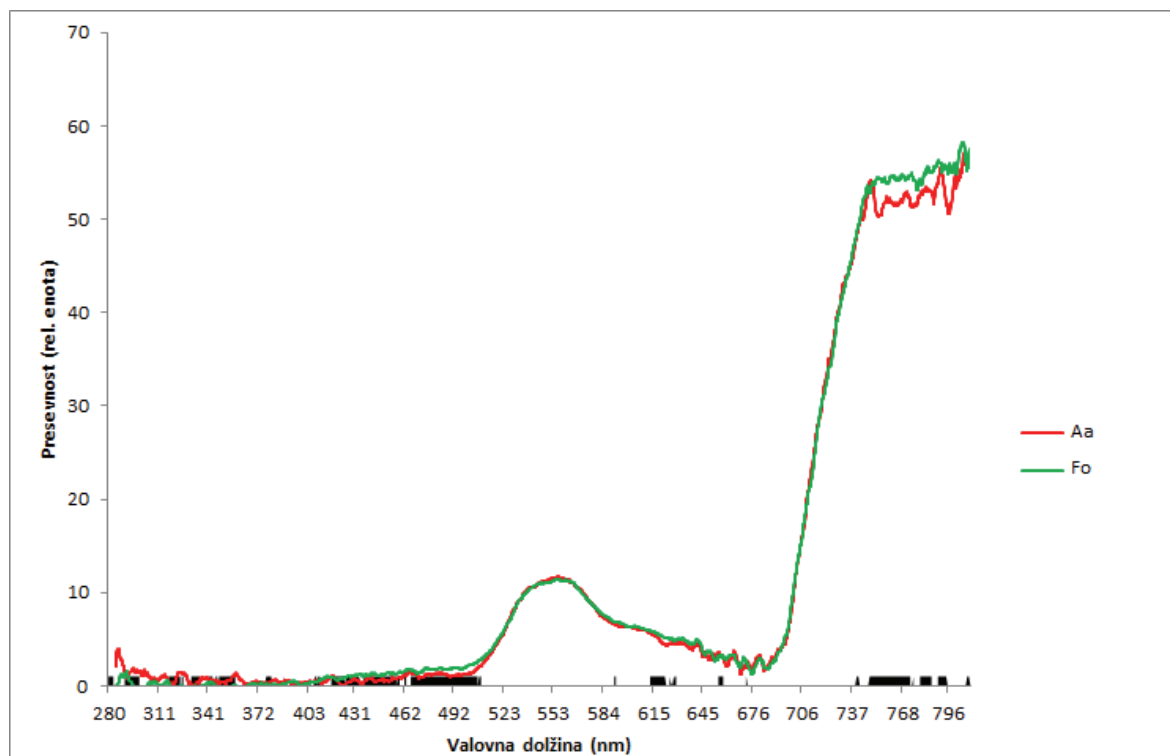
S pomočjo Pearsonovih koeficientov korelacije smo pri odbojnosti listov velikega pajesena ugotovili, da je tudi debelina spodnje epidermide v korelaciji z odbojnimi spektri v UV-B, UV-A, vijoličnem in modrem delu spektra. Pri odbojnosti listov malega jesena pa smo ugotovili, da je debelina lista v korelaciji z odbojnim spektrom v NIR, debelina zgornje povrhnjice v korelaciji z odbojnim spektrom v zelenem in rumenem delu spektra ter debelina kutikule z odbojnimi spektri v UV-B, UV-A in modrem delu spektra. Prav tako pri odbojnosti listov malega jesena je Pearsonov koeficient korelacije pokazal na negativno korelacijo med vsebnostjo antocianov z odbojnim spektrom v zelenem delu, kar je razvidno tudi iz slike (Slika 16.)



Slika 17: Ordinacijski diagram redundančne analize (RDA), ki prikazuje moč povezave med značilnimi parametri in pasovi odbojnih spektrov. Lastna vrednost za prvo os je 0,143. 1–12 veliki pajesen, 13–24 mali jesen, *go tki*: debelina gobastega tkiva listov.

Figure 17: Redundancy analysis (RDA) plot showing the strength of the association between the significant parameters and the regions of the reflectance spectra. The eigenvalue for the first axis is 0.143. 1–12 tree of heaven, 13–24 manna ash, *go tki*: thickness of spongy mesophyll of leaves.

Presevnost je tako pri listih velikega pajesena kot pri listih malega jesena v UV (280–400 nm) delu spektra majhna in manjša od izmerjene odbojnosti. Presevnost začne naraščati v zelenem delu spektra in doseže prvi vrh pri okoli 550 nm, drugega pa v bližnjem infrardečem delu spektra (700–810 nm) (Slika 18). Statistično značilnih razlik v presevnosti med vrstama (Studentov t-test, $p \leq 0,05$) je manj kot pri odbojnih spektrih. Zlasti se vrsti statistično značilno razlikujeta v bližnjem infrardečem delu spektra ter deloma v vijola in modrem delu spektra (400–500 nm).

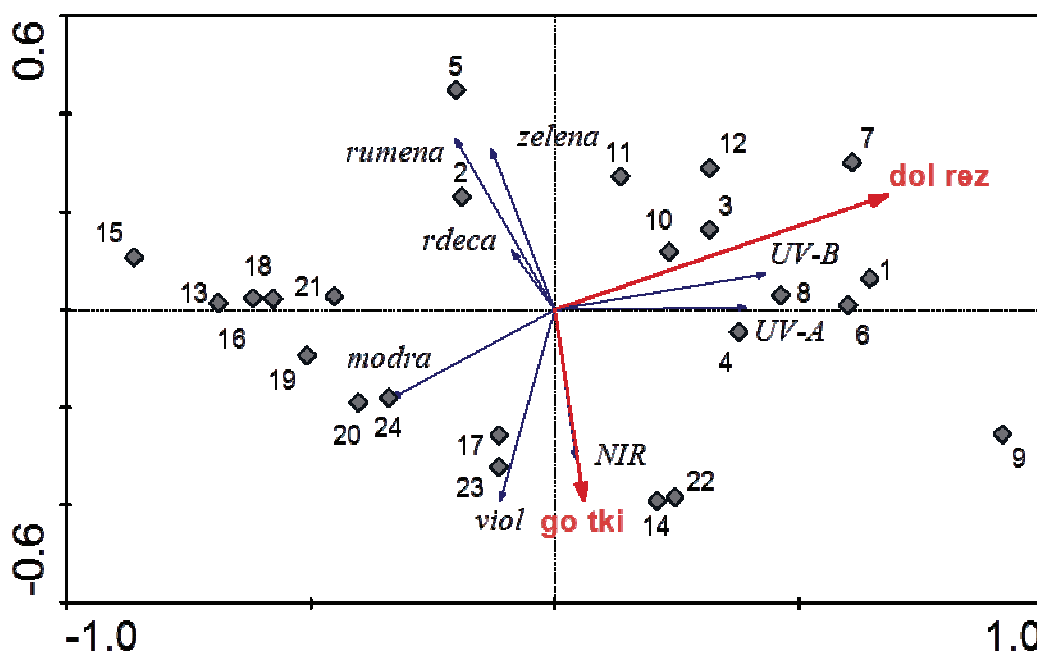


Slika 18: Presevni spektri listov velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo). Prikazane vrednosti so povprečja znotraj 5 nm intervalov. Studentov t-test: z odebeljeno črno črto označene statistično značilne razlike ($p \leq 0,05$).

Figure 18: Transmittance spectra for tree of heaven (Aa) and manna ash (Fo) leaves. Data are means over 5-nm intervals. Student's t-test: with a thick black line marked statistically significant results ($p \leq 0.05$).

Redundančna analiza (Slika 19) kaže, da je pasove presevnih spektrov listov moč v 23 % razložiti z dolžino listnih rež in v 5 % z debelino gobastega tkiva listov. Dolžina listnih rež je v pozitivni korelaciji s presevnostjo v UV-B in UV-A delu spektra in v močni negativni korelaciji s presevnim spektrom v barvnem pasu modre. Debelina gobastega tkiva je v močni pozitivni korelaciji s presevnostjo v pasu bližnjega infrardečega dela spektra (NIR), manj pa s presevnostjo v barvnem pasu vijolične. S presevnostjo v barvnem pasu zelene, rumene in rdeče je debelina gobastega tkiva v negativni korelaciji.

S pomočjo Spearmanovih koeficientov korelacije na celotnem vzorcu listov 24 dreves velikega pajesena in malega jesena smo ugotovili, da sta zgornja povrhnjica in dolžina listnih rež v negativni korelaciji z vsebnostjo klorofila *b* in antocianov. Pearsonov koeficientov korelacije izračunan za liste malega jesena prav tako kaže na korelacijo med debelino gobastega tkiva in presevnostjo v vijoličnem delu spektra, Spearmanov koeficient korelacije izračunan za liste velikega pajesena pa ugotavlja negativno korelacijo med presevnostjo v modrem delu spektra in debelino spodnje epidermide.



Slika 19: Ordinacijski diagram redundančne analize (RDA), ki prikazuje moč povezave med značilnimi parametri in pasovi presevnih spektrov. Lastna vrednost za prvo os je 0,229, za drugo 0,049. 1-12 veliki pajesen, 13-24 mali jesen, dol rez: dolžina listnih rež, go tki: debelina gobastega tkiva listov.

Figure 19: Redundancy analysis (RDA) plot showing the strenght of the association between the significant parameters and the regions of the transmittance spectra. The eigenvalues for the first two axes are 0.229 and 0.049. 1-12 tree of heaven, 13-24 manna ash, dol rez: length of leaf stomata, go tki: thickness of spongy mesophyll of leaves.

4.3 STRUKTURNI IN FUNKCIONALNI ZNAKI SKORJE

Primerjali smo fotokemično učinkovitost, optične in biokemijske lastnosti skorje velikega pajesena in malega jesena. Pri obeh vrstah smo za vse merjene parametre izračunali povprečne vrednosti in standardne deviacije. Ti podatki so predstavljeni v spodnji tabeli (Preglednica 12).

V okviru meritev na skorji ugotavljamo, da se veliki pajesen in mali jesen statistično značilno razlikujeta v potencialni in dejanski fotokemični učinkovitosti skorje.

Preučevani vrsti se statistično značilno razlikujeta tudi po vsebnosti klorofila *a*, klorofila *b* in karotenoidov v skorji, pri čemer so povprečne vrednosti navedenih pigmentov bistveno večje v skorji malega jesena.

Razlike med vrstama se kažejo tudi v spektrih odbojnosti in presevnosti skorje. V okviru odbojnih spektrov se kažejo statistično značilne razlike v UV-B, UV-A, vijoličnem, modrem, zelenem in rumenem delu spektra; torej čez cel spekter z izjemo rdeče in NIR svetlobe. V spektru presevnosti pa obstajajo statistično značilne razlike v UV-B in barvnem pasu rumene in rdeče svetlobe.

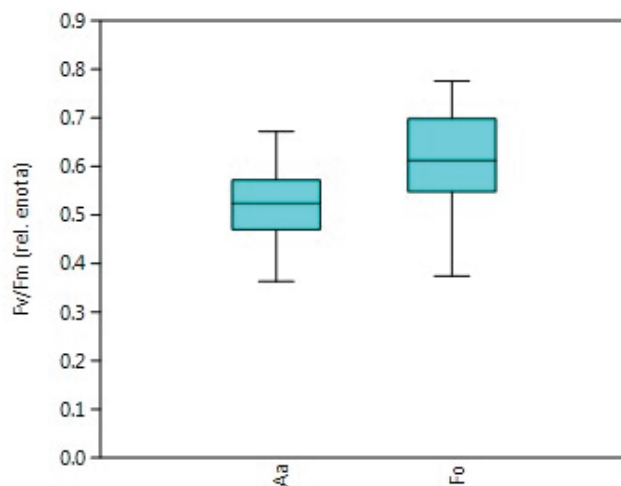
Preglednica 12: Povprečne vrednosti in standardne deviacije vseh merjenih parametrov v letu 2015 pri skorji velikega pajesena in malega jesena. Studentov t-test: $^+ p \leq 0,05$ in $^{++} p \leq 0,001$

Table 12: Average values and standard deviations of all measured parameters in 2015 for bark of tree of heaven and manna ash. Student's t-test: $^+ p \leq 0.05$ and $^{++} p \leq 0.001$

Lastnosti	<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Fraxinus ornus</i>
	2015	2015
Ekofiziološki parametri		
Pot. fotokemična učinkovitost (rel. enota)		
opoldne	0,517±0,078 ⁺⁺	0,607±0,109
Dej. fotokemična učinkovitost (rel. enota)		
opoldne	0,222±0,089 ⁺⁺	0,356±0,134
Biokemijski parametri		
Klorofil <i>a</i> (mg dm ⁻²)	0,89±0,45 ⁺⁺	2,40±0,51
Klorofil <i>b</i> (mg dm ⁻²)	0,92±0,51 ⁺⁺	2,27±0,57
Karotenoidi (mg dm ⁻²)	0,29±0,13 ⁺⁺	0,72±0,10
Antociani (rel. enota)	0,86±0,33	0,66±0,20
UV-B absorbirajoče snovi (rel. enota)	68920±40012	97602±40141
UV-A absorbirajoče snovi (rel. enota)	154215±73445	167246±71959
Optične lastnosti		
Odbojnost (rel. enota)		
UV-B	775±275 ⁺	1011±208
UV-A	1489±465 ⁺	1999±421
vijolična	1116±335 ⁺	1724±490
modra	979±285 ⁺	1650±520
zelena	2086±516 ⁺⁺	3694±1151
rumena	1415±256 ⁺	2166±721
rdeča	3784±669	4678±1791
NIR	21812±4135	25208±4922
Presevnost (rel. enota)		
UV-B	250±100 ⁺	343±70
UV-A	238±90	286±39
vijolična	102±37	122±25
modra	93±32	110±51
zelena	997±687	860±681
rumena	1111±610 ⁺	521±498
rdeča	2511±1235 ⁺	999±830
NIR	37078±8330	36615±12694

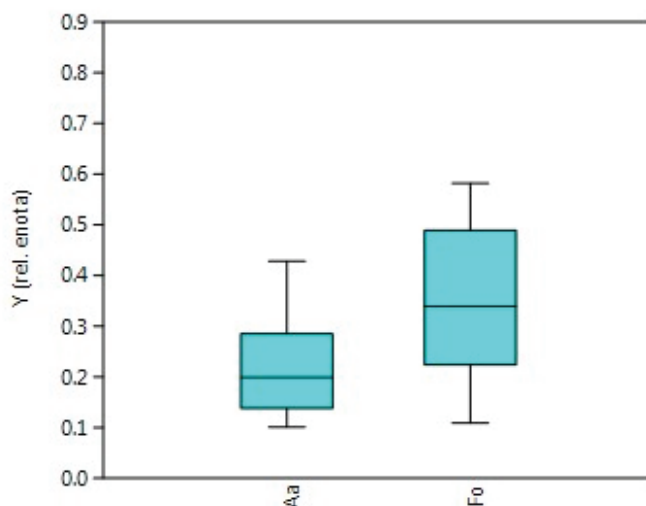
4.3.1 Ekofiziološke meritve na skorji

Izmerjene vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti FS II (F_v/F_m) in dejanske fotokemične učinkovitosti FS II (Y) dosegajo pri skorji bistveno manjše vrednosti kot pri listih. Iz spodnjih slik (Slika 20, Slika 21) je razvidno, da sta tako potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) kot dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) merjeni na skorji v povprečju bistveno večji pri malem jesenu. Kljub temu pa potencialna fotokemična učinkovitost FS II doseže le vrednosti okrog 0,6, dejanska fotokemična učinkovitost FS II pa vrednosti okrog 0,35. Slednje vrednosti so primerljive vrednostim, ki smo jih izmerili pri listih malega jesena v opoldanskem času leta 2014.



Slika 20: Potencialna fotokemična učinkovitost FS II (F_v/F_m) merjena na skorji velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo) opoldne leta 2015

Figure 20: Maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) of tree of heaven (Aa) and manna ash (Fo) bark measured at noon in 2015



Slika 21: Dejanska fotokemična učinkovitost FS II (Y) merjena na skorji velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo) opoldne leta 2015

Figure 21: Quantum yield of PS II (Y) of tree of heaven (Aa) and manna ash (Fo) bark measured at noon in 2015

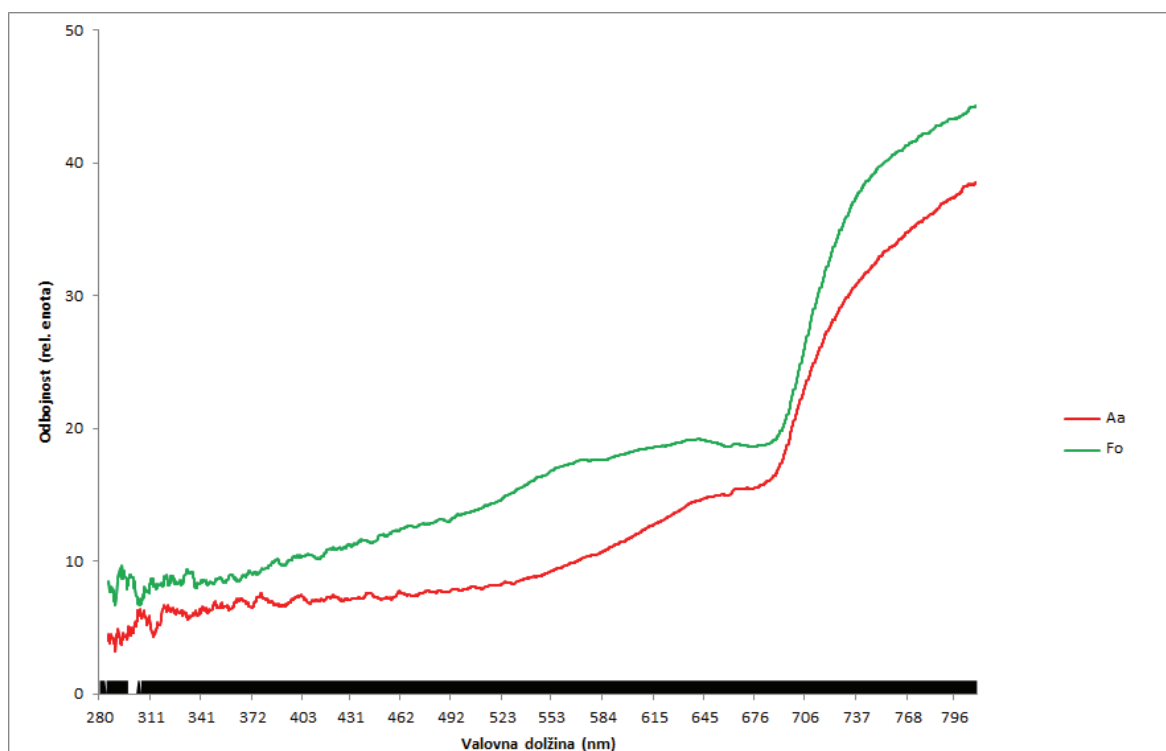
4.3.2 Optične lastnosti skorje

Meritve odbojnosti in presevnosti skorje pri obeh vrstah smo prikazali s spektri. Vrsti se bistveno bolj razlikujeta v odbojnosti in presevnosti skorje kot listja.

S pomočjo Pearsonovih oziroma Spearmanovih koeficientov korelacije smo ugotavljali povezave med optičnimi lastnostmi skorje ter njenimi biokemijskimi parametri.

Odbojnost se tako pri skorji velikega pajesena kot pri skorji malega jesena postopno povečuje od UV (280–400 nm) do bližnjega infrardečega dela spektra (700–810 nm), ko začne strmo naraščati (Slika 22).

Statistično značilne razlike v odbojnosti med vrstama (Studentov t-test, $p \leq 0,05$) smo opazili praktično v celotnem delu spektra, pri čemer je bila odbojnost skorje malega jesena vedno večja. Vrsti se statistično značilno ne razlikujeta izključno v delu UV-B spektra, nekoliko manj, še vedno pa statistično značilno pa v segmentu bližnjega infrardečega dela spektra.

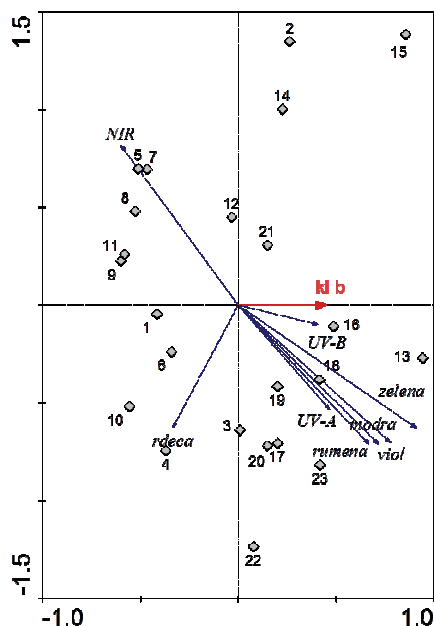


Slika 22: Odbojni spektri skorje velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo). Prikazane vrednosti so povprečja znotraj 5 nm intervalov. Studentov t-test: z odebeljeno črno črto označene statistično značilne razlike ($p \leq 0,05$).

Figure 22: Reflectance spectra for tree of heaven (Aa) and manna ash (Fo) bark. Data are means over 5-nm intervals. Student's t-test: with a thick black line marked statistically significant results ($p \leq 0.05$).

Redundančna analiza (Slika 23) kaže, da je pasove odbojnih spektrov skorje moč v 20 % razložiti z vsebnostjo klorofila *b* v skorji. Vsebnost klorofila *b* je v pozitivni korelaciji z odbojnostjo v UV-B, zelenem, modrem, vijoličnem, rumenem in UV-A delu spektra.

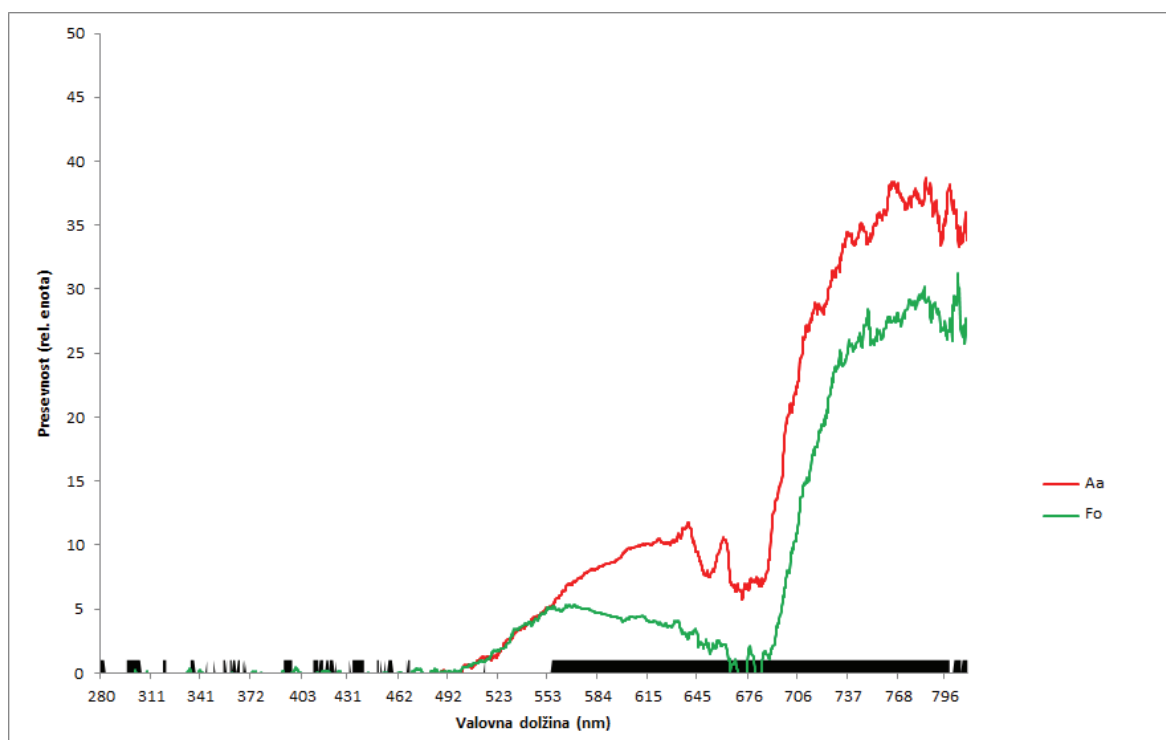
S pomočjo Spearmanovih koeficientov korelacije na celotnem vzorcu skorje 24 dreves velikega pajesena in malega jesena smo prav tako ugotovili korelacijo med vsebnostjo klorofila *b* in odbojnostjo v UV-B, zelenem, modrem, vijoličnem, rumenem in UV-A delu spektra.



Slika 23: Ordinacijski diagram redundančne analize (RDA), ki prikazuje moč povezave med značilnimi parametri in pasovi odbojnih spektrov. Lastna vrednost za prvo os je 0,202. 1–11 veliki pajesen, 12–23 mali jesen, kl *b*: klorofil *b* v skorji.

Figure 23: Redundancy analysis (RDA) plot showing the strength of the association between the significant parameters and the regions of the reflectance spectra. The eigenvalue for the first axis is 0.202. 1–11 tree of heaven, 12–23 manna ash, kl *b*: chlorophyll *b* present in the bark.

Presevnost je, podobno kot pri listih, tako pri skorji velikega pajesena kot pri skorji malega jesena do valovne dolžine približno 500 nm, ko se začne povečevati, zanemarljiva. Presevnost začne naraščati v zelenem delu spektra in doseže prvi vrh v rdečem delu spektra, drugega pa v bližnjem infrardečem delu spektra (700–810 nm), kjer začnejo vrednosti presevnosti strmo naraščati (Slika 24). Statistično značilnih razlik v presevnosti med vrstama (Studentov t-test, $p \leq 0,05$) je manj kot pri odbojnih spektrih, vendar se vrsti statistično značilno razlikujeta skoraj v celotnem delu spektra, ki obsega valovne dolžine od 560–810 nm. Presevnost skorje velikega pajesena je v tem delu vedno večja od presevnosti skorje malega jesena.

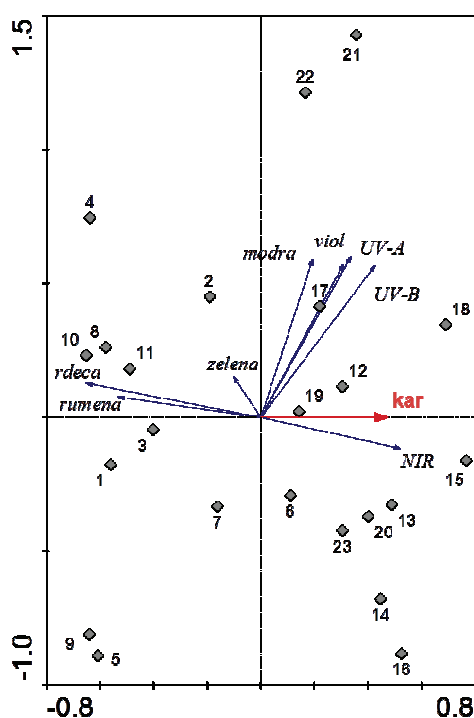


Slika 24: Presevni spektri skorje velikega pajesena (Aa) in malega jesena (Fo). Prikazane vrednosti so povprečja znotraj 5 nm intervalov. Studentov t-test: z odebeljeno črto označene statistično značilne razlike ($p \leq 0,05$)

Figure 24: Transmittance spectra for tree of heaven (Aa) and manna ash (Fo) bark. Data are means over 5nm intervals. Student's t-test: with a thick black line marked statistically significant results ($p \leq 0.05$)

Redundančna analiza (Slika 25) kaže, da je pasove presevnih spektrov skorje moč v 22% razložiti z vsebnostjo karotenoidov v skorji. Vsebnost karotenoidov v skorji je v pozitivni korelaciji s presevnostjo v bližnjem infrardečem delu spektra (NIR) in v negativni korelaciji s presevnostjo v barvnem pasu rumene in rdeče.

Prav tako so Spearmanovi koeficienti korelacije na celotnem vzorcu skorje 24 dreves velikega pajesena in malega jesena pokazali negativno korelacijo med vsebnostjo karotenoidov in presevnostjo v barvnem pasu rumene in rdeče.



Slika 25: Ordinacijski diagram redundančne analize (RDA), ki prikazuje moč povezave med značilnimi parametri in pasovi presevnih spektrov. Lastna vrednost za prvo os je 0,221. 1–11 veliki pajesen, 12–23 mali jesen, *kar*: karotenoidi v skorji.

Figure 25: Redundancy analysis (RDA) plot showing the strength of the association between the significant parameters and the regions of the transmittance spectra. The eigenvalue for the first axis is 0.221. 1–11 tree of heaven, 12–23 manna ash, *kar*: carotenoids present in the bark.

5. RAZPRAVA

5.1 RAZMERE NA RASTIŠČU

Statistični podatki in naše meritve na terenu kažejo, da so bile razmere v času poteka raziskav v letih 2014 in 2015 skrajne. Edini vročinski val v letu 2014 je Slovenijo zajel v prvi polovici junija, prav v času naših meritev. Sicer pa je bilo leto 2014 eno najbolj mokrih let doslej; na Goriškem je bilo dolgoletno povprečje padavin preseženo za polovico (Cegnar, 2015). Tako je bilo prvo polletje leta 2014 v primerjavi s prvim polletjem leta 2015 bistveno bolj namočeno, kar je se je poznalo tudi v vlažnosti tal v času merjenja. Tako leta 2014 kot 2015 smo merili ob sončnem vremenu, ko je bila relativna zračna vlažnost primerljiva, temperatura pa leta 2014 v povprečju večja, in sicer zlasti v opoldanskem in v popoldanskem času. Opoldanska temperatura je v letu 2014 presegala 36,5 °C, v letu 2015 pa 32,5 °C.

5.2 STRUKTURNI IN FUNKCIONALNI ZNAKI LISTOV

5.2.1 Ekofiziološki odziv na skrajne okoljske razmere

5.2.1.1 Fotokemična učinkovitost

Čeprav lahko meritve fluorescence podajo pomembne informacije o fotosintezni aktivnosti rastlin, je njihov glavni pomen in dodana vrednost posredovanje vpogleda v zmožnost rastlin za prilagajanje na stres in v obseg poškodb fotosinteznega aparata, natančneje FS II, zaradi določenega stresa (Maxwell in Johnson, 2000). Fotosistem II (FS II) je na intenziteto sevanja najobčutljivejši del fotosinteznega aparata, zato so poškodbe FS II prvi znak stresa (Maxwell in Johnson, 2000). Meritve fluorescence v različnih fazah dneva nam dajo informacijo o nefotokemičnem delu dušenja fluorescence klorofila *a* FS II, aktivnosti elektronskega transportnega sistema, fotokemični učinkovitosti (quantum efficiency) in fotoinhibiciji zaradi povečanih jakosti sevanja, temperature in drugih stresorjev oziroma njihove kombinacije (Bilger in sod., 1995). Zmanjšanje potencialne fotokemične učinkovitosti (F_v/F_m) oziroma povečanje osnovne fluorescence (F_0) pri temotno adaptiranih vzorcih je znak fotoinhibitornih poškodb zaradi visokih oziroma nizkih temperatur, presežne jakosti sevanja ali suše (Maxwell in Johnson, 2000; Valladares in Pearcy, 1997). Zmanjšanje potencialne fotokemične učinkovitosti nam tako pokaže dejanski, dalj časa trajajoči stres pri rastlinah, zmanjšanje dejanske fotokemične učinkovitosti pa trenuten, hitro povraten stres.

Na listih in skorji velikega pajesena in malega jesena smo merili potencialno (F_v/F_m) in dejansko (*Y* oz. *Yield*) fotokemično učinkovitost FS II. Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti FS II so bile leta 2014 in 2015 tako pri listih velikega pajesena kot malega

jesena zjutraj in popoldan v povprečju nad vrednostjo 0,8; v opoldanskem času pa pod to vrednostjo. Statistično značilnih razlik med vrstama v letu 2014 ni bilo. Povprečne vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti listov merjene zjutraj in popoldan se v letu 2015 med vrstama statistično značilno razlikujejo, in sicer so večje pri velikem pajesenu. Statistično značilnih razlik pri posamezni vrsti med letoma ni bilo, z izjemo dopoldanskih vrednosti izmerjenih pri velikem pajesenu, so se pa tudi sicer povprečja pri tej vrsti med letoma bolj razlikovala, in sicer so bile vrednosti večje leta 2015. Rezultati meritev potencialne fotokemične učinkovitosti kažejo, da je na sušne razmere bolje prilagojen veliki pajesen, stres zaradi visokih temperatur pa prenašata primerljivo.

Povprečne vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti v listih niso nikoli dosegale vrednosti 0,7 ali več in so se v opoldanskem času dodatno zmanjšale. Dejanska fotokemična učinkovitost je bila vedno večja pri velikem pajesenu, statistično značilno pa najbolj opoldan leta 2014 in manj v letu 2015 v opoldanskem in popoldanskem času. Opazili smo tudi, da so bile vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti pri malem jesenu zjutraj ter v opoldanskem času v povprečju večje leta 2015, v popoldanskem času pa v povprečju večje leta 2014, iz česar sklepamo, ob upoštevanju vodnih potencialov, da je bila suša leta 2015 močnejša in si rastline v popoldanskem času niso več opomogle. Čeprav je bil prehodni stres zaznan pri obeh vrstah tako ob merjenjih leta 2014 kot 2015, zlasti v opoldanskem času, je bil večji pri malem jesenu. Rezultati kažejo na to, da je mali jesen v letu 2015 izkoristil manjši delež ekscitacijske energije za fotokemično delo kot veliki pajesen, kar pomeni, da ga je suša bolj prizadela. Največja razlika med vrstama se je pokazala med opoldansko meritvijo leta 2014; odziv malega jesena kaže na prisotnost močnega stresa, verjetno zaradi močno povišane temperature listov.

Znano je, da se pri semenkah z zmanjšanjem relativne vsebnosti vode (RWC) in vodnega potenciala listov zmanjša tudi fotosinteza (Lawlor in Cornic, 2002). Pomanjkanje vode pa je tudi najpogostejši omejujoč dejavnik rasti in razvoja višjih kopenskih rastlin (Hladnik in Vodnik, 2007). Odpornost vrste na sušo definira več morfoloških in fizioloških značilnosti, med njimi globina koreninskega sistema, stomatarno uravnavanje transpiracije in občutljivost ksilema na kavitacijo.

Negativen vpliv suše pri malem jesenu ugotavljajo tudi Fini in sod. (2012), ki navajajo, da sta neto asimilacija CO₂ pri saturacijskem sevanju in dnevna asimilacija CO₂ pri rastlinah izpostavljenim sušnim razmeram značilno manjši kot pri rastlinah, ki niso izpostavljene suši. Avtorji tako ugotavljajo, da je nefotokemično sproščanje presežne ekscitacijske energije iz fotosistema s pomočjo pigmentov ksantofilnega cikla značilno večje pri rastlinah izpostavljenim suši in posledično učinkovitost FS II manjša. Chiatante in sod. (2006) ugotavljajo, da suša pri malem jesenu vpliva negativno na biomaso glavne korenine ter na dolžino, razvejanost in suho težo stranskih korenin. Morfološke spremembe so posledica poškodb in puščanja membran ter povratne, če trajanje stresa ni predolgo. Sicer

pa se kot odziv na stres zaradi pomanjkanja vode v celicah listov poveča tudi količina manitola, malata, antioksidativnih encimov, zeaksantina, in fenilpropanoidov, ki služijo kot začasen sekundaren antioksidativen sistem obrambe pred vodikovim peroksidom (Oddo in sod., 2002a; Oddo in sod., 2002b; Fini in sod., 2012; Tattini in sod., 2014).

O dobri prilagojenosti velikega pajesena na sušo pišeta Kowarik in Säumel (2007). Veliki pajesen pogosto uspeva na toplih in sušnih rastiščih, za katere je značilna velika izguba vode s transpiracijo. Povišanje temperature glede na dnevno povprečje med rastno sezono vpliva pozitivno na skupno listno površino, listno biomaso, velikost in težo posameznega lista, rast glavne korenine, število sekundarnih korenin, višino in volumen debla ter število internodijev. Prilagojenost na sušo se kaže v morfološki plastičnosti in nekaterih fizioloških prilagoditvah. Veliki pajesen vodo črpa s koreninskim sistemom, ki je v primerjavi z drugimi drevesnimi vrstami bolj razvit, povišane temperature, ki jih običajno spremlja suša, pa sprožijo dodatno alokacijo virov v koreninski sistem in volumen debla. To pomeni, da se poveča tudi absorpcija vode in pretok zaradi večjega prečnega prereza debla. Tudi razporejenost velikih prevajalnih elementov v velikem številu aktivnih branik zagotavlja dovoljšne količine vode listom, kar je glede na suha rastišča, ki jih zaseda in pogosto sušo bistvenega pomena (Arnaboldi in sod., 2003). Kljub vsemu pa je tudi veliki pajesen občutljiv na pomanjkanje vode. Filippou in sod. (2014) so preučevali odpornost sadik velikega pajesena na sušo. Nezalite rastline so prve vidne znake suše kazale po 14 dneh, te pa je spremljalo tudi zmanjšanje transpiracije in potencialne fotokemične učinkovitosti. Kot odziv na sušo veliki pajesen kopiči zaščitne snovi, kot je prolin, ki lajšajo privzem vode (podobno kot manitol pri malem jesenu). Poleg vloge osmotskega reguliranja, pa je prolin v razmerah stresa pomemben za varovanje celice proti reaktivnim kisikovim spojinam. Podobno kot pri malem jesenu pa se takrat tvorijo tudi antioksidativni encimi.

5.2.1.2 Vodni potencial

Vodni potencial je merilo za razpoložljivost vode v nekem sistemu. Po definiciji je v sistemu (rastlini), ki vsebuje raztopljene snovi, negativen in med drugim odvisen od osmotskega, turgorskega, matričnega in gravitacijskega potenciala. Kopenske rastline uravnavajo vsebnost vode v celicah s pomočjo sprejemanja, prevajanja in izhlapevanja vode. Obseg nihanj vodnega potenciala ni odvisen samo od krovnih tkiv s svojimi diferenciacijami (kutikula ...) ter odzivnosti in prevodnosti listnih rež, ampak tudi od razvoja in prevodnosti korenin. Če je dobava vode zadostna, je transpiracija velika. Minimalen vodni potencial, ki še omogoča delovanje celice, organov in celotne rastline, je vrstno specifičen in določa razširjenost vrste, pri čemer pionirske vrste (*Fraxinus ornus*, *Robinia pseudacacia*...) tolerirajo večje padce vodnega potenciala (Larcher, 2003).

Meritve kažejo, da se vrsti najbolj razlikujeta prav v vodnem potencialu. Razlike med vrstama v vodnih potencialih so bile namreč tako v letu 2014 kot v letu 2015 tekom dneva vedno statistično značilne. Vodni potencial listov je bil pri obeh meritvah manjši pri malem jesenu, hkrati pa so bile vrednosti vodnega potenciala listov malega jesena leta 2015, ko je bila suša močnejša, bistveno manjše kot leta 2014. V letu 2014, ko je bila namočenost tal bistveno večja, smo opazili da sta obe vrsti v popoldanskem času pokazali statistično značilen dvig vodnega potenciala. Nasprotno smo v letu 2015 pri obeh vrstah v opoldanskem času beležili statistično značilno zmanjšanje vodnega potenciala, pri čemer so takrat rastline malega jesena vodni potencial še bolj zmanjšale in ga nadalje, v popoldanskem času, niso več izboljšale oziroma približale jutranjim vrednostim. Vodni potencial velikega pajesena pa se je nasprotno popoldan bistveno bolj približal vrednostim izmerjenim zjutraj. Na podlagi meritev sklepamo, da je mali jesen bistveno bolj hidrolabilen. Povprečne vrednosti vodnega potenciala so bile v letih 2014 in 2015 v razponu -1,51 MPa do -3,49 MPa, pri velikem pajesenu pa v razponu -1,04 do -1,61 MPa. Mali jesen se je izkazal za bolj občutljivega na sušo, vendar pa na podlagi primerjave med meritvami leta 2014 in 2015 izgleda, da je razlog za majhen vodni potencial pri tej vrsti verjetno tudi v visokih temperaturah listov. Nasprotno primerjava pri velikem pajesenu med meritvami v letih 2014 in 2015 kaže, da suša nima signifikantnih posledic na vrednosti vodnega potenciala oziroma hidratacijo rastline.

Do podobnih zaključkov so prišli tudi Trifilò s sod. (2004), ki so v kontroliranih razmerah sadike izpostavili štirim tipom vodnih režimov. Vodni potencial tal pri rastlinah izpostavljenim najhujši suši je znašal -1,73 MPa. Kljub vodnemu deficitu pa rast sadik velikega pajesena ni bila inhibirana v primerjavi s kontrolo. Izkazalo se je, da sta prevodnost listnih rež in prepustnost korenin pri rastlinah izpostavljenim suši manjša, vodni potencial listov in biomasa korenin pa primerljiva. Ponovna hidratacija je vzpostavila prvotno stanje. Razširjenost velikega pajesena tako bolj definira povprečna letna količina padavin kot pa minimalna mesečna količina padavin (Albright in sod., 2010), kar je verjetno povezano z večmesečno toleranco na sušo (Trifilò in sod., 2004). Tudi Kowarik in Säumel (2007) ugotavljata, da povečanje vodnega stresa sproži postopno zapiranje rež, ki omogoči, da vodni potencial listov ostane nad točko venenja, hidravlična prevodnost korenin pa se zmanjša. Veliki pajesen namreč šele v razmerah kontinuiranega, dolgotrajnega vodnega stresa prične s preusmerjanjem virov v stranske korenine, iz katerih lahko poženejo poganjki, ki nadomestijo primarno rastlino.

Občutljivost malega jesena na sušo so preučevali Nardini in sod. (2003) in prišli do podobnih rezultatov. Transpiracija in prevodnost listov za vodno paro sta bili največji julija in najmanjši septembra, in sicer 3-krat manjši. Vodni potencial listov je bil zaradi velikega hidravličnega upora v rastlini najmanjši septembra (-3,5Mpa), ko je v sredini dneva dosegel točko venenja in se potem popoldan dvignil. Indeks vodnega stresa (WSI), ki je integral izmerjenih vodnih potencialov med zoro in mrakom, se je med majem in julijem

povečal za 50 % (od približno 12 na 18 MPa h), do septembra pa na trikratnik (35 MPa h). Izkazalo se je, da sta vodni potencial lista in hidravlični upor rastline značilno pozitivno korelirana s hidravličnim uporom korenin, kar kaže na to, da je prevodnost korenin glavni dejavnik rastlinske hidravlike in odpornosti na vodni stres.

5.2.1.3 Transpiracija

Rast in produktivnost rastlinskih vrst sta močno odvisni od razpoložljivosti vode. Voda izhlapeva iz celotne zunanje površine rastline in vseh notranjih površin, ki so v stiku z zrakom (Larcher, 2003). Izhlapevanje iz zunanjih površin definirajo krovna tkiva s svojimi diferenciacijami, nadzorovano oddajanje vode pa se vrši skozi listne reže, ki so povezane z notranjimi površinami listov. Kopenske rastline se namreč soočajo z izzivom, kako sprejeti iz ozračja ustrezne količine CO₂, potrebne v procesu fotosinteze, in pri tem omejiti oddajanje vode. Potrebno je torej kontrolirano uravnavanje prevodnosti listnih rež, ki je vedno kompromis, kako zadostiti presnovnim potrebam v okviru fotosintezne vezave atmosferskega ogljika in kako hkrati s primernimi omejitvami transpiracije ohraniti pozitivno vodno bilanco rastline (Hladnik in Vodnik, 2007). Transpiracija skozi listne reže je odvisna od gostote, velikosti in odprtosti listnih rež. Gostota in velikost sta običajno vrstno specifični in se spreminjata skozi daljša časovna obdobja, nasprotno pa se odprtost listnih rež uravnava v rangi minut, zato spremembe v transpiraciji kot funkciji vodnega potenciala v veliki meri odražajo dinamiko stomatarne prevodnosti. Gostota in velikost listnih rež določata maksimalno transpiracijo, minimalno pa vrstno specifično izhlapevanje preko povrhnjice oziroma kutikule (Klein, 2014). Intenzivnost transpiracije pa definirajo tudi zunanji dejavniki; povečuje se z zmanjševanjem zračne vlažnosti, z zviševanjem temperature zraka in prisotnostjo vetra. Povečanje transpiracije pa je lahko tudi posledica segrevanja listne ploskve zaradi velike intenzitete sevanja (Larcher, 2003).

Mali jesen in veliki pajesen se poleg vodnega potenciala najbolj razlikujeta prav v transpiraciji listov. Razlike med vrstama v transpiraciji so bile tekom celega dneva v času obeh meritev statistično značilne z izjemo popoldanske meritve leta 2014. Povprečne vrednosti transpiracije listov so bile obe leti preko celega dne večje pri velikem pajesenu, pri čemer so bile največje vrednosti pri obeh vrstah tako leta 2014 kot 2015 izmerjene zjutraj, ko je bila vlažnost tal največja. Razlika v transpiraciji med jutranjo in opoldansko meritvijo je odražala obseg razlike v vlažnosti tal. Transpiracija pri vsaki od vrst je bila v opoldanskem in popoldanskem času primerljiva, čeprav je pri malem jesenu opaziti rahel dvig, pri velikem pajesenu pa nadaljnje zmanjševanje transpiracije. Pri malem jesenu so bile vrednosti transpiracije izmerjene leta 2015 statistično značilno manjše od tistih beleženih leta 2014.

Regulacija odprtosti listnih rež kot odziv na spremembo vodnega potenciala lista je v določeni meri neposredna (Hladnik in Vodnik, 2007), kar je zlasti vidno pri malem jesenu,

kjer potek transpiracije odraža težnjo sprememb v vodnem potencialu listov. Primerjava transpiracije malega jesena med meritvama leta 2014 in 2015 pokaže, da je intenzivnost zapiranja rež v ekstremnih razmerah suše statistično značilno večja, s čimer rastline omejijo izgube vode. Nasprotno meritve transpiracije pri velikem pajesenu kažejo, da se vrsta na ekstremne razmere suše ne odziva z značilnim zapiranjem listnih rež; transpiracija je bila med obema meritvama primerljiva, kar pa ni vplivalo na padec vodnega potenciala v sušnih razmerah. Sklepamo, da tak odziv velikega pajesena, ki hkrati zmanjšuje stomatarno inhibicijo fotosinteze in bi lahko prispeval h kompetitivni prednosti velikega pajesena na račun večje fotosintezne kapacitete in hitrejše rasti, temelji na že citiranih dognanjih o obsežnosti in učinkovitosti koreninskega sistema (Kowarik in Säumel, 2007; Arnaboldi in sod., 2003; Singh in sod, 1992), ki kompenzira tudi večje izgube vode zaradi večjih listnih rež. Namreč statistično značilno razliko v transpiraciji med vrstama pripisujemo tudi opaženim razlikam v velikosti in gostoti listnih rež.

Hidravlična prevodnost lista je pomembna determinanta izmenjave plinov in fotosintezne aktivnosti, zato so Gortan in sod. (2009) raziskali vpliv razpoložljivosti vode v tleh na prevodnost listov malega jesena. Pri preučevanju rastlin na 21 lokacijah z različno razpoložljivostjo vode so prišli do podobnih ugotovitev. Rastline, ki so rasle v sušnih območjih, so imele manjšo prevodnost listov, manjšo transpiracijo in vodni potencial listov kot rastline, ki so rasle na lokacijah z večjo razpoložljivostjo vode.

Nasprotno pa Trifilò s sod. (2004), kot že navedeno, ugotavljajo, da kljub vodnemu deficitu rast sadik velikega pajesena sicer ni inhibirana, izkazalo pa se je, da sta prevodnost listnih rež in prepustnost korenin pri rastlinah izpostavljenim suši manjša, vodni potencial listov in biomasa korenin pa primerljiva. V okviru naših meritev smo statistično značilno zmanjšanje transpiracije v ekstremnih razmerah suše pri velikem pajesenu zaznali samo zjutraj.

5.2.2 Anatomske in biokemične lastnosti listov

Meritve so pokazale, da se listi malega jesena v povprečju segrejejo nekoliko bolj od listov velikega pajesena. Krošnja malega jesena je namreč gosta in zato ovira kroženje zraka, listi pa so temno zelene barve (Kotar in Brus, 1999). Nasprotno je krošnja velikega pajesena zračna in nepravilne oblike (Kowarik in Säumel, 2007), veliki listi pa kompenzirajo relativno majhno število vej in tako izkoriščajo prostorske danosti (White, 1983). Listi velikega pajesena so tudi svetlejši, po višini pa krošnje izstopajo od okoliške vegetacije.

Navedene značilnosti nakazujejo tudi, da je veliki pajesen izpostavljen večjim intenzitetam sevanja in je nanje prilagojen, kar se odraža tudi v anatomskih in biokemičnih lastnostih listov. Kljub temu, da so odrasle rastline obeh vrst svetloлюбne, rezultati kažejo na

nekatero razlike med njima. Mali jesen je v mladosti ploskocozdržna do plosvetloljubna vrsta, pozneje pa postane glede svetlobe bolj zahteven (Kotar in Brus, 1999), nasprotno so pri velikem pajesenu svetloljubne tudi že kalice (Kowarik, 1995).

Razlike pa obstajajo tudi pri odraslih rastlinah. O fenoloških odzivih odraslih rastlin oziroma listov malega jesena na svetlobno heterogenost habitatov pišeta Kalapos in Csontos (2003), ki sta preučevala razlike pri rastlinah v podrasti nasada črnega bora, v okviru naravne združbe in na strmih travniščih, kjer se v procesu kolonizacije pojavljajo posamezni grmi. Zaradi razlik v svetlobnih razmerah, ki so značilne za naravne habitate malega jesena, je plastičnost v morfologiji in fiziologiji rastlin ključnega pomena za uspešnost vrste v različnih svetlobnih okoljih. Razlika v specifični listni masi (SLM) je bila trikratna in je značilno naraščala med populacijami, pri čemer je bila najmanjša v podrasti in največja pri osamelcih sredi travnika. Povečanje je sovpadalo s povečanjem listne debeline in skupne gostote tkiva. Svetlobne razmere pa so vplivale tudi na dejansko fotokemično učinkovitost in jakost elektronskega transporta, ki sta bili bistveno večji pri osamelcih v primerjavi z rastlinami v podrasti.

Za senčne liste so značilni tanjši, temnejši listi, ki vsebujejo več klorofila. Zanje je značilen tudi večji delež klorofila *b* v razmerju s klorofilom *a* (Boardman, 1977), manj obsežno stebričasto tkivo in veliko medceličnih prostorov (Taiz in Zeiger, 2006). Rezultati meritev kažejo, da se vrsti razlikujeta v vseh navedenih parametrih. Veliki pajesen in mali jesen se statistično značilno razlikujeta v debelini listov, debelini stebričastega in gobastega tkiva in v razmerju med stebričastim in gobastim tkivom, in sicer so povprečne vrednosti vseh parametrov manjše pri malem jesenu, z izjemo debeline gobastega tkiva. Da je veliki pajesen bolj prilagojen velikim intenzitetam sevanja pa potrjuje tudi manjša vsebnost skupnih klorofilov na enoto teže, ki jo potrjuje tudi že omenjena svetlejša barva listov. Vrsti se statistično značilno razlikujeta tudi po vsebnosti klorofila *b*. Obe leti je bila vsebnost klorofila *b* večja v listih malega jesena in razmerje klorofila *a/b* manjše. V okviru ekofizioloških meritev in vzorčenja malega jesena smo obravnavali osončene liste pretežno nameščene na zunanjih delih krošnje, vendar bi bilo potrebno za celostno razumevanje fiziologije vrste dodatno preučiti vse parametre vzdolž svetlobnega gradienta znotraj krošnje.

Antociani spadajo v skupino flavonoidov in so derivati fenolov. Rastlinam dajejo rdečo, rožnato, škrlatno in modro barvo (Taiz in Zeiger, 2006). So antioksidanti, imajo pomembno vlogo pri zaščiti rastline pred UV sevanjem in zavirajo senescenco listov, zlasti v okoljih, kjer primanjkuje nutrientov (Landi in sod., 2015). Velike intenzitete sevanja lahko poškodujejo FS II, zmanjšajo dejansko fotokemično učinkovitost in vezavo ogljikovega dioksida, zato so rastline razvile številne mehanizme zaščite. Antociani absorbirajo presežne količine svetlobe in tako preprečijo poškodbe kloroplastov, ki bi nastale zaradi povečanja oksidacijskega stresa zaradi akumulacije reaktivnih kisikovih

spojin. O zaščitni vlogi antocianov priča tudi dejstvo, da listi z veliko vsebnostjo antocianov pogosto kažejo značilnosti prilagojenosti na senco, kot so tanjša listna ploskev, manjše razmerje klorofila *a/b* (Manetas in sod., 2003), in večja vsebnost klorofila *b* in skupnega klorofila (Hughes in sod., 2008). Tako stanje ugotavljamo tudi pri malem jesenu, kar ponovno odraža prilagojenost malega jesena na relativno bolj senčne razmere.

Flavonoidi, vodotopni fenolovi derivati, ki absorbirajo sevanje v UV delu spektra, imajo pomembno vlogo pri zaščiti rastline pred UV sevanjem. Njihova vsebnost je odvisna od sevalnega okolja (Rozema in sod., 2002). Vsebnost UV absorbirajočih snovi pri obeh vrstah je bila večja med meritvijo leta 2015. Sklepamo, da je razlog v inducirani sintezi zaradi povečanega UV sevanja povezanega z manjšo oblačnostjo v obdobju pred meritvijo.

Specifična listna površina daje informacijo o vložku energije na enoto površine, ki prestreza svetlobo in je kritičen parameter strategije fotosintezne vezave atmosferskega ogljika. Vrste z večjo specifično listno površino imajo večjo donosnost naložbe pri tvorbi listov in večje možnosti za hitro rast, ki lahko v neugodnih razmerah poveča razpoložljivost virov, kot so svetloba, dostopnost hranil ali vlage v tleh (Lake in Leishman, 2004). Pyšek in Richardson (2007) ugotavljata, da velikost specifične listne površine vpliva pozitivno na invazivni potencial tujerodnih vrst in sodi med najtrdnjše indikatorje invazivnosti. Tujerodne invazivne vrste se pogosto pojavljajo na ruderalnih rastiščih, velike vrednosti specifične listne površine pa so značilne prav za hitro rastoče pionirske vrste, ki ne vlagajo energije v dolgotrajne strukture. Tako Lake in Leishman (2004) navajata, da je specifična listna površina invazivnih tujerodnih vrst dosledno večja kot specifična listna površina neinvazivnih eksotičnih in domorodnih vrst, nasprotno pa Pyšek in Richardson (2007) pri primerjavi specifične listne površine znotraj istih rodov ugotavljata, da to velja v večini primerov. V okviru naših meritev se je izkazalo, da razlika med vrstama v specifični listni površini ni statistično značilna, povprečna vrednost pa je v nasprotju s pričakovanim večja pri malem jesenu. Sklepamo, da tak rezultat, upoštevaje, da obe vrsti uvrščamo med pionirske vrste (White, 1983; Kotar in Brus, 1999), ponovno odraža prilagojenost malega jesena na relativno bolj senčne razmere. Večje vrednosti specifične listne površine so namreč značilne za senčne liste (Boardman, 1977; Evans in Poorter, 2001).

Dnevni potek transpiracije izmerjen leta 2014 in 2015 pri obeh vrstah kaže na njeno regulacijo in močan odklon od potencialne transpiracije. Navedeno je značilno za rastline, ki so podvržene omejitvam glede preskrbe z vodo (Larcher, 2003). Zmanjševanje transpiracije je namreč pomemben mehanizem varčevanja z vodo. Transpiracijo pa poleg pomanjkanja vode določajo tudi svetlobne razmere; za sončne liste so značilne večje vrednosti transpiracije (Boardman, 1977). Hitri odzivi na okoljske razmere so mogoči zlasti s stomatarno regulacijo. Vrste, ki rastejo v tleh, kjer primanjkuje vode, razvijejo manjše listne reže, njihova gostota pa je večja (Larcher, 2003). Obratnosorazmerno

povezavo med dolžino in gostoto listnih rež smo potrdili tudi s pomočjo Spearmanovega koeficienta korelacije na celotnem vzorcu 24 dreves velikega pajesena in malega jesena. Tovrstna prilagoditev listov omogoča učinkovitejšo regulacijo transpiracije. Vrste prilagojene na sušne razmere pa imajo lahko tudi debelejšo plast kutikule, bolj kutinizirane stene epidermide in goste laske, ki z ustvarjanjem plasti mirujočega zraka vzdržujejo večjo vlažnost v okolici rež in zmanjšajo izhlapevanje vode s površine rastline (Larcher, 2003). Transpiracijo smo merili na spodnji (abaksialni) strani lističev, zato so na izmerjene vrednosti transpiracije lahko vplivale le strukture na spodnji strani listov.

Rezultati meritev so pokazali, da se veliki pajesen in mali jesen statistično značilno razlikujeta v gostoti in dolžini listnih rež, pri čemer so listne reže pri malem jesenu manjše, hkrati pa je njihova gostota bistveno večja. Poleg tega pa so listi malega jesena sprva tudi zgoraj, kasneje pa le spodaj ob žilah rjasto dlakavi (Brus, 2008) in po videzu tudi bolj voščeni. Navedene značilnosti kažejo na to, da je mali jesen s tega vidika bolje prilagojen na pomanjkanje vode in hitreje regulira izgubo vode s transpiracijo. Med vrstama smo namreč ugotovili tudi statistično značilne razlike v transpiraciji. Povprečne vrednosti transpiracije listov so bile obe leti preko celega dne večje pri velikem pajesenu, zato sklepamo, da so dobljeni rezultati posledica slabše regulacije prevodnosti listnih rež, delno pa odraz že ugotovljene prilagojenosti velikega pajesena na relativno bolj sončne razmere.

5.2.3 Optične lastnosti listov

Sončno sevanje se ob vpadu na listno površino delno odbije, večinoma absorbira in porabi v fotokemičnih procesih, preostanek sevanja pa list prepušča. Rastna oblika (vzorec razrasti) in namestitvev listov pomembno vplivata na sevalne razmere znotraj krošnje in določata gradient svetlobe znotraj rastline. Nanj vpliva tudi stopnja razvoja osnega sistema, starost rastline, tip listov in faza olistanosti. Glede na intenziteto sevanja v krošnji tako ločimo sončne in senčne krošnje. Najbolj notranje liste v sončnih krošnjah doseže v povprečju 10–20 % zunanega sevanja, v senčnih krošnjah pa le 1–3 %. Skozi skorjo vej prodre do lesa le 0,5–2 % zunanega sevanja, in sicer večinoma le sevanje večjih valovnih dolžin (Larcher, 2003).

Odbita svetloba je seštevnik svetlobe, ki se odbije od površine in razpršene svetlobe, ki se odbije iz notranjosti lista. Odbojnost je odvisna od vsebnosti pigmentov, listne površine, vsebnosti vode in strukture listov. Površine prekrte z gostimi dlačicami ali voski odbijajo svetlobo bistveno bolje, prav tako je odboj v vidnem delu spektra večji pri bolj suhih listih (Liew in sod., 2008). V vidnem spektru sevanja listi odbijejo v povprečju 6–10 % vpadne svetlobe, pri čemer je odbojnost zelene svetlobe največja (10–20 %), najmanjša pa odbojnost oranžne in rdeče (3–10 %). Absorpcija svetlobe v vidnem delu spektra je namreč odvisna zlasti od pigmentov v kloroplastih, zato kaže vrhove absorpcije v valovnih dolžinah, ki sovpadajo z maksimalno absorpcijo klorofilov in karotenoidov (modri in rdeči

del spektra). V UV delu spektra rastline odbijejo le majhen del (3 % ali celo manj), v infrardečem pa 70 % ali več (Larcher, 2003). V spektru bližnjih infrardečih valovnih dolžin (NIR) odbojnost določa zlasti struktura listov. Palisadno tkivo usmerja svetlobo proti notranjosti listov, gobasto tkivo, ki ga tvorijo celice različnih oblik med katerimi so večji zračni prostori, pa povzroča zaradi razlike v lomnih količnikih in ekstinkcijskih koeficientih močnejšo notranjo odbojnost, daljšo pot in slabljenje sevanja (t.i. navidezno absorpcijo) (Gates in sod., 1965; Slaton in sod., 2001).

Na presevnost listov vpliva njihova struktura in debelina. Zelo tanki listi lahko presevajo do 40 % vpadnega sevanja, debeli pa so skoraj nepropustni (3 %); povprečno pa okrog 10–20 %. Spektri presevnosti sovpadajo z odbojnostjo in imajo največje vrhove prav tako v pasu zelenih in zlasti bližnjih infrardečih valovnih dolžin (Larcher, 2003).

Zvezno informacijo o odboju oziroma presevanju svetlobe vzdolž izbranega spektra valovnih dolžin imenujemo spektralni podpis. Nove tehnologije, ki uporabljajo kamere in satelite, lahko s pomočjo značilnih spektralnih podpisov, ki odražajo različne stresne dejavnike, služijo kot praktična orodja za daljinsko zaznavanje določenih stresnih stanj (bolezni, suša, povečano UV sevanje, pomanjkanje hranil ...) rastlin še pred izrazitimi vidnimi znaki. Neugodne rastne razmere namreč vplivajo na zgoraj navedene morfološke, fiziološke in biokemijske lastnosti listov, ki definirajo spektralni podpis (Liew in sod., 2008).

Burkholder in sod. (2011) tako poročajo, da se spektralni podpis velikega pajesena od okoliških dreves najbolj loči spomladi, in sicer v pasovih valovnih dolžin 401–431 nm, 1115 nm in 1985–1995 nm.

Namen naših meritev, ki so potekale, ko so bili listi že povsem razviti, je bil ugotoviti, katere lastnosti listov pojasnjujejo večji del variabilnosti v odbojnih in presevnih spektrih listov v območju od 280 do 810 nm. Primerjava listov obeh vrst je pokazala izrazite razlike v njihovi strukturi in tudi v količini pigmentov izraženi na enoto površine.

Statistično značilne razlike v odbojnosti med vrstama smo opazili skoraj v celotnem delu spektra, pri čemer je bila z izjemo zelenega dela spektra odbojnost listov malega jesena večja. Vrsti se najbolj razlikujeta v UV in v bližnjem infrardečem delu spektra. Rezultati redundančne analize pa so pokazali, da je pasove odbojnih spektrov listov moč v 14 % razložiti z debelino gobastega tkiva listov. Sklepamo, da sta razloga za večjo odbojnost pri listih malega jesena, ki kompenzirata sicer pozitiven učinek večje vrednosti skupnih klorofilov, debelejša plast kutikularnih voskov in manjši vodni potencial listov.

V skladu s citirano literaturo spekter presevnosti sovпада s spektrom odboja in ima prav tako vrhova v pasu zelenih in zlasti bližnjih infrardečih valovnih dolžin. Statistično značilnih razlik v presevnosti med vrstama je bistveno manj kot pri odbojnih spektrih. Zlasti se vrsti statistično značilno razlikujeta v bližnjem infrardečem delu spektra. Redundantna analiza kaže, da je pasove presevnih spektrov listov moč v 23 % razložiti z dolžino listnih rež in v 5 % z debelino gobastega tkiva listov. Dolžina listnih rež je v močni negativni korelaciji s presevnim spektrom v barvnem pasu modre. Debelina gobastega tkiva je v močni pozitivni korelaciji s presevnostjo v pasu bližnjega infrardečega dela spektra (NIR). S presevnostjo v barvnem pasu zelene, rumene in rdeče je debelina gobastega tkiva v negativni korelaciji. Celice povrhnjice, z izjemo celic zapiralk, ki tvorita aktivni del listne reže, ne vsebujejo kloroplastov (Liew in sod., 2008), zato sklepamo, da so ugotovljene korelacije pri presevnosti listov posledica absorpcije modre in rdeče svetlobe v celicah listnih rež, ki vsebujejo fotosintezne pigmente.

5.3 OPTIČNE LASTNOSTI SKORJE

Deblo in veje imajo pomembno nosilno, transportno in skladiščno vlogo. Ključna pa je tudi njihova vloga pri vzdrževanju ogljikove bilance v rastlini. Z izjemo redkih vrst se namreč v lesnatih rastlinah pod peridermom, v ostankih primarne skorje in v sekundarni skorji nahaja t. i. klorenhim, ki vsebuje kloroplaste in izrablja interni CO₂ in presevano svetlobo v procesu fotosinteze (Wittmann in sod., 2001). Vsebnost fotosinteznih pigmentov v steblih je ponavadi manjša od tiste v listih (Pearson in Lawrence, 1958; Pfanz in sod., 2002; Pilarski in sod., 2007). Pfanz in sod. (2002) navajajo, da izoliran klorenhim dosega veliko neto fotosintezo, in sicer do 75 % fotosintezne učinkovitosti listov. Kisik, ki nastaja v vejah pa je ključnega pomena pri preprečevanju hipoksije in anoksije znotraj debela in vej.

Ponovna fiksacija internega CO₂ v vejah lahko kompenzira med 65–90 % potencialne izgube ogljika in tako prispeva k pozitivni ogljikovi bilanci v rastlini (Foote in Schaedle, 1976; Wittmann in sod., 2001). Stopnja kompenzacije je večja v zimskih mesecih in odvisna med drugim od temperature zraka, oblačnosti, aktivnosti kambija in z njim povezanimi biokemijskimi lastnostmi tkiv, senčenja okoliških dreves in faze olistanosti. Foote in Schaedle (1976) tako navajata, da olistanost pri trepetliki zmanjša za 70 % količino svetlobe, ki doseže veje v notranjosti krošnje. Temperature pod -3 °C ustavijo fotosintezne procese, pri temperaturi med 5–10 °C pa se lahko v procesu fotoredukcije CO₂ porabi že 89 % ogljikovega dioksida nastalega v procesu celičnega dihanja. Pri preučevanju letnega poteka fotosinteze skorje se je tako izkazalo, da je ta najbolj učinkovita pri zmanjševanju izgub CO₂ na račun dihanja v toplih, sončnih, mesecih, ko drevesa še niso olistana (marca in aprila) (Foote in Schaedle, 1976).

Na količino in spektralni sestav svetlobe, ki doseže klorenhim v vejah, vplivajo tudi debelina in optične lastnosti periderma. Od svetlobnih razmer v vejah je odvisna vsebnost fotosinteznih pigmentov in razmerje klorofila a/b . Zmanjšana transmisija svetlobe v notranjost debla povzroči zmanjšanje tvorbe in postopen razpad fotosinteznih pigmentov v globlje ležečih tkivih (Šircelj in sod., 2012). Presevni spektri skorje so tako vrstno specifični in odvisni od starosti vej ter kažejo, da skozi periderm preseva 5–60 % vpadne svetlobe. Epifitski lišaji vplivajo na presevnost negativno, vlažnost skorje pa pozitivno (Pfanž in sod., 2002).

Fotosintezni pigmenti v skorji vej omogočajo fotosintezo, ki ima pomembno vlogo zlasti v primeru izgube listov, do katere lahko pride zaradi biotskih dejavnikov (obžiranje, napad insektov, fitopatogenih gliv) ali pa abiotskih dejavnikov (močna suša, toča). Tudi pozimi, ko je drevo brez listov, ter v spomladanskem času, ko listi še niso dokončno razviti, in ko je zaloga energije shranjena od prejšnje jeseni že skoraj izčrpana, je zelo pomembna dodatna energija, ki jo prispeva skorja (Pfanž in sod., 2002; Šircelj in sod., 2012).

Namen naših meritev, ki smo jih izvedli v mesecu marcu, je bil ugotoviti, kako količina presevane svetlobe in vsebnost pigmentov vplivata na fotokemično učinkovitost skorje. Ugotovili smo, da se preučevani vrsti statistično značilno razlikujeta po vsebnosti klorofila a , klorofila b in karotenoidov v skorji, pri čemer so bile pri malem jesenu povprečne vrednosti navedenih pigmentov primerljive z vsebnostjo v listih in hkrati bistveno večje kot pri velikem pajesenu. Pri obeh vrstah je bil delež klorofila b v razmerju s klorofilom a večji, razmerje klorofila a/b v skorji pa bistveno manjše kot v listih. Ugotovitve se ujemajo s predhodnimi raziskavami na lesnatih vrstah (Pilarski in sod., 2007) in so posledica oslajljene jakosti sevanja zaradi debeline periderma in manjše gostote klorofila. Podobno kot pri senčnih listih gre za prilagoditev na slabše sevalne razmere.

Statistično značilne razlike v odbojnosti med vrstama smo opazili praktično v celotnem delu spektra, pri čemer je bila odbojnost skorje malega jesena vedno večja. Sklepamo, da je tak rezultat posledica strukture skorje, ki pri malem jesenu ostane gladka vse do starosti 40 let (Kotar in Brus, 1999). Nasprotno ima skorja velikega pajesena plitve razpoke v obliki rombov, kasneje pa se pojavijo belkaste vzdolžne razpoke (Kowarik in Säumel, 2007). Svetloba lahko namreč, poleg direktnega prehajanja skozi periderm, za presevanje izrablja tudi naravne odprtine kot so lenticle in razpoke (Nedoff in sod., 1985; Pfanž in sod., 2002). Predpostavljamo tudi, da mali jesen slabše svetlobne razmere zaradi večje odbojnosti kompenzira s povečano vsebnostjo fotosinteznih pigmentov na enoto površine (Aschan in sod., 2001).

Statistično značilnih razlik v presevnosti med vrstama je manj kot pri odbojnih spektrih, vendar se vrsti statistično značilno razlikujeta skoraj v celotnem delu spektra, ki obsega valovne dolžine od 560–810 nm. Presevnost skorje velikega pajesena je v tem delu vedno

večja od presevnosti skorje malega jesena. Sklepamo, da je razlog v manjši absorpciji vpadne svetlobe, ki je tudi posledica manjše vsebnosti fotosinteznih pigmentov v skorji velikega pajesena. Rezultati redundančne analize so pokazali, da je pasove presevnih spektrov skorje moč v 22 % razložiti z vsebnostjo karotenoidov. Karotenoidi v kloroplastu imajo dvojno vlogo; in sicer odvajajo odvečno svetlobo iz fotosistema, ko je te preveč, ko svetlobe primanjkuje pa jo zbirajo in posredujejo klorofilu (Šircelj, 2007). V skorji je verjetno njihova glavna naloga zbiranje svetlobe. Vsebnost karotenoidov je bila pri malem jesenu značilno večja in zato presevnost v rdečem in rumenem delu spektra višja.

Izmerjene vrednosti potencialne in dejanske fotokemične učinkovitosti dosegajo pri skorji bistveno manjše vrednosti kot pri listih, kar dokazujejo tudi predhodne raziskave (Pfanž in sod., 2002). Vrsti se statistično značilno razlikujeta tako v potencialni kot v dejanski fotokemični učinkovitosti skorje, pri čemer so povprečne vrednosti obeh bistveno večje pri malem jesenu, potencialna fotokemična učinkovitost pa doseže vrednosti primerljive listom v stresnih razmerah. Večjo fotokemično učinkovitost razlagamo z večjo vsebnostjo fotosinteznih pigmentov na enoto površine skorje. Ob hkratnem upoštevanju zelo kompleksne arhitekture osnega sistema in prisotnosti klorenhima tudi v starejših vejah in deblu malega jesena (v nasprotju z velikim pajesenom) lahko sklepamo, da fotosinteza skorje pomembno prispeva k ogljikovi bilanci rastline tekom celega leta, zlasti pa v času, ko je drevo brez listov. Fotosinteza skorje pa je lahko ključna tudi v skrajnih razmerah. V stresnih razmerah, kot je na primer suša ali pomanjkanje dušika, je inhibicija fotosinteze v skorji bistveno manjša kot v listih, zato se njen relativni pomen pri fiksaciji ogljika pomembno poveča (Nilsen, 1992) in kompenzira siceršnje izgube.

6. SKLEPI

Na podlagi meritev v okviru raziskovalne naloge smo v zvezi s postavljenimi hipotezami prišli do naslednjih sklepov:

- H1: *fotokemična učinkovitost velikega pajesena in učinkovitost izrabe vode je v primerjavi z malim jesenom večja tudi v neugodnih sušnih razmerah;*

Fotokemična učinkovitost velikega pajesena je v primerjavi z malim jesenom večja tudi v neugodnih sušnih razmerah in v opoldanskem času poleti.

Rezultati kažejo, da je na skrajne sušne razmere nekoliko bolje prilagojen veliki pajesen, temperaturni stres pa prenašata primerljivo. Iz meritev je razvidno, da je mali jesen ob meritvah v letu 2015 izkoristil manjši delež ekscitacijske energije za fotokemično delo kot veliki pajesen, kar kaže na to, da ga je suša prizadela bolj.

Veliki pajesen je pri gospodarjenju z vodo bolj potraten.

Rezultati kažejo, da se vrsti najbolj razlikujeta v vodnem potencialu listov, ki je bil med obema meritvama v vseh fazah dneva manjši pri malem jesenu. Meritve so pokazale, da skrajne sušne in temperaturne razmere pri velikem pajesenu ne vplivajo značilno na vrednosti vodnega potenciala oziroma hidratacijo rastline, navkljub dejstvu, da so bile povprečne vrednosti transpiracije listov med obema meritvama preko celega dne večje pri velikem pajesenu. Predvidevamo, da tak odziv velikega pajesena temelji na obsežnem in učinkovitem koreninskem sistemu, ki kompenzira tudi večje izgube vode na račun večjih listnih rež.

Na podlagi meritev ugotavljamo, da je mali jesen kljub boljšemu uravnavanju stomatarne transpiracije bistveno bolj hidrolabilen. Povprečne vrednosti vodnega potenciala so bile med meritvama v letih 2014 in 2015 v razponu -1,51 MPa do -3,49 MPa, pri velikem pajesenu pa v razponu -1,04 do -1,61 MPa. Na vodni potencial je vplivala suša, verjetno pa tudi visoke temperature.

- H2: *Tekmovalna prednost in posledično invazivnost velikega pajesena je odvisna od razmer v okolju.*

Na podlagi naših rezultatov sklepamo, da je veliki pajesen v sušnih razmerah bolj konkurenčen, v razmerah povišanih temperatur pa je njegova tekmovalna prednost nekoliko manjša.

- H3: *za veliki pajesen je značilna večja specifična listna površina, zato bolje izrabljuje razpoložljivo svetlobo, kar se še posebej izrazi na presvetlitvah v sestoijih.*

Za veliki pajesen ni značilna večja specifična listna površina. Sklepamo, da se vrsti statistično značilno ne razlikujeta v specifični listni površini, ker gre v obeh primerih za pionirsko, invazivno vrsto s podobno strategijo rasti, pri čemer je veliki pajesen bolj konkurenčen.

Nadalje pa smo ugotovili tudi:

- Veliki pajesen je na sušo bolj prilagojen.

Na podlagi navedenih rezultatov ekofizioloških meritev na listih sklepamo, da je veliki pajesen na sušo bolj prilagojen.

- Morfološke in fiziološke značilnosti velikega pajesena kompenzirajo kasnejše olistanje in krajše obdobje olistanosti.

Učinkovitost koreninskega sistema (Kowarik in Säumel, 2007; Arnaboldi in sod., 2003) omogoča velikemu pajesenu v skrajnih razmerah zmanjšanje stomatarne inhibicije fotosinteze in ohranjanje velikega vodnega potenciala listov. Učinkovit koreninski sistem prispeva, na račun večje fotosintezne kapacitete in hitrejše rasti, k njegovi kompetitivni prednosti.

- Veliki pajesen je izpostavljen večjim intenzitetam sevanja in je nanje bolj prilagojen.

Oblika krošnje in višina dreves določata svetlobno okolje. Kljub temu, da so odrasle rastline obeh vrst svetloлюбne (Kotar in Brus, 1999; Brus, 2008), rezultati kažejo, da je mali jesen zaradi oblike krošnje nekoliko bolj prilagojen na senčne razmere, kar se odraža tudi v anatomskih in biokemijskih lastnostih listov.

- Intenziteta sevanja pozitivno vpliva na sintezo UV absorbirajočih snovi pri obeh vrstah.

Vsebnost UV absorbirajočih snovi pri obeh vrstah je bila večja med meritvijo leta 2015, ko je bila količina sevanja v obdobju pred meritvijo bistveno večja.

- Na podlagi naših rezultatov predvidevamo, da fotosinteza skorje pri malem jesenu pomembno prispeva k ogljikovi bilanci rastline.

Predvidevamo, da fotosinteza skorje prispeva k ogljikovi bilanci tekom celega leta, zlasti pa v času, ko je drevo brez listov. Fotosinteza skorje pa je pomembna tudi v skrajnih razmerah, kot je na primer suša, ko so listne reže zaprte, saj lahko prispeva h kompenzaciji izgub.

7. POVZETEK

7.1 POVZETEK

Invazivne tujerodne vrste spreminjajo procese in dinamike v ekosistemih, ogrožajo biotsko raznovrstnost, so lahko razlog za zdravstvene težave pri ljudeh in povzročajo gospodarsko škodo. Razumevanje razlogov za njihovo uspešno širjenje je ključnega pomena pri nadzoru in zatiranju vrst. Raziskave ekofizioloških odzivov invazivnih tujerodnih in domorodnih vrst so že pokazale nekatere mehanizme, ki pojasnjujejo uspeh invazivnih tujerodnih vrst in učinke na ekosisteme. Razumevanje ekofizioloških odzivov invazivnih tujerodnih vrst, zlasti njihove učinkovitosti izrabe sevanja in vode, pa je ključnega pomena tudi pri napovedovanju njihovega nadaljnjega širjenja, predvsem v luči podnebnih sprememb.

Invazivnost tujerodnih vrst je povezana z njihovimi morfološkimi, biokemijskimi in fiziološkimi lastnostmi ter fenotipsko plastičnostjo odzivov na okoljske razmere. Da bi pojasnili invazivnost velikega pajesena (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) na območju submediterana, smo skušali raziskati pomen različnih strukturnih in funkcionalnih znakov vrste na njen invaziven potencial. V ta namen smo primerjali fiziološke odzive na skrajne razmere, in sicer učinkovitost izrabe svetlobe in vode pri invazivnem velikem pajesenu in domorodnem malem jesenu (*Fraxinus ornus* L.).

Veliki pajesen je domoroden na Kitajskem in v severnem Vietnamu, vendar se v zmernem in sredozemskem podnebnem pasu subspontano razširja tudi na ostalih kontinentih. Veliki pajesen je ena od razmeroma redkih tujerodnih drevesnih vrst, ki se tudi pri nas razširjajo subspontano in ga uvrščamo v skupino invazivnih vrst. Mali jesen je značilna vrsta južnoevropskih termofilnih gozdov na bazični podlagi. Zelo dobro se uveljavlja na skeletnih, plitvih, suhih in revnih tleh, kjer so druge drevesne vrste manj konkurenčne. Na ruderalnih rastiščih v submediteranskem delu Slovenije pogosto najdemo skupaj obe vrsti.

Razmere v času poteka raziskav v letih 2014 in 2015 so bile skrajne. Edini vročinski val v letu 2014 je Slovenijo zajel v prvi polovici junija, prav v času naših meritvev, sicer pa je bilo leto 2014 eno najbolj mokrih let doslej. Meritve v letu 2015 smo nasprotno opravili v toplih in sušnih razmerah. Tako leta 2014 kot 2015 smo merili ob sončnem vremenu, ko je bila relativna zračna vlažnost primerljiva, temperatura pa leta 2014 v povprečju višja.

Ekofiziološke meritve na listih smo opravili na terenu, in sicer dvakrat; na vroč dan, ko je bila vlažnost tal velika in na topel dan v sušnih razmerah. Na vsaki od treh lokacij smo tekom dneva merili trikrat; dopoldan, v opoldanskem času in popoldan. Vzorce za biokemijske in anatomske analize smo nabrali naslednji dan v opoldanskem času, ko so bile vremenske razmere primerljive. Specifično listno površino smo izmerili še isti dan, vzorce za biokemijske analize smo zamrznili in pripravili mikroskopske preparate listov.

Ekofiziološke meritve na skorji smo opravili marca pred olistanjem, ob sončnem vremenu v opoldanskem času. Vzorce za biokemijske analize skorje ter meritve odbojnosti in presevnosti smo nabrali dopoldan, prav tako meseca marca in ob primerljivih vremenskih razmerah. Optične lastnosti smo merili v laboratoriju še isti dan, vzorce za biokemijske analize pa zamrznili za kasnejšo obdelavo.

Primerjali smo ekofiziološke, optične, biokemijske in anatomske lastnosti obeh vrst.

Vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti FS II so bile med obema meritvama tako pri listih velikega pajesena kot malega jesena zjutraj in popoldan v povprečju nad vrednostjo 0,8; v opoldanskem času pa pod to vrednostjo. Statistično značilne razlike med vrstama smo ugotovili med meritvijo leta 2015 v sušnih razmerah, pri čemer so bile vrednosti potencialne fotokemične učinkovitosti večje pri velikem pajesenu. Dejanska fotokemična učinkovitost FS II v listih je bila variabilna, vendar ni nikoli dosegla vrednosti 0,7 ali več in je prav tako kazala opoldansko zmanjšanje. Vrsti sta se najbolj razlikovali v vodnem potencialu in transpiraciji listov. Vodni potencial listov je bil med obema meritvama manjši pri malem jesenu, hkrati pa so bile vrednosti vodnega potenciala listov malega jesena leta 2015 bistveno manjše kot leta 2014. Povprečne vrednosti transpiracije listov so bile med obema meritvama preko celega dne večje pri velikem pajesenu. Pri malem jesenu so bile vrednosti transpiracije izmerjene leta 2015 statistično značilno manjše od tistih beleženih leta 2014.

Veliki pajesen in mali jesen se statistično značilno razlikujeta tudi po vsebnosti klorofila *b* in antocianov v listih. V obeh letih je bila vsebnost omenjenih pigmentov večja v listih malega jesena. Vsebnost UV absorbirajočih snovi pri obeh vrstah je bila večja med meritvijo leta 2015.

Razlika med vrstama v specifični listni površini ni bila statistično značilna. Statistično značilne razlike med vrstama se kažejo v debelini lista, debelini zgornje in spodnje povrhnjice, debelini stebričastega in gobastega tkiva ter v razmerju med slednjima. Vrednosti vseh navedenih parametrov z izjemo debeline gobastega tkiva so v povprečju večje pri velikem pajesenu. Prav tako se vrsti statistično značilno razlikujeta v gostoti listnih rež in dolžini listnih rež, pri čemer so listne reže pri malem jesenu manjše, hkrati pa je njihova gostota bistveno večja.

V okviru meritev na skorji smo ugotovili, da se veliki pajesen in mali jesen statistično značilno razlikujeta v potencialni in dejanski fotokemični učinkovitosti skorje, ki sta večji pri malem jesenu. Preučevani vrsti se statistično značilno razlikujeta tudi po vsebnosti klorofila *a*, klorofila *b* in karotenoidov v skorji, pri čemer so povprečne vrednosti navedenih pigmentov bistveno večje v skorji malega jesena. Vrsti se bistveno bolj razlikujeta v odbojnosti in presevnosti skorje kot listja, kar je povezano tudi z

učinkovitostjo rabe svetlobe in verjetno tudi slabšim ločevanjem vrst na podlagi daljinskega zaznavanja odbite svetlobe.

Rezultati meritev kažejo, da je veliki pajesen na sušo bolj prilagojen. Fotokemična učinkovitost velikega pajesena je v primerjavi z malim jesenom večja tudi v neugodnih sušnih razmerah in v opoldanskem času poleti. Na podlagi meritev ugotavljamo tudi, da je mali jesen kljub boljšemu uravnavanju stomatarne transpiracije bistveno bolj hidrolabilen. V literaturi citirana učinkovitost koreninskega sistema omogoča velikemu pajesenu v ekstremnih razmerah zmanjšanje stomatarne inhibicije fotosinteze in ohranjanje velikega vodnega potenciala listov. Gospodarjenje z vodo je pri velikem pajesenu zato bistveno bolj potratno, obsežen koreninski sistem pa prispeva, na račun večje fotosintezne kapacitete in hitrejše rasti, k njegovi kompetitivni prednosti.

Kljub temu, da so odrasle rastline obeh vrst svetloljubne, meritve anatomske in biokemijske parametров listov kažejo, da je mali jesen zaradi oblike krošnje nekoliko bolj prilagojen na senčne razmere, veliki pajesen pa je na račun višje, zračne krošnje, ki je nepravilne oblike, izpostavljen večjim intenzitetam sevanja in je nanje bolj prilagojen. Za veliki pajesen ni značilna večja specifična listna površina. V obeh primerih gre za pionirsko, invazivno vrsto s podobno strategijo rasti, pri čemer je veliki pajesen bolj agresiven. Na podlagi meritev sklepamo, da tudi razlika v specifični listni površini odraža boljšo prilagojenost malega jesena na relativno bolj senčne razmere. Rezultati meritev kažejo tudi, da pri obeh vrstah intenziteta sevanja pozitivno vpliva na sintezo UV absorbirajočih snovi.

Na podlagi naših rezultatov predvidevamo tudi, da fotosinteza skorje pri malem jesenu pomembno prispeva k ogljikovi bilanci rastline tekom celega leta, zlasti pa v času, ko je drevo brez listov in v ekstremnih razmerah, kot je na primer suša.

7.2 SUMMARY

The introduction of invasive alien species can lead to potentially new, species-specific effects on ecosystem processes. Invasive alien species present a threat to biodiversity, may adversely affect human health and cause economic damage. Understanding the reasons for their successful spreading is crucial in controlling and eradicating these species. The studies of the ecophysiology of alien and native species have already provided some insight into the mechanisms underlying the success of invasive species and their impacts on ecosystems. Understanding the ecophysiological responses of invasive alien species, particularly their effective use of radiation and water, is also crucial in predicting their spatial expansion, especially under changing environmental and climatic conditions.

Invasiveness of alien plants is associated with their morphological, biochemical and physiological traits and plastic responses to environmental conditions. To explain the invasiveness of tree of heaven (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) in the submediterranean part of Slovenia, we investigated the importance of various structural and functional traits of the species to its invasive potential. To this end, we compared the physiological responses to extreme conditions, namely radiation and water use efficiency of the invasive alien tree of heaven and native manna ash (*Fraxinus ornus* L.).

A. altissima is native to China and North Vietnam but has become invasive and developed a secondary range in Europe and on all other continents except Antarctica with a broad latitudinal range from the temperate to meridional zones. It is one of the relatively few non-native tree species in Slovenia that spread into natural and semi-natural habitats and it is classified as an invasive species. *F. ornus* is native to southern Europe and southwestern Asia. It occurs naturally in thermophilic broadleaved and mixed forests on chalk and dolomite substrata. It grows on skeletal, shallow, dry and poor soils where other tree species are less competitive. In the submediterranean part of Slovenia on disturbed sites both species often co-exist.

The weather conditions during the measurements in year 2014 and 2015 were extreme. The only heat wave in 2014 struck Slovenia in the first half of June during our measurements, but otherwise the year 2014 was one of the wettest years so far. On the contrary the measurements in 2015 were carried out in warm and dry (drought) conditions. Both measurements carried out in 2014 and 2015 were conducted under full solar irradiance, with comparable relative humidity but the temperature in 2014 was on average higher.

Field ecophysiological measurements on leaves were conducted twice; on a hot day, when soil moisture was high and on a warm day in dry (drought) conditions. In each of the three study sites diurnal time courses of ecophysiological traits were recorded. The samples for

biochemical and anatomical analyses were collected the next day at midday when weather conditions were comparable. Specific leaf area was measured on the same day, samples for biochemical analysis were frozen and microscope slides prepared for subsequent processing. Ecophysiological measurements on bark were conducted in March before leaf unfolding, in sunny weather at midday. The samples for biochemical analysis of bark and the measurement of optical properties were collected the day before under comparable weather conditions in the morning. Light reflectance and transmittance was measured in the laboratory on the same day, while the samples for biochemical analyses were frozen and analysed later.

To obtain insights into the role of various processes in contributing to variation in performance, we compared the ecophysiological, optical, biochemical and anatomical characteristics of both species.

The maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) measured in *A. altissima* and *F. ornus* leaves was during both measurements in the morning and in the afternoon above 0.8 and showed a midday depression. Statistically significant differences between the two species were found when exposed to drought stress during the measurement in year 2015, where maximum quantum yield values were higher in *A. altissima* leaves. The quantum yield of PS II (Y) was variable but never reached a value of 0.7 and showed a midday depression as well. The studied species varied most in the water potential and transpiration of leaves. Leaf water potential as measured in *F. ornus* was during both measurements lower; yet during the measurement in 2015 leaf water potential of *F. ornus* was significantly lower than in 2014. The average values of leaf transpiration rate were during both measurements throughout the day higher in *A. altissima*. Transpiration rate as recorded for *F. ornus* in 2015 was significantly lower than that recorded during the measurement in 2014.

Statistically significant differences between the two species were found also regarding the chlorophyll *b* and anthocyanins content of the leaves. The contents of chlorophyll *b* and anthocyanins were higher in *F. ornus* during both measurements. The content of UV-absorbing compounds in both species was higher during the measurement in 2015.

Statistical analyses showed no significant difference in specific leaf area between the two species. Statistically significant differences between the two species were recorded in the leaf thickness, upper and lower epidermis thickness, thickness of the palisade and spongy mesophyll tissue and the proportion of the palisade to spongy mesophyll tissues. The values of these parameters with the exception of spongy mesophyll tissue thickness are on average higher in *A. altissima* leaves. The two species significantly differed also in the density and size of leaf stomata, namely, stomata in *F. ornus* are smaller, while their density is significantly higher.

Measurements on the bark proved a statistically significant difference between the two species in maximum quantum yield and quantum yield of PS II. Bark of *F. ornus* had significantly higher Fv/Fm and Y compared to *A. altissima*. On a unit surface area basis, also the chlorophyll *a*, *b* and carotenoid content of *F. ornus* bark was significantly higher compared to *A. altissima*. The variability in the reflectance and transmittance spectra of leaves and bark revealed that the two species differ more in bark optical properties than do in leaves.

The results have shown that *A. altissima* is better adapted to drought in comparison to *F. ornus*. Photochemical efficiency of *A. altissima*, when compared to *F. ornus*, proves to be higher even in drought conditions and during the midday depression. Despite the more effective regulation of stomatal transpiration, *F. ornus* turned out to be much more hydrolabile. The renowned effectiveness of the *A. altissima* root system facilitates the reduction of stomatal inhibition of photosynthesis and the maintenance of high leaf water potential in extreme conditions. *A. altissima* efficiency of water use is hence much lower but compensated by the extensive root system that contributes through a higher photosynthetic capacity and rapid growth to its competitive advantage.

Both species, *A. altissima* and *F. ornus* are classified as a shade-intolerant, early successional species. Nevertheless, measurements of anatomical and biochemical parameters indicate that *F. ornus*, presumably due to the crown architecture, is slightly better adapted to shade conditions. On the contrary, *A. altissima* is at the expense of a higher, sparse and irregular crown shape exposed to higher radiation intensities and is better adapted to strong irradiation. *A. altissima* did not exhibit a higher specific leaf area. We assume the similarity in SLA in both species can be explained with a similar growth strategy. Namely both species are invasive, early successional species, *A. altissima* being more aggressive. The difference in specific leaf area reflects merely the better adaptation of *F. ornus* to relatively more shady conditions. The results also show that in both species the radiation intensity positively affects the synthesis of UV absorbing compounds.

Based on our results we assume also that the bark photosynthesis in *F. ornus* significantly contributes to the carbon balance of plants throughout the year and especially in leafless months and in extreme conditions, such as drought.

8. VIRI

- Abouzid S.F., Ahmed O.M., Ahmed R.R., Mahmoud A.M., Abdella E., Ashour M.B. 2014. Antihyperglycemic effect of crude extracts of some Egyptian plants and algae. *Journal of Medicinal Food*, 17, 3: 400–406
- Affre L., Suehs C.M., Charpentier S., Vilà M., Brundu G., Lambdon P., Traveset A., Hulme P.E. 2010. Consistency in the habitat degree of invasion for three invasive plant species across Mediterranean islands. *Biological Invasions*, 12: 2537–2548
- Ahmed H.M.M., Yeh J.-Y., Tang Y.-C., Cheng W.T.-K., Ou B.-R. 2014. Molecular screening of Chinese medicinal plants for progestogenic and antiprogestogenic activity. *Journal of Biosciences*, 39: 453–461
- Albouchi F., Hassen I., Casabianca H., Hosni K. 2013. Phytochemicals, antioxidant, antimicrobial and phytotoxic activities of *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle leaves. *South African Journal of Botany*, 87: 164–174
- Albright T.P., Chen H., Chen L., Guo Q. 2010. The ecological niche and reciprocal prediction of the disjunct distribution of an invasive species: the example of *Ailanthus altissima*. *Biological Invasions*, 12: 2413–2427
- Almeida M.T., Mouga T., Barracosa P. 1994. The weathering ability of higher plants - The case of *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 33, 4: 333–343
- Alves I.A.B.S., Miranda H.M., Soares L.A.L., Randau K.P. 2014. Review. Simaroubaceae family: botany, chemical composition and biological activities. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 24: 481–501
- Anderson L.A., Harris A., Phillipson J.D. 1983. Production of cytotoxic canthin-6-one alkaloids by *Ailanthus altissima* plant cell cultures. *Journal of Natural Products*, 46, 3: 374–378
- Arnaboldi F., Conedera M., Fonti P. 2003. Caratteristiche anatomiche e auxometriche di *Ailanthus altissima*, Una specie arborea a carattere invasivo. *Sherwood*, 91: 1–6
- ARSO. Agencija Republike Slovenije za okolje.
<http://meteo.arso.gov.si/met/sl/archive/> (7. nov. 2015)
- Aschan G., Wittmann C., Pfanz H. 2001. Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees*, 15, 7: 431–437
- Bae J. 2005. The actual distributing states of fresh wild vegetables in the five-day traditional markets of the southern districts in Korea. *The Korean Society of Community Living Science*, 16, 3: 17–24
- Bais H.P., Vepachedu R., Gilroy S., Callaway R.M., Vivanco J.M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*, 301: 1377–1380
- Ballero M., Ariu A., Falagiani P., Piu G. 2003. Allergy to *Ailanthus altissima* (tree of heaven) pollen. *Allergy*, 58: 532–533
- Bao Z., Nilsen E.T. 2015. Interactions between seedlings of the invasive tree *Ailanthus altissima* and the native tree *Robinia pseudoacacia* under low nutrient conditions. *Journal of Plant Interactions*, 10, 1: 173–184

- Baptista P., Costa A.P., Simõesa R., Amaral M.E. 2014. *Ailanthus altissima*: An alternative fiber source for papermaking. *Industrial Crops and Products*, 52: 32–37
- Bardsley D.K., Edwards-Jones G. 2007. Invasive species policy and climate change: social perceptions of environmental change in the Mediterranean. *Environmental Science & Policy*, 10: 230–242
- Bennett W.O., Paget J.T., Mackenzie D. 2013. Surgery for a tree surgeon? Acute presentation of contact dermatitis due to *Ailanthus altissima*. *Journal of Plastic, Reconstructive & Aesthetic Surgery*, 66: e79–e80
- Bilger W., Schreiber U., Bock M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*, 102, 4: 425–432
- Bisognano J.D., McGrody K.S., Spence A.M. 2005. Myocarditis from the Chinese sumac tree. *Annals of Internal Medicine*, 143, 2: 159
- Bleeker W., Schmitz U., Ristow M. 2007. Interspecific hybridisation between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. *Biological Conservation*, 137, 2: 248–253
- Boardman N.K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 355–377
- Bourke C. 1996. Lack of toxicity of *Ailanthus altissima* (tree-of-heaven) for goats. *Australian Veterinary Journal*, 74, 6: 465
- Brus R. 2008. Dendrologija za gozdarje. Univerzitetni učbenik. 2. natis. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 408 str.
- Brus R. 2012. Drevesa in grmi Jadrana. 1 izd. Ljubljana, Modrijan založba: 623 str.
- Brus R., Dakskobler I. 2001. Neofiti-rastline pritepenke, Visoki pajesen. *Proteus*, 63, 5: 224–228
- Burkholder A., Warner T.A., Culp M., Landenberger R. 2011. Seasonal trends in separability of leaf reflectance spectra for *Ailanthus altissima* and four other tree species. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 77, 8: 793–804
- Bussotti F., Agati G., Desotgiu R., Matteini P., Tani C. 2005. Ozone foliar symptoms in woody plant species assessed with ultrastructural and fluorescence analysis. *New Phytologist*, 166: 941–955
- Caboni P., Ntalli N.G., Aissani N., Cavoški I., Angioni A. 2012. Nematicidal activity of (E,E)-2,4-Decadienal and (E)-2-Decenal from *Ailanthus altissima* against *Meloidogyne javanica*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 60: 1146–1151
- Call L.J., Nilsen E.T. 2005. Analysis of interactions between the invasive tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) and the native black locust (*Robinia pseudoacacia*). *Plant Ecology*, 176: 275–285
- Callaway R.M., Aschehoug E.T. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*, 290: 521–523
- Caruso J. L. 1974. In vitro bud formation in stem segments of *Ailanthus altissima*. *New Phytologist*, 73, 3: 441–443
- Castro-Díez P., González-Muñoz N., Alonso A., Gallardo A., Poorter L. 2009. Effects of exotic invasive trees on nitrogen cycling: a case study in Central Spain. *Biological Invasions*, 11: 1973–1986
- Cegnar T. 2015. Podnebne razmere v Sloveniji leta 2014. *Ujma*, 29: 22–34

- Chang Y.-S., Woo E.-R. 2003. Short communication. Korean medicinal plants inhibiting to Human Immunodeficiency Virus Type 1 (HIV-1) fusion. *Phytotherapy Research*, 17: 426–429
- Chermenskaya T.D., Stepanycheva E.A., Shchenikova A.V., Chakaeva A.Sh. 2010. Insectoacaricidal and deterrent activities of extracts of Kyrgyzstan plants against three agricultural pests. *Industrial Crops and Products*, 32: 157–163
- Chiatante D., Sarnataro M., Fusco S., Di Iorio A., Scippa G.S. 2003. Modification of root morphological parameters and root architecture in seedlings of *Fraxinus ornus* L. and *Spartium junceum* L. growing on slopes. *Plant Biosystems*, 137, 1: 47–55
- Chiatante D., Di Iorio A., Sciandra S., Scippa G.S., Mazzoleni S. 2006. Effect of drought and fire on root development in *Quercus pubescens* Willd. and *Fraxinus ornus* L. seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 56: 190–197
- Clair-Maczulajtys D., Bory G. 1985. Lipids from the glandular trichome of *Ailanthus altissima*. *Phytochemistry*, 24, 7: 1599–1600
- Constán-Nava S., Bonet A., Pastor E., José Lledó M. 2010. Long-term control of the invasive tree *Ailanthus altissima*: Insights from Mediterranean protected forests. *Forest Ecology and Management*, 260: 1058–1064
- Constán-Nava S., Soliveres S., Torices R., Serra L., Bonet A. 2015. Direct and indirect effects of invasion by the alien tree *Ailanthus altissima* on riparian plant communities and ecosystem multifunctionality. *Biological Invasions*, 17: 1095–1108
- Contran N., Paoletti E. 2007. Visible foliar injury and physiological responses to ozone in Italian provenances of *Fraxinus excelsior* and *F. ornus*. Short communication proceedings: Impacts of air pollution and climate change on forest ecosystems, *The Scientific World Journal*, 7, S1: 90–97
- Corbett S.L., Manchester S.R. 2004. Phytogeography and fossil history of *Ailanthus* (Simaroubaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 165, 4: 671–690
- Crespi-Perellino N., Guicciardi A., Malyszko G. 1986. Occurrence of indole alkaloids in *Ailanthus altissima* cell cultures. *Journal of Natural Products*, 49, 6: 1010–1014
- Cui H.-X., Jiang G.-M., Niu S.-L., Jiang C.-D., Liu M.-Z., Yu S.-L., Gao L.-M. 2006. Ecophysiological response of plants to combined pollution from heavy-duty vehicles and industrial emissions in higher humidity. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48, 12: 1391–1400
- Cvek S. 1953. Kakšni naj bodo naši kraški gozdovi? *Gozdarski vestnik*, 11: 295–303
- Dao T.-T., Tran T.-L., Kim J., Nguyen P.-H., Lee E.-H., Park J., Jang I.-S., Oh W.-K. 2012. Terpenylated coumarins as SIRT1 activators isolated from *Ailanthus altissima*. *Journal of Natural Products*, 75: 1332–1338
- Davies P.A. 1937. Leaf arrangements in *Ailanthus altissima*. *American Journal of Botany*, 24, 7: 401–407
- Davis D.D., Orendovici T. 2006. Incidence of ozone symptoms on vegetation within a national wildlife refuge in New Jersey, USA. *Environmental Pollution*, 143: 555–564
- De Feo V., De Martino L., Quaranta E., Pizza C. 2003. Isolation of phytotoxic compounds from tree-of-heaven (*Ailanthus altissima* Swingle). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 51: 1177–1180

- De Feo V., De Martino L., Santoro A., Leone A., Pizza C., Franceschelli S., Pascale M. 2005. Antiproliferative effects of tree-of-heaven (*Ailanthus altissima* Swingle). *Phytotherapy Research*, 19: 226–230
- De Feo V., Mancini E., Voto E., Curini M., Digilio M.C. 2009. Bioassay-oriented isolation of an insecticide from *Ailanthus altissima*. *Journal of Plant Interactions*, 4, 2: 119–123
- De Micco V., Aronne G., Baas P. 2008. Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees*, 22: 643–655
- Demirözer O., Bilginturan S. 2014. First report of *Psyllopsis repens* Loginova, 1963 (Hemiptera: Psylloidea) from Isparta, Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 38: 522–524
- Dimitrijević M., Karamata S., Sikošek B., Veselinović D. 1973. Osnovna geološka karta, L33-78 Gorica. Beograd, Zvezni geološki zavod: 50 str.
- Ding J., Wu Y., Zheng H., Fu W., Reardon R., Liu M. 2006. Assessing potential biological control of the invasive plant, tree-of-heaven, *Ailanthus altissima*. *Biocontrol Science and Technology*, 16, 6: 547–566
- Djukić M., Djunisijević-Bojović D., Pavlović P., Mitrović M., Grbić M., Skočajić D., Lukić S. 2014. Influence of Fe nutrition on photosynthesis in Pb treated *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle seedlings. *Polish Journal of Environmental Studies*, 33, 5: 1565–1571
- Dommée B., Geslot A., Thompson J.D., Reille M., Denelle N. 1999. Androdioecy in the entomophilous tree *Fraxinus ornus* (Oleaceae). *New Phytologist*, 143: 419–426
- Draghici C., Abrudan I.V. 2011. The effect of different stratification conditions on the germination of *Fraxinus angustifolia* Vahl. and *F. ornus* L. seeds. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 39, 1: 283–287
- Dumont D.J. 1992. The ash tree in indo-european culture. *Mankind Quarterly*, 32, 4: 323–336
- Dunisijević Bojović D., Đukić M., Maksimović V., Skočajić D., Suručić L. 2012. The effects of iron deficiency on lead accumulation in *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle seedlings. *Journal of Environmental Quality*, 41: 1517–1524
- El Ayeb-Zakhama A., Ben Salem S., Sakka-Rouis L., Flamini G., Ben Jannet H., Harzallah-Skhiri F. 2014. Chemical composition and phytotoxic effects of essential oils obtained from *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle cultivated in Tunisia. *Chemistry & Biodiversity*, 11: 1216–1227
- Evans J.R., Poorter H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24: 755–767
- Facelli J.M. 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology*, 75, 6: 1727–1735
- Feret P.P. 1985. *Ailanthus*: variation, cultivation and frustration. *Journal of Arboriculture*, 11, 12: 361–368
- Ferreira P.J.T., Gamelas J.A.F., Carvalho M.G.V.S., Duarte G.V., Canhoto J.M.P.L., Passas R. 2013. Evaluation of the papermaking potential of *Ailanthus altissima*. *Industrial Crops and Products*, 42: 538–542

- Filippin L., de Pra V., Zottini M., Borgo M., Angelini E. 2011. Nucleotide sequencing of imp gene in phytoplasmas associated to 'flavescence dorée' from *Ailanthus altissima*. Bulletin of Insectology, 64 (Supplement): S49–S50
- Filippou P., Bouchagier P., Skotti E., Fotopoulos V. 2014. Proline and reactive oxygen/nitrogen species metabolism is involved in the tolerant response of the invasive plant species *Ailanthus altissima* to drought and salinity. Environmental and Experimental Botany, 97: 1–10
- Fini A., Guidi L., Ferrini F., Brunetti C., Di Ferdinando M., Biricolti S., Pollastri S., Calamai L., Tattini M. 2012. Drought stress has contrasting effects on antioxidant enzymes activity and phenylpropanoid biosynthesis in *Fraxinus ornus* leaves: An excess light stress affair? Journal of Plant Physiology, 169: 929–939
- Fini A., Ferrini F., Di Ferdinando M., Brunetti C., Giordano C., Gerini F., Tattini M. 2014. Acclimation to partial shading or full sunlight determines the performance of container-grown *Fraxinus ornus* to subsequent drought stress. Urban Forestry & Urban Greening, 13: 63–70
- Fiori J., Serra G., Sabatini A.G. 2000. Dextrins HPLC analysis in *Metcalfa pruinosa* (Say) honeydew. Industrie Alimentari, 39, 391: 463–466
- Foot K.C., Schaedle M. 1976. Diurnal and seasonal patterns of photosynthesis and respiration by stems of *Populus tremuloides* Michx.. Plant Physiology, 58: 651–655
- Fotiadis G., Kyriazopoulos A.P., Fraggakis I. 2011. The behaviour of *Ailanthus altissima* weed and its effects on natural ecosystems. Journal of Environmental Biology, 32: 801–806
- Furuno T., Naora H., Murae T., Hirota H., Tsuyuki T., Takahashi T., Itai A., Iitaka Y., Matsushita K. 1981. Structure of Shinjulactone B, a new bitter principle from *Ailanthus altissima*. Chemistry Letters, 12: 1797–1798
- Furuno T., Ishibashi M., Naora H., Murae T., Hirota H., Tsuyuki T., Takahashi T., Itai A., Iitaka Y. 1984. Structure determination of bitter principles of *Ailanthus altissima*. Structures of Shinjulactones B, D, and E. Bulletin of the Chemical Society of Japan, 57, 9: 2484–2489
- Gates D.M., Keegan H.J., Schleter J.C., Weidner V.R. 1965. Spectral properties of plants. Applied Optics, 4, 1: 11–20
- Gatti E. 2008. Micropropagation of *Ailanthus altissima* and in vitro heavy metal tolerance. Biologia Plantarum, 52, 1: 146–148
- Giovanetti M., Aronne G. 2011. Honey bee interest in flowers with anemophilous characteristics: first notes on handling time and routine on *Fraxinus ornus* and *Castanea sativa*. Bulletin of Insectology, 64, 1: 77–82
- Gómez-Aparicio L., Canham C.D. 2008a. Neighborhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests. Journal of Ecology, 96: 447–458
- Gómez-Aparicio L., Canham C.D. 2008b. Neighborhood models of the effects of invasive tree species on ecosystem processes. Ecological Monographs, 78, 1: 69–86
- González-Muñoz N., Castro-Díez P., Fierro-Brunnenmeister N. 2011. Establishment success of coexisting native and exotic trees under an experimental gradient of irradiance and soil moisture. Environmental Management, 48: 764–773

- González-Muñoz N., Castro-Díez P., Parker I.M. 2013. Differences in nitrogen use strategies between native and exotic tree species: predicting impacts on invaded ecosystems. *Plant and Soil*, 363: 319–329
- González-Muñoz N., Linares J.C., Castro-Díez P., Sass-Klaassen U. 2015. Contrasting secondary growth and water-use efficiency patterns in native and exotic trees co-occurring in inner Spain riparian forests. *Forest Systems*, 24, 1, e017: 10 str.
- Gortan E., Nardini A., Gascó A., Salleo S. 2009. The hydraulic conductance of *Fraxinus ornus* leaves is constrained by soil water availability and coordinated with gas exchange rates. *Tree Physiology*, 29: 529–539
- Gravano E., Ferretti M., Bussotti F., Grossoni P. 1999. Foliar symptoms and growth reduction of *Ailanthus altissima* Desf. in an area with high ozone and acidic deposition in Italy. *Water, Air, and Soil Pollution*, 116: 267–272
- Gravano E., Giulietti V., Desotgiu R., Bussotti F., Grossoni P., Gerosa G., Tani C. 2003. Foliar response of an *Ailanthus altissima* clone in two sites with different levels of ozone-pollution. *Environmental Pollution*, 121: 137–146
- Greer G., Aldrich P.R. 2005. Genetics and biochemical variation of US *Ailanthus altissima* populations: A preliminary discussion of a research plan. V: Proceedings of the 16th US Department of Agriculture Interagency Research Forum on Gypsy Moth and other Invasive Species, 2005 GTR-NE-337: 29–30
- Gu X., Fang C., Yang G., Xie Y., Nong X., Zhu J., Wang S., Peng X., Yan Q. 2014. Acaricidal properties of an *Ailanthus altissima* bark extract against *Psoroptes cuniculi* and *Sarcoptes scabiei* var. *cuniculi* in vitro. *Experimental and Applied Acarology*, 62: 225–232
- Guarrera P.M. 1999. Traditional antihelmintic, antiparasitic and repellent uses of plants in Central Italy. *Journal of Ethnopharmacology*, 68: 183–192
- Guerra F., Galán Carmen C., Daza J.C., Miguel R., Moreno C., González J., Domínguez E. 1995. Study of sensitivity to the pollen of *Fraxinus* spp. (Oleaceae) in Cordoba, Spain. *Journal of Investigational Allergology and Clinical Immunology*, 5, 3: 166–170
- Gutiérrez-López M., Ranera E., Novo M., Fernández R., Trigo D. 2014. Does the invasion of the exotic tree *Ailanthus altissima* affect the soil arthropod community? The case of a riparian forest of the Henares River (Madrid). *European Journal of Soil Biology*, 62: 39–48
- Gutte P., Klotz S., Lahr C., Trefflich A. 1987. *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle: eine vergleichend pflanzengeographische Studie. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 22, 3: 241–262
- Hamerlynck E.P. 2001. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange responses to irradiance of tree of heaven (*Ailanthus altissima*) in contrasting urban environments. *Photosynthetica*, 39, 1: 79–86
- Hamilton M.A., Murray B.R., Cadotte M.W., Hose G.C., Baker A.C., Harris C.J., Licari D. 2005. Life-history correlates of plant invasiveness at regional and continental scales. *Ecology Letters*, 8: 1066–1074
- Harris P.T., Cannon G.H., Smith N.E., Muth N.Z. 2013. Assessment of plant community restoration following tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) control by *Verticillium albo-atrum*. *Biological Invasions*, 15: 1887–1893

- Heisey R.M. 1990a. Allelopathic and herbicidal effects of extracts from tree of heaven (*Ailanthus altissima*). *American Journal of Botany*, 77, 5: 662–670
- Heisey R.M. 1990b. Evidence for allelopathy by tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*). *Journal of Chemical Ecology*, 16, 6: 2039–2055
- Heisey R.M. 1996. Identification of an allelopathic compound from *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae) and characterization of its herbicidal activity. *American Journal of Botany*, 83, 2: 192–200
- Heisey R.M. 1997. Allelopathy and the secret life of *Ailanthus altissima*. *Arnoldia*, 57, 3: 28–36
- Heisey R.M., Heisey T.K. 2003. Herbicidal effects under field conditions of *Ailanthus altissima* bark extract, which contains ailanthone. *Plant and Soil*, 256: 85–99
- Herrick N.J., McAvoy T.J., Snyder A.L., Salom S.M., Kok L.T. 2012. Host-range testing of *Eucryptorrhynchus brandti* (Coleoptera: Curculionidae), a candidate for biological control of tree-of-heaven, *Ailanthus altissima*. *Environmental Entomology*, 41, 1: 118–124
- Heuertz M., Carnevale S., Fineschi S., Sebastiani F., Hausman J.F., Paule L., Vendramin G.G. 2006. Chloroplast DNA phylogeography of European ashes, *Fraxinus* sp. (Oleaceae): roles of hybridization and life history traits. *Molecular Ecology*, 15: 2131–2140
- Hinsinger D.D., Basak J., Gaudeul M., Cruaud C., Bertolino P., Frascaria-Lacoste N., Bousquet J. 2013. The phylogeny and biogeographic history of ashes (*Fraxinus*, Oleaceae) highlight the roles of migration and vicariance in the diversification of temperate trees. *PLoS ONE*, 8, 11, e80431: 1–14
- Hladnik J., Vodnik D. 2007. Regulacija prevodnosti listnih rež. *Acta agriculturae Slovenica*, 89: 147–157
- Hong Z.-L., Xiong J., Wub S.-B., Zhu J.-J., Hong J.-L., Zhao Y., Xia G., Hu J.-F. 2013. Tetracyclic triterpenoids and terpenylated coumarins from the bark of *Ailanthus altissima* («tree of heaven»). *Phytochemistry*, 86: 159–167
- Hu S.Y. 1979. *Ailanthus*. *Arnoldia*, 39: 29–50
- Hu Y., Wang D., Wei L., Zhang X., Song B. 2014. Bioaccumulation of heavy metals in plant leaves from Yan'an city of the Loess Plateau, China. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 110: 82–88
- Huebner C.D., McQuattie C., Rebbeck J. 2007. Mycorrhizal associations in *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae) from forested and non-forested sites. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 134, 1: 27–33
- Hughes N.M., Vogelmann T.C., Smith W.K. 2008. Optical effects of abaxial anthocyanin on absorption of red wavelengths by understorey species: revisiting the back-scatter hypothesis. *Journal of Experimental Botany*, 59, 12: 3435–3442
- Huo Q., Gu X.M., Lin Q. 2011. Study on antiinflammatory effects of *Ailanthus altissima* leaves extract. *Asian Journal of Chemistry*, 23, 10: 4707–4708
- Huo Q., Shao J., Lin Q. 2012. Study on the antibacterial and bactericidal effects of *Ailanthus altissima* leaves extract. *Asian Journal of Chemistry*, 24, 8: 3545–3547
- Hwang S.W., Lee J.R., Lee J., Kwon H.S., Yang M.S., Park K.H. 2005. New coumarins from the *Ailanthus altissima*. *e-Journal Heterocycles*, 65, 8: 1963–1966

- Hwang Y.-J., Woo H.-I., Kim I., Park D.-S., Kim J., Om A.-S., Hwang K.-A. 2011. Effect of apoptosis induction of *Ailanthus altissima* on human lung carcinoma cells. *Journal of Agriculture & Life Science*, 45, 5: 91–96
- Hwang S.W., Lee J., Shin J.-S., Lee J.Y., Lee K.-T., Jang D.S. 2012. Inhibitory effects of phenylpropanoids isolated from the bark of *Ailanthus altissima* on COX-2 activity. *Bulletin of the Korean Chemical Society*, 33, 8: 2759–2761
- Idolo M., Motti R., Mazzoleni S. 2010. Ethnobotanical and phytomedicinal knowledge in a long-history protected area, the Abruzzo, Lazio and Molise National Park (Italian Apennines). *Journal of Ethnopharmacology*, 127: 379–395
- Illick J.S., Brouse E.F. 1926. The *Ailanthus* tree in Pennsylvania. *Pennsylvania Department of Forestry and Water Bulletin*, 38: 1–29
- Iossifova T., Mikhova B., Kostova I. 1993. A secoiridoid glucoside and a phenolic compound from *Fraxinus ornus* bark. *Phytochemistry*, 34, 5: 1373–1376
- Iossifova T., Kostova I., Evstatiev L.N. 1997. Secoiridoids and hydroxycoumarins in Bulgarian *Fraxinus* Species. *Biochemical Systematics and Ecology*, 25, 3: 271–274
- Iossifova T., Vogler B., Kostova I. 1998. Secoiridoid glucosides from *Fraxinus ornus* bark. *Phytochemistry*, 49, 5: 1329–1332
- Iossifova T., Vogler B., Klaiber I., Kostova I., Kraus W. 1999. Caffeic acid esters of phenylethanoid glycosides from *Fraxinus ornus* bark. *Phytochemistry*, 50: 297–301
- Iossifova T., Vogler B., Kostova I. 2002. Escuside, a new coumarin-secoiridoid from *Fraxinus ornus* bark. *Fitoterapia*, 73: 386–389
- Ishibashi M., Murae T., Hirota H., Naora H., Tsuyuki T., Takahashi T., Itai A., Iitaka Y. 1981. Shinjudilactone, a new bitter principle from *Ailanthus altissima* Swingle. *Chemistry Letters*, 11: 1597–1598
- Ishibashi M., Furuno T., Tsuyuki T., Takahashi T., Matsushita K. 1983. Structures of Shinjulactones D and E, new bitter principles of *Ailanthus altissima* Swingle. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, 31, 6: 2179–2182
- Ishibashi M., Yoshimura S., Tsuyuki T., Takahashi T., Matsushita K. 1984a. Shinjulactones G and H, new bitter principles of *Ailanthus altissima* Swingle. *Bulletin of the Chemical Society of Japan*, 57: 2013–2014
- Ishibashi M., Yoshimura S., Tsuyuki T., Takahashi T., Itai A., Iitaka Y. 1984b. Structure determination of bitter principles of *Ailanthus altissima*. Structures of Shinjulactones F, I, J and K. *Bulletin of the Chemical Society of Japan*, 57: 2885–2892
- Ishibashi M., Yoshimura S., Tsuyuki T., Takahashi T., Itai A., Iitaka Y., Matsushita K. 1984c. Shinjulactone F, a new bitter principle with a 5 β H-picrosane skeleton from *Ailanthus altissima* Swingle. *Chemistry Letters*, 4: 555–556
- Ishibashi M., Tsuyuki T., Takahashi T. 1985. Structure determination of a new bitter principle, Shinjulactone L, from *Ailanthus altissima*. *Bulletin of the Chemical Society of Japan*, 58: 2723–2724
- Jeglič C. 1948. Kako prepoznamo golo drevje, Navodila za morfološko opazovanje listovcev v zimski prirodi. Ljubljana, Državna založba Slovenije: 77 str.
- Jin M., Bae K., Chang H.W., Son J.K. 2009. Anti-inflammatory compounds from the leaves of *Ailanthus altissima*. *Biomolecules & Therapeutics*, 17, 1: 86–91
- Jogan N. 2000. Neofiti – rastline pritepenke. *Proteus*, 63, 1: 31–36

- Jogan N., Bačič M., Strgulc Krajšek S. 2012. Tujerodne in invazivne rastline v Sloveniji. V: CRP Neobiota Slovenije, končno poročilo. Jogan N., Bačič M., Strgulc Krajšek S. (ur.). Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo: 161–182
- Kalapos T., Csontos P. 2003. Variation in leaf structure and function of the Mediterranean tree *Fraxinus ornus* L. growing in ecologically contrasting habitats at the margin of its range. *Plant Biosystems*, 137, 1: 73–82
- Kang T.-H., Choi I.-Y., Kim S.-J., Moon P.-D., Seo J.-U., Kim J.-J., An N.-H., Kim S.-H., Kim M.-H., Um J.-Y., Hong S.-H., Kim H.-M., Jeong H.-J. 2010. *Ailanthus altissima* Swingle has anti-anaphylactic effect and inhibits inflammatory cytokine expression via suppression of nuclear factor-kappaB activation. *In Vitro Cellular & Developmental Biology - Animal*, 46: 72–81
- Kaproth M.A., McGraw J.B. 2008. Seed viability and dispersal of the wind-dispersed invasive *Ailanthus altissima* in aqueous environments, *Forest Science*, 54, 5: 490–496
- Kasson M.T., Davis D.D. 2011. Risk analysis for *Verticillium albo-atrum* isolate PSU 140, causal agent of *Verticillium* wilt of tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*). *Phytopathology*, 101, 6S, S89
- Kasson M.T., Short D.P.G., O'Neal E.S., Subbarao K.V., Davis D.D. 2014. Comparative pathogenicity, biocontrol efficacy, and multilocus sequence typing of *Verticillium nonalfalfae* from the invasive *Ailanthus altissima* and other hosts. *Ecology and Epidemiology*, 104, 3: 282–292
- Khalil R.A., Mészáros E., Grønli M.G., Várhegyi G., Mohai I., Marosvölgyi B., Hustad J.E. 2008. Thermal analysis of energy crops Part I: The applicability of a macro-thermobalance for biomass studies. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 81: 52–59
- Kim K.-W., Baek J.-K., Jang Y.-W., Kum E.-J., Kwon Y.-S., Kim H.-J., Sohn H.-Y. 2005. Screening of antibacterial agent against *Streptococcus mutans* from natural and medicinal plants. *Journal of Life Science*, 15, 5: 712–725
- Kim H.M., Kim S.J., Kim H.-Y., Ryu B., Kwak H., Hur J., Choi J.-H., Jang D.S. 2015. Constituents of the stem barks of *Ailanthus altissima* and their potential to inhibit LPS-induced nitric oxide production. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, 25: 1017–1020
- Klein T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28: 1313–1320
- Kloeppel B.D., Abrams M.D. 1995. Ecophysiological attributes of the native *Acer saccharum* and the exotic *Acer platanoides* in urban oak forests in Pennsylvania, USA. *Tree Physiology*, 15: 739–746
- Kok L.T., Salom S.M., Yan S., Herrick N.J., McAvoy T.J. 2008. Quarantine evaluation of *Eucryptorrhynchus brandti* (Harold) (Coleoptera: Curculionidae), a potential biological control agent of tree of heaven, *Ailanthus altissima*, in Virginia, USA. V: Proceedings of the XII International Symposium on Biological Control of Weeds. Julien M.H., Sforza R., Bon M.C., Evans H.C., Hatcher P.E., Hinz H.L., Rector B.G. (eds.). CAB International, Wallingford, United Kingdom: 292–300

- Kostel-Hughes F., Young T.P., Wehr J.D. 2005. Effects of leaf litter depth on the emergence and seedling growth of deciduous forest tree species in relation to seed size. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 132, 1: 50–61
- Kostova I. 2001. Review, *Fraxinus ornus* L. *Fitoterapia*, 72: 471–480
- Kostova I., Iossifova T. 2007. Chemical components of *Fraxinus* species. *Fitoterapia*, 78: 85–106
- Kotar M., Brus R. 1999. Naše drevesne vrste. Ljubljana, Slovenska matica: 320 str.
- Kowarik I. 1995. Clonal growth in *Ailanthus altissima* on a natural site in West Virginia. *Journal of Vegetation Science*, 6: 853–856
- Kowarik I., Säumel I. 2007. Biological flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8: 207–237
- Kowarik I., Säumel I. 2008. Water dispersal as an additional pathway to invasions by the primarily wind-dispersed tree *Ailanthus altissima*. *Plant Ecology*, 198: 241–252
- Kubota K., Fukamiya N., Hamada T., Okano M., Tagahara K., Lee K.H. 1996. Two new quassinoids, ailantinols A and B and related compounds from *Ailanthus altissima*. *Journal of Natural Products*, 59: 683–686
- Kubota K., Fukamiya N., Tokuda H., Nishino H., Tagahara K., Lee K.H., Okano M. 1997. Quassinoids as inhibitors of Epstein-Barr virus early antigen activation. *Cancer Letters*, 113: 165–168
- Kundu P., Laskar S. 2010. A brief resume on the genus *Ailanthus*: chemical and pharmacological aspects. *Phytochemistry Reviews*, 9: 379–412
- Kutnar L. 2012. Tujerodne in invazivne vrste v gozdu s poudarkom na drevesnih vrstah. V: CRP Neobiota Slovenije, končno poročilo. Jogan N., Bačič M., Strgulc Krajšek S. (ur.). Oddelek za biologijo, BF, UL, Ljubljana: 70–97
- Kutnar L., Pisek R. 2013. Tujerodne in invazivne drevesne vrste v gozdovih Slovenije. *Gozdarski vestnik*, 71, 9: 402–417
- Lake J.C., Leishman M.R. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation*, 117: 215–226
- Landenberger R.E., Kota N.L., McGraw J.B. 2007. Seed dispersal of the non-native invasive tree *Ailanthus altissima* into contrasting environments, *Plant Ecology*, 192: 55–70
- Landi M., Tattini M., Gould K.S. 2015. Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. *Environmental and Experimental Botany*, 119: 4–17
- Larcher W. 2003. *Physiological plant ecology, Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4th edition. Berlin Heidelberg New York, Springer-Verlag: 513 str.
- Lawlor D.W., Cornic G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environment*, 25: 275–294
- Lawrence J.G., Colwell A., Sexton O.J. 1991. The ecological impact of allelopathy in *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae). *American Journal of Botany*, 78, 7: 948–958
- Lee J.-C., Oh C.-Y., Han S.-H., Kim P.-G. 2006. Photosynthetic inhibition in leaves of *Ailanthus altissima* under O₃ fumigation. *Journal of Ecology and Field Biology*, 29, 1: 41–47

- Lee Y.M., Kim Y.S., Kim J.H., Kim J.S. 2011. Screening of Korean herbal medicines with inhibitory effect on aldose reductase (VI). *Korean Journal of Pharmacognosy*, 42, 4: 371–378
- Lee M.-K., Kim S.-Y., Park J.-H., Lee D.-G., Lee D.-Y., Kim G.-S., Kim Y.-B., Han D.-S., Lee C.-H., Baek N.-I. 2013. Flavonoids from the leaves of *Ailanthus altissima* Swingle and their antioxidant activity. *Journal of Applied Biological Chemistry*, 56, 4: 213–217
- Lewis K., McCarthy B. 2008. Nontarget tree mortality after tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) injection with Imazapyr. *Northern Journal of Applied Forestry*, 25, 2: 66–72
- Liew O.W., Chong P.C.J., Li B., Asundi A.K. 2008. Signature optical cues: emerging technologies for monitoring plant health. *Sensors*, 8: 3205–3239
- Lu J., Wu S. 2010. Bioactivity of essential oil from *Ailanthus altissima* bark against 4 major stored-grain insects. *African Journal of Microbiology Research*, 4, 3: 154–157
- Luís Â., Gil N., Amaral M.E., Domingues F., Duarte A.P. 2012. *Ailanthus altissima* (Miller) Swingle: A source of bioactive compounds with antioxidant activity. *BioResources*, 7, 2: 2105–2120
- Lukić D., Karadžić D., Radovanović M., Milenković M., Gajić M., Milanović S., Kovačević-Majkić J. 2012. The influence of chemical characteristics of precipitation on tree health in Banjica forest (Belgrade, Serbia). *Archives of Biological Science, Belgrade*, 64, 3: 1217–1225
- Macías F.A., Molinillo J.M.G., Varela R.M., Galindo J.C.G. 2007. Review, Allelopathy—a natural alternative for weed control. *Pest Management Science*, 63: 327–348
- Maillard D., Casanova J.B., Gaillard J.M. 1995. Impact of feeding habits of Corsican red deer (*Cervus elaphus corsicanus*) on vegetation at Quenza Park in Corsica. *Mammalia*, 59, 3: 363–372
- Majd A., Rezanejad F., Irian S., Mousavi F. 2013. Hypersensitivity to *Ailanthus altissima* (tree of heaven) pollen: identification of a major IgE-binding component. *Aerobiologia*, 29: 407–412
- Manetas Y., Petropoulou Y., Psaras G.K., Drinia A. 2003. Exposed red (anthocyanine) leaves of *Quercus coccifera* display shade characteristics. *Functional Plant Biology*, 30, 3: 265–270
- Maringer J., Wohlgemuth T., Neff C., Pezzatti G.B., Conedera M. 2012. Post-fire spread of alien plant species in a mixed broad-leaved forest of the Insubric region. *Flora*, 207: 19–29
- Marinova E.M., Yanishlieva N.V.I., Kostova I.N. 1994. Antioxidative action of the ethanolic extract and some hydroxycoumarins of *Fraxinus-ornus* bark. *Food Chemistry*, 51, 2: 125–132
- Marshall P.E., Furniert G.R. 1981. Growth responses of *Ailanthus altissima* seedlings to SO₂. *Environmental Pollution (Series A)*, 25: 149–153
- Martinčič A., Wraber T., Jogan N., Podobnik A., Turk B., Vreš B. 2007. Mala flora Slovenije, Ključ za določanje praprotnic in semenk. 4. izd. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 968 str.
- Mastelić J., Jerković I. 2002. Volatile constituents from the leaves of young and old *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle tree. *Croatica Chemica Acta*, 75, 1: 189–197

- Maxwell K., Johnson G.N. 2000. Review article, Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 345: 659–668
- Mcalpine K.G., Jesson L.K., Kubien D.S. 2008. Photosynthesis and water-use efficiency: A comparison between invasive (exotic) and non-invasive (native) species. *Austral Ecology*, 33: 10–19
- Meloche C., Murphy S.D. 2006. Managing tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) in parks and protected areas: A case study of Rondeau Provincial Park (Ontario, Canada). *Environmental Management*, 37, 6: 764–772
- Miao X., Chen H., Lang Q., Bi Z., Zheng X., Pu J. 2014. Characterization of *Ailanthus altissima* veneer modified by urea-formaldehyde pre-polymer with compression drying. *BioResources*, 9, 4: 5928–5939
- MAIPC: Mid-Atlantic Invasive Plant Council. 2014. Biological Control Work Group: 16 str. http://www.maipc.org/Workshop2014/MAIPC_BiocontrolWG_July2014.pdf (9. maj 2015)
- Mihoc C., Bostan C., Ţenche Constantinescu A.M., Borlea F. 2015. The influence of *Ailanthus altissima* (P. Mill.) secondary metabolites on biodiversity in natural ecosystems. *Journal of Biotechnology, Abstracts*, 208: S110
- Moore J.E., Lacey E.P. 2009. A comparison of germination and early growth of four early successional tree species of the Southeastern United States in different soil and water regimes. *American Midland Naturalist*, 162, 2: 388–394
- Moser B.R., Vaughn S.F. 2012. Efficacy of fatty acid profile as a tool for screening feedstocks for biodiesel production. *Biomass and Bioenergy*, 7: 31–41
- Motard E., Muratet A., Clair-Maczulajtys D., Machon N. 2011. Does the invasive species *Ailanthus altissima* threaten floristic diversity of temperate peri-urban forests? *Comptes Rendus Biologies*, 334: 872–879
- Motard E., Dusz S., Geslin B., Akpa-Vinceslas M., Hignard C., Babiar O., Clair-Maczulajtys D., Michel-Salzat A. 2015. How invasion by *Ailanthus altissima* transforms soil and litter communities in a temperate forest ecosystem. *Biological Invasions*, 17: 1817–1832
- Nagappan S., Ha C.-S. 2014. Superhydrophobic and self-cleaning natural leaf powder/poly(methylhydroxysiloxane) hybrid micro-nanocomposites. *Macromolecular Research*, 22, 8: 843–852
- Naora H., Ishibashi M., Furuno T., Tsuyuki T. 1983. Structure determination of bitter principles in *Ailanthus altissima*. Structure of Shinjulactone A and revised structure of Ailanthone. *Bulletin of the Chemical Society of Japan*, 56, 12: 3694–3698
- 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
- Nedoff J.A., Ting I.P., Lord E.M. 1985. Structure and function of the green stem tissue in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *American Journal of Botany*, 72, 1: 143–151
- Nemec K.T., Allen C.R., Alai A., Clements G., Kessler A.C., Kinsell T., Major A., Stephen B.J. 2011. Woody invasions of urban trails and the changing face of urban forests in the Great Plains, USA. *The American Midland Naturalist*, 165, 2: 241–256

- Niimi Y., Tsuyuki T., Takahashi T., Matsushita K. 1987. Bitter principles of *Ailanthus altissima* Swingle. Structure determination of Shinjuglycosides E and F. Chemical and Pharmaceutical Bulletin, 35, 10: 4302–4306
- Nilsen E.T. 1992. Partitioning growth and photosynthesis between leaves and stems during nitrogen limitation in *Spartium junceum*. American Journal of Botany, 79, 11: 1217–1223
- Oddo E., Saiano F., Alonzo G., Bellini E. 2002a. An investigation of the seasonal pattern of mannitol content in deciduous and evergreen species of the Oleaceae growing in Northern Sicily. Annals of Botany, 90: 239–243
- Oddo E., Sajeve M., Bellini E. 2002b. Seasonal pattern of mannitol and malate accumulation in leaves of two manna ash species (*Fraxinus ornus* L. and *F. angustifolia* Vahl) growing in Sicily. Plant Biosystems, 136, 1: 29–34
- Ohmoto T., Tanaka R., Nikaido T. 1976. Studies on the constituents of *Ailanthus altissima* Swingle. On the alkaloid constituents. Chemical and Pharmaceutical Bulletin, 24, 7: 1532–1536
- Ohmoto T., Koike K., Sakamoto Y. 1981. Studies on the constituents of *A. altissima* Swingle II. Alkaloid constituents. Chemical and Pharmaceutical Bulletin, 29, 2: 390–395
- Ohmoto T., Koike K. 1984. Studies on the constituents of *A. altissima* Swingle III. The alkaloid constituents. Chemical and Pharmaceutical Bulletin, 32, 1: 170–173
- Ohmoto T., Koike K. 1988. Antiherpes activity of Simaroubaceae alkaloids in vitro. The Japanese Society of Pharmacognosy, 42, 2: 160–162
- Okunade A.L., Bikoff R.E., Casper S.J., Oksman A., Goldberg D.E., Lewis W.H. 2003. Antiplasmodial activity of extracts and quassinoids isolated from seedlings of *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae). Phytotherapy Research, 17: 675–677
- O’Neal E.S., Davis D.D. 2015. Biocontrol of *Ailanthus altissima*: inoculation protocol and risk assessment for *Verticillium nonalfalfae* (Plectosphaerellaceae: Phyllachorales). Biocontrol Science and Technology, 25, 8: 950–969
- O’Neill M.J., Bray D.H., Boardman P., Phillipson J.D., Warhurst D.C. 1985. Plants as sources of antimalarial drugs. Part 1. In vitro test method for the evaluation of crude extracts from plants. Planta Medica, 51, 5: 394–398
- Pan E., Bassuk N. 1985. Effects of soil type and compaction on the growth of *Ailanthus altissima* seedlings. Journal Of Environmental Horticulture, 3, 4: 158–162
- Papachristou T.G., Platis P.D., Papanastasis V.P., Tsiouvaras C.N. 1999. Use of deciduous woody species as a diet supplement for goats grazing Mediterranean shrublands during the dry season. Animal Feed Science and Technology, 80: 267–279
- Papazahariadou M., Papadopoulos E., Christaki E., Georgopoulou I., Florou-Paneri P., Tserveni-Goussi A., Yannakopoulos A. 2010. Use of *Fraxinus ornus* as an alternative anti-coccidian in broilers experimentally infected with *Eimeria tenella*. Revue de Médecine Vétérinaire, 161, 7: 326–331
- Park M.-J. 2002. Color changes in natural-dyed fabrics for inference of the original color - through repetitive washing. Journal of the Korea Fashion & Costume Design Association, 4, 3: 9–15
- Park M.-J., Hee L.Y., Yoon Y.N. 2004. Color changes of natural-dyed fabrics under sunlight. Journal of the Korea Fashion & Costume Design Association, 6, 3: 292–300

- Pavela R., Zabka M., Tylova T. 2014. Insecticidal activity of compounds from *Ailanthus altissima* against *Spodoptera littoralis* larvae. Pakistan Journal of Agricultural Sciences, 51, 1: 101–112
- Pavesa R. 2011. Screening of Eurasian plants for insecticidal and growth inhibition activity against *Spodoptera littoralis* larvae. African Journal of Agricultural Research, 6, 12: 2895–2907
- Pearson L.C., Lawrence D.B. 1958. Photosynthesis in aspen bark. American Journal of Botany, 45, 5: 383–387
- Pfanz H., Aschan G., Langenfeld-Heyser R., Wittmann C., Loose M. 2002. Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. Naturwissenschaften, 89, 4: 147–162
- Pilarski J., Tokarz K., Kocurek M. 2007. Comparison of photosynthetic pigment contents in stems and leaves of fruit trees: cherry, sweet cherry, common plum, and walnut tree. Folia Horticulturae, 19, 1: 53–65
- Plants Database. USDA, Natural Resources Conservation Service.
<http://plants.usda.gov/java/> (9. feb. 2015)
- Plass W.T. 1975. An evaluation of trees and shrubs for planting surface-mine spoils. Research paper NE-317. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, PA: 8 str.
- Podatki za nekatere postaje v obdobju 1991–2000. ARSO.
http://www.arso.gov.si/vreme/napovedi%20in%20podatki/podneb_10_tabele.html
(18. okt. 2015)
- Poorter H., Remkes C. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. Oecologia, 83: 553–559
- Popa C.V., Lungu L., Cristache L.F., Ciuculescu C., Danet A.F., Farcasanu I.C. 2015. Heat shock, visible light or high calcium augment the cytotoxic effects of *Ailanthus altissima* (Swingle) leaf extracts against *Saccharomyces cerevisiae* cells. Natural Product Research, 29, 18: 1744–1747
- Primorac L., Bubalo D., Kenjeric D., Flanjak I., Perl Piricki A., Mandic M.L. 2008. Pollen spectrum and physicochemical characteristics of croatian Mediterranean multifloral honeys. Deutsche Lebensmittel-Rundschau, 104, 4: 170–175
- Pyšek P., Richardson D.M. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: where do we stand? Ecological Studies, 193: 97–125
- Radtke A., Ambraß S., Zerbe S., Tonon G., Fontana V., Ammerb C. 2013. Traditional coppice forest management drives the invasion of *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* into deciduous forests. Forest Ecology and Management, 291: 308–317
- Rahman A., Kim E.L., Kang S.C. 2009. Antibacterial and antioxidant properties of *Ailanthus altissima* Swingle leave extract to reduce foodborne pathogens and spoiling bacteria. Journal of Food Safety, 29: 499–510
- Rahman S., Fukamiya N., Okano M., Tagahara K., Lee K.-H. 1997. Anti-tuberculosis activity of quassinoids. Chemical and Pharmaceutical Bulletin, 45, 9: 1527–1529
- Ranieri E., Gikas P. 2014. Effects of plants for reduction and removal of hexavalent chromium from a contaminated soil. Water, Air & Soil Pollution, 225, 1981: 1–9
- Rank B. 1997. Oxidative stress response and photosystem 2 efficiency in trees of urban areas. Photosynthetica, 33, 3-4: 467–481

- Richards C.L., Bossdorf O., Muth N.Z., Gurevitch J., Pigliucci M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecology Letters*, 9: 981–993
- Rashed K., Slowing K., Said A., Cueto M. 2012. Analgesic, antipyretic and antiulcer activities of *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. *Phytopharmacology*, 3, 2: 341–350
- Rashed K., Said A., Ho-kim C. 2013. Effect of *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle and *Ailanthus excelsa* (Roxb) stem bark extracts on streptozotocin induced diabetes. *Reviews of Progress*, 1, 14: 1–5
- Robinson S.C., Tudor D., Cooper P.A. 2011. Wood preference of spalting fungi in urban hardwood species. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 65: 1145–1149
- Roháček K. 2002. Review, Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica*, 40, 1: 13–29
- Rozema J., Björn L.O., Bornman J.F., Gaberšček A., Häder D.P., Trošt T., Germ M., Klisch M., Gröniger A., Sinha R.P., Lebert M., He Y.Y., Buffoni-Hall R., de Bakker N.V.J., van de Staaij J., Meijkamp B.B. 2002. The role of UV-B radiation in aquatic and terrestrial ecosystems-an experimental and functional analysis of the evolution of UV-absorbing compounds. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 66: 2–12
- Ryoun P.H., Hee N.M., Gab Y.Y., Hun J.B., Gun A.W. 2004. Aqueous root extract of *Ailanthus altissima* extract induced apoptosis in K562 human leukemia cells. *Korean Journal of Oriental Physiology & Pathology*, 18, 6: 1728–1732
- Samuilov S., Đunisićević Bojović D., Đukić M., Raković J. 2014. The effect of elevated Zn concentrations on seed germination and young seedling growth of *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. *Bulletin of the Faculty of Forestry, Beograd*, 110: 145–158
- Säumel I., Kowarik I. 2010. Urban rivers as dispersal corridors for primarily wind-dispersed invasive tree species. *Landscape and Urban Planning*, 94: 244–249
- Schall M.J., Davis D.D. 2009a. *Ailanthus altissima* wilt and mortality: Etiology. *Plant Disease*, 93, 7: 747–751
- Schall M.J., Davis D.D. 2009b. *Verticillium* wilt of *Ailanthus altissima*: Susceptibility of associated tree species. *Plant Disease*, 93, 11: 1158–1162
- Seo Y.M., Lee B.H., Rashed K., Said A. 2012. Antioxidant and cyclooxygenase (COX) inhibitory activities of *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle leaves. *IUFS Journal of Biology*, 71, 2: 77–84
- Shah M.T., Begum S., Khan S. 2010. Petro and biogeochemical studies of mafic and ultramafic rocks in the Mingora and Kabal areas, Swat, Pakistan. *Environmental Earth Sciences*, 60: 1091–1102
- Siljak-Yakovlev S., Temunović M., Robin O., Raquin C., Frascaria-Lacoste N. 2014. Molecular–cytogenetic studies of ribosomal RNA genes and heterochromatin in three European *Fraxinus* species. *Tree Genetics & Genomes*, 10: 231–239
- Singh R.P., Gupta M.K., Chand P. 1992. Autecology of *Ailanthus glandulosa* Desf. in Western Himalayas. *Indian Forester*, 118: 917–921
- Slaton M.R., Hunt E.R., Smith W.K. 2001. Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany*, 88: 278–284

- Small C.J., White D.C., Hargbol B. 2010. Allelopathic influences of the invasive *Ailanthus altissima* on a native and a non-native herb. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 137, 4: 366–372
- Snyder A.L., Salom S.M., Kok L.T., Griffin G.J., Davis D.D. 2012. Assessing *Eucryptorrhynchus brandti* (Coleoptera: Curculionidae) as a potential carrier for *Verticillium nonalfalfae* (Phyllachorales) from infected *Ailanthus altissima*. *Biocontrol Science and Technology*, 22, 9: 1005–1019
- Song X.Y., Yao Y.F., Yang W.D. 2012. Pollen analysis of natural honeys from the central region of Shanxi, North China. *PLoS ONE*, 7, 11: e49545, doi:10.1371/journal.pone.0049545: 11 str.
- Souleles V., Waigh R.J. 1984. Indole alkaloids of *A. altissima*. *Journal of Natural Products*, 47, 4: 741
- Souleles C., Kokkalon E. 1989. A new b-carboline alkaloid from *Ailanthus altissima*. *Planta Medica*, 55, 3: 286–287
- Stefanova Z., Neychev H., Ivanovska N., Kostova I. 1995. Effect of a total extract from *Fraxinus ornus* stem bark and esculin on zymosan- and carrageenan-induced paw oedema in mice. *Journal of Ethnopharmacology*, 46: 101–106
- Stratton L.C., Goldstein G. 2001. Carbon uptake, growth and resource-use efficiency in one invasive and six native Hawaiian dry forest tree species. *Tree Physiology*, 21: 1327–1334
- Šircelj H. 2007. Karotenoidi v fotosinteznem aparatu in odziv na stres. *Acta agriculturae Slovenica*, 91, 1: 271–282
- Šircelj H., Kotar J., Vodnik D., Batič F. 2012. Vsebnost fotosinteznih pigmentov v skorji jablane (*Malus domestica*) sorte 'Idared'. V: Zbornik referatov 3. slovenskega sadjarskega kongresa z mednarodno udeležbo, 1. del, Krško, 21. – 23. november 2012. Hudina M. (ur.). Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo, Strokovno sadjarsko društvo Slovenije: 219–226
- Taiz L., Zeiger E. 2006. *Plant Physiology*. 4th edition. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.: 764 str.
- Takos I.A., Efthimiou G.S. 2003. Germination results on dormant seeds of fifteen tree species autumn sown in a Northern Greek nursery. *Silvae Genetica*, 52, 2: 67–71
- Tamura S., Fukamiya N., Okano M., Koyama J., Koike K., Tokuda H., Aoi W., Takayasu J., Kuchide M., Nishino H. 2003. Three new quassinoids, Ailantinol E, F, and G, from *Ailanthus altissima*. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin*, 51, 4: 385–389
- Tan Q.-W., Ouyang M.-A., Wu Z.-J. 2012. A new seco-neolignan glycoside from the root bark of *Ailanthus altissima*. *Natural Product Research*, 26, 15: 1375–1380
- Tattini M., Di Ferdinando M., Brunetti C., Goti A., Pollastri S., Bellasio C., Giordano C., Fini A., Agati G. 2014. Esculetin and esculin (esculetin 6-O-glucoside) occur as inclusions and are differentially distributed in the vacuole of palisade cells in *Fraxinus ornus* leaves: A fluorescence microscopy analysis. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 140: 28–35
- Thébaud C., Debussche M. 1991. Rapid invasion of *Fraxinus ornus* L. along the Hérault river system in Southern France: The importance of seed dispersal by water. *Journal of Biogeography*, 18, 1: 7–12

- Traveset A., Brundu G., Carta L., Mprezetou I., Lambdon P., Manca M., Médail F., Moragues E., Rodríguez-Pérez J., Siamantziouras A.-S.D., Suehs C.M., Troumbis A.Y., Vilà M., Hulme P.E. 2008. Consistent performance of invasive plant species within and among islands of the Mediterranean basin. *Biological Invasions*, 10: 847–858
- Trifilò P., Raimondo F., Nardini A., Lo Gullo M.A., Salleo S. 2004. Drought resistance of *Ailanthus altissima*: root hydraulics and water relations. *Tree Physiology*, 24: 107–114
- Tsioungkos N., Giannakis G., Petrodimitopoulou M., Vovolis V. 2014. Respiratory allergy to *Ailanthus altissima* tree pollen. *Allergy, European Journal of Allergy and Clinical Immunology*, 69, Suppl. 99: 98–99
- Tyson P.T. 1862. Second report of Philip T. Tyson, state agricultural chemist, to the House of Delegates of Maryland. Annapolis, Printed by Wilson T.J.: 85–88
(<https://archive.org/stream/secondreportofph1861tyso#page/84/mode/2up>) (jul. 2015)
- Valladares F., Percy R.W. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell and Environment*, 20: 25–36
- van Gils H., Odoi J.O., Andrisano T. 2010. From monospecific to mixed forest after fire? An early forecast for the montane belt of Majella, Italy. *Forest Ecology and Management*, 259: 433–439
- Varga E., Szendrei K., Reisch J., Maroti G. 1980. Indole alkaloids of *A. altissima*. *Planta Medica*, 40, 4: 337–339
- Verdú M. 2004. Physiological and reproductive differences between hermaphrodites and males in the androdioecious plant *Fraxinus ornus*. *Oikos*, 105, 2: 239–246
- Verdú M., Montilla A.I., Pannell J.R. 2004. Paternal effects on functional gender account for cryptic dioecy in a perennial plant. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271: 2017–2023
- Verdú M., González-Martínez S.C., Montilla A.I., Mateu I., Pannell J.R. 2006. Ovule discounting in an outcrossing, cryptically dioecious tree. *Evolution*, 60, 10: 2056–2063
- Verdú M., Spanos K., Čaňová I., Slobodník B., Paule L. 2007. Similar gender dimorphism in the costs of reproduction across the geographic range of *Fraxinus ornus*. *Annals of Botany*, 99: 183–191
- Vilà M., Siamantziouras A.-S.D., Brundu G., Camarda I., Lambdon P., Médail F., Moragues E., Suehs C.M., Traveset A., Troumbis A.Y., Hulme P.E. 2008. Widespread resistance of Mediterranean island ecosystems to the establishment of three alien species. *Diversity and Distributions*, 14: 839–851
- Vovolis V., Brinia A., Giannakis G., Kasapov I., Tsioungkos N. 2014. Monosensitisation to the tree of heaven (*Ailanthus altissima*) pollen in allergic rhinitis. *Allergy, European Journal of Allergy and Clinical Immunology*, 69, Suppl. 99: 480
- Wallander E. 2008. Systematics of *Fraxinus* (Oleaceae) and evolution of dioecy. *Plant Systematics and Evolution*, 273: 25–49
- Wang Y., Wang W.-J., Su C., Zhang D.-M., Xu L.-P., He R.-R., Wang L., Zhang J., Zhang X.-Q., Ye W.-C. 2013. Cytotoxic quassinoids from *Ailanthus altissima*. *Bioorganic & Medicinal Chemistry Letters*, 23: 654–657

- White P.S. 1983. Corner's rules in Eastern deciduous trees: allometry and its implications for the adaptive architecture of trees. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 110, 2: 203–212
- Wittmann C., Aschan G., Pfanz H. 2001. Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light regime. *Basic and Applied Ecology*, 2: 145–154
- Wraber M. 1951a. Gozdna vegetacijska slika in gozdnogojitveni problemi Prekmurja. *Geografski vestnik*, 23: 1–52
- Wraber M. 1951b. Tuje drevesne vrste v naših gozdovih. *Gozdarski vestnik*, 9: 94–103
- Yang J.G., Dang Y.G., Li G.Y., Guo L.J., Wang W.T., Tan Q.W., Lin Q.Y., Wu Z.J., Xie L.H. 2008. Anti-viral activity of *Ailanthus altissima* crude extract on rice stripe virus in rice suspension cells. *Phytoparasitica*, 36, 4: 405–408
- Yang X.-L., Yuan Y.-L., Zhang D.-M., Li F., Ye W.-C. 2014. Shinjulactone O, a new quassinoid from the root bark of *Ailanthus altissima*. *Natural Product Research*, 28, 18: 1432–1437
- Yilmaz M., Tonguç F. 2013a. Dormancy level and dormancy-breaking pretreatments in seeds of *Fraxinus ornus* subsp. *cilicica*. *Propagation of Ornamental Plants*, 13, 1: 40–45
- Yilmaz M., Tonguç F. 2013b. Effects of temperature on the germination of *Fraxinus ornus* subsp. *cilicica* seeds. *Dendrobiology*, 69: 111–115
- Yoshimura S., Ishibashi M., Tsuyuki T., Takahashi T., Matsushita K. 1984. Constituents of seeds of *Ailanthus altissima* Swingle. Isolation and structures of Shinjuglycosides A, B, C and D. *Bulletin of the Chemical Society of Japan*, 57, 9: 2496–2501
- Youn Y.N., Lim E., Lee N., Kim Y.S., Koo M.S., Choi S.Y. 2008. Screening of Korean medicinal plants for possible osteoclastogenesis effects in vitro. *Genes & Nutrition*, 2: 375–380
- Zelnik I. 2012. The presence of invasive alien plant species in different habitats: case study from Slovenia. *Acta biologica Slovenica*, 55, 2: 25–38
- Zenkter M., Stefaniak B. 1991. The de novo formation of buds and plantlets from various explants of *Ailanthus altissima* Mill. - cultured in vitro. *Biologia Plantarum*, 33, 4: 332–336
- Zhao C.-C., Shao J.-H., Li X., Xu J., Zhang P. 2005. Antimicrobial constituents from fruits of *Ailanthus altissima* Swingle. *Archives of Pharmacal Research*, 28, 10: 1147–1151
- Zhao C.C., Shao J.-H., Wang N., Li X., Wang J.-H. 2006. A new cerebroside from fruits of *Ailanthus altissima* Swingle. *Natural Product Research*, 20, 13: 1187–1191
- Zhou X.-J., Xu M., Li X.-S., Wang Y.-H., Gao Y., Cai R., Cheng Y.-X. 2011. Triterpenoids and sterones from the stem bark of *Ailanthus altissima*. *Bulletin of the Korean Chemical Society*, 32, 1: 127–130

ZAHVALA

Iskrena hvala mentorici prof. dr. Alenki Gaberščik za pomoč pri izboru teme, za vse usmeritve, strokoven pregled naloge in toplo spodbudo v vseh fazah nastajanja magistrske naloge.

Hvala članom komisije, doc. dr. Tadeji Trošt Sedej, prof. dr. Francu Batiču in doc. dr. Igorju Zelniku za recenzijo naloge in nasvete, ki so pomagali izboljšati nalogo; doc. dr. Tadeji Trošt Sedej pa tudi za pomoč pri izbiri lokacij meritev, ki je pomembno prispevala na ves nadaljnji potek dela in rezultate.

Posebej bi se želela zahvaliti dr. Katji Klančnik za uvajanje v raziskovalno delo, nasvete in pomoč pri laboratorijskem delu ter pri obdelavi in interpretaciji podatkov.

Najlepša hvala vsem sodelavcem s Katedre za ekologijo, tudi za prijateljske spodbude, zlasti pa Draganu Abramcu za pomoč pri statistični obdelavi podatkov, praktično pomoč in uvajanje v terensko delo ter prof. dr. Mateji Germ za pomoč pri meritvah fotokemične učinkovitosti.

Hvala tudi Jani Kus Veenvliet za prijateljsko spodbudo, za konstruktivne pripombe in pomoč pri oblikovanju naloge.

Nenazadnje hvala domačim, staršem, sestri in Mateju, za spodbudo, brezpogojno potrpežljivost, podporo in pomoč na terenu, zlasti junija 2015, ko sama nisem mogla.

Iskreno se zahvaljujem tudi vsem tistim, ki niso posebej omenjeni na tem mestu, pa so kakorkoli prispevali k nastanku te magistrske naloge.

PRILOGA A

VELIKI PAJESEN (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle)

Sestava in delovanje

Pregled literature o fitokemični sestavi rodu *Ailanthus* je rezultiral v seznamu skoraj 200 sestavin različne strukture, in sicer so med njimi alkaloidi, terpenoidi, steroidi, flavonoidi in druge sestavine (Kundu in Laskar, 2010). Znano je, da rastline iz družine Simaroubaceae vsebujejo spojine z močno oksidiranimi degradiranimi triterpeni z grenkim okusom, imenovanimi kvasinoidi, po fiziku Quassiju. Na osnovni skeleta se delijo v pet skupin; C-18, C-19, C-20, C-22 in C-25 (Alves in sod., 2014).

Med ostalimi nerazvrščenimi snovmi so tudi hlapne spojine. Listi mladih in odraslih dreves velikega pajesena vsebujejo namreč tudi 49 hlapnih spojin, ki predstavljajo 88,5–96,3 % vseh hlapnih snovi. V glavnem gre za alifatske C6-spojine (alkoholi, aldehidi, kisline, estri), seskviterpene, zlasti ogljikovodike (β -kariofilen, α -humulen, γ - in α -kadinen, kalaren), oksigenirane monoterpene (linalul, geraniol, α -terpineol) in druge spojine. Razvoja stopnja rastlin in zračno sušenje rastlinskega materiala imata močan vpliv na kvalitativno in kvantitativno sestavo hlapnih spojin (Mastelić in Jerković, 2002).

Žlezni trihomi izločajo vezane lipide, v glavnem monogalaktosildiacylglicerol, kot tudi nekatere maščobne kisline v prosti obliki, npr. oleinsko, palmitinsko in linolno kislino (Clair-Maczulajtys in Bory 1985).

Ayeb-Zakhama in sod. (2014) so z vodno destilacijo iz različnih delov velikega pajesena (korenin, stebela, listja, cvetja in zrelih plodov) izločili 69 različnih eteričnih olj (Preglednica P-1), ki so predstavljala 91,0–97,2 % celotne sestave olja. Eterično olje pridobljeno iz korenine se je jasno razlikovalo po veliki vsebnosti aldehydov (heksadekanal; 22,6 %), medtem ko so v olju, pridobljenem iz cvetov in listov, prevladovali oksigenirani seskviterpeni (74,8 % oziroma 42,1 %), zlasti kariofilen oksid (42,5 % oziroma 22,7 %). Olje semen je bogato z derivatom apokarotenoida - heksahidrofarnezil acetonom (58,0 %); olje, pridobljeno iz stebela pa ima veliko vsebnost seskviterpenskih ogljikovodikov (54,1 %), predvsem β -kariofilenom (18,9 %). Eterična olja pridobljena iz vseh rastlinskih delov so pokazala zaviralne učinke na kalitev in rast korenin ter poganjkov, najmanj pa olje pridobljeno iz semen.

Preglednica P-1: Eterična olja pridobljena z vodno destilacijo iz različnih rastlinskih delov velikega pajesena

	IME SPOJINE	VIR
1.	(E)-Hex-2-enal	listi
2.	6-Methylhept-5-en-2-one	listi
3.	2-Pentylfuran	korenina
4.	2-Phenylacetaldehyde	listi
5.	(E)-Oct-2-enal	korenina
6.	Octan-1-ol	korenina
7.	cis-Linalool oxide (furanoid)	Listi, cvet
8.	trans-Linalool oxide (furanoid)	listi
9.	Linalool	Korenina, deblo, listi, cvet
10.	Nonanal	Korenina, listi, cvet
11.	(E,Z)-Nona-2,6-dienal	listi
12.	(E)-Non-2-enal	korenina
13.	4-Terpineol	korenina
14.	α -Terpineol	listi
15.	Decanal	korenina
16.	(E,E)-Nona-2,4-dienal	korenina
17.	(E,Z)-Deca-2,4-dienal	korenina
18.	(E,E)-Deca-2,4-dienal	korenina
19.	α -Cubebene	Korenina, deblo
20.	1,1,6-Trimethyl-1,2-dihydronaphthalene	listi
21.	(E)-Undec-2-enal	korenina
22.	α -Copaene	Korenina, cvet
23.	β -Elemene	korenina
24.	n-Tetradecane	seme
25.	(Z)-Caryophyllene	deblo
26.	β -Caryophyllene	Korenina, deblo, cvet, seme
27.	β -Gurjunene	deblo
28.	α -Humulene	Deblo, cvet, seme
29.	γ -Murolene	Korenina, deblo
30.	Germacrene D	Korenina, deblo, seme
31.	(E)- β -Ionone	listi
32.	Valencene	Korenina, deblo
33.	Bicyclogermacrene	
34.	α -Murolene	deblo
35.	Pentadecane	Korenina, listi, seme
36.	Trans- β -Guaiene	cvet
37.	Trans- γ -Cadinene	Korenina, deblo, cvet
38.	δ -Cadinene	Korenina, deblo
39.	trans -Calamenene	cvet
40.	α -Cadinene	Deblo, listi, cvet
41.	α -Calacorene	cvet
42.	(E)-Nerolidol	cvet
43.	Spathulenol	Korenina, deblo, cvet, seme
44.	Caryophyllene oxide	Korenina, deblo, listi, cvet, seme
45.	β -Copaen-4 α -ol	seme
46.	Globulol	Deblo, cvet
47.	Hexadecane	Listi, seme
48.	Humulene epoxide II	deblo, listi, cvet, seme
49.	Tetradecanal	Korenina, deblo, listi, seme
50.	1,10-Diepicubenol	Deblo, cvet
51.	10-epi- γ -Eudesmol	seme

52.	1-Epicubenol	deblo, listi, cvet
53.	Caryophylla-4(14),8(15)-dien-5-ol	deblo
54.	τ -Cadinol	Korenina, deblo, listi, cvet
55.	τ -Muurolol	deblo, listi, cvet
56.	α -Cadinol	Korenina, deblo, listi, cvet, seme
57.	cis-Calamenen-10-ol	cvet
58.	14-Hydroxy-9- epi-(E)-caryophyllene	Deblo, cvet
59.	(Z)- α -Santalol	deblo
60.	Tetradecanol	Korenine, seme
61.	α -Bisabolol	Korenine
62.	Acorenone	Deblo
63.	Heptadecane	Korenine, listi
64.	Pentadecanal	Korenina, deblo, listi, cvet, seme
65.	Hexadecanal	Korenina, deblo, seme
66.	Hexahydrofarnesyl acetone	Korenina, deblo, listi, cvet, seme
67.	Pentadecanoic acid	deblo
68.	Hexadecan-1-ol	listi
69.	Nonadec-1-ene	korenina

V Preglednici P-2 je podan podroben pregled ostalih sestavin, izoliranih iz velikega pajesena in njihovo delovanje.

Preglednica P-2: Pregled sestavin izoliranih iz velikega pajesena in njihovo delovanje

	IME SESTAVINE	VIR (rastlinski del)	UČINKI	LITERATURA
	Alkaloidi			
1	1-Ethyl-4-methoxy- β -carboline	skorja korenine		Ohomoto in sod. (1981), Kundu in Laskar, (2010)
2	1-(1', 2'-Dihydroxyethyl)-4-methoxy- β -carboline	skorja korenine		Ohomoto in sod. (1981)
3	1-(2'-Hydroxyethyl)-4-methoxy- β -carboline/Crenatine	skorja korenine		Ohomoto in sod. (1981)
4	1-Acetyl-4-methoxy- β -carboline	skorja korenine		Ohomoto in sod. (1981)
5	canthin-6-one	skorja korenine, listi, les	močno citotoksično	Ohomoto in sod. (1976, 1981), Varga in sod. (1980), Souleles in Waigh (1984), Anderson in sod. (1983), Crespi-Perellino in sod. (1986)
6	1-Methoxy-canthin-6-one	skorja korenine, listi, les	citotoksično	Ohomoto in sod. (1976, 1981), Souleles in Waigh (1984), Anderson in sod. (1983), Crespi-Perellino in sod. (1986)
7	canthin-6-one-3-N-oxide (canthin-6-one-3-oxide)	Les, skorja korenine	citotoksično	Ohomoto in sod. (1976, 1981), Anderson in sod. (1983), (Crespi-Perellino in sod. (1986))
8	1-Methoxycanthine-6-one-3-N-oxide	skorja korenine		Ohomoto in sod. (1981), (Crespi-Perellino in sod. (1986))

	(1-methoxycanthin-6-one-3-oxid)			
9	β -Carboline-1-propionic acid	skorja korenine		Ohmoto in Koike (1984), Crespi-Perellino in sod. (1986)
10	1-carbomethoxy- β -carboline	skorja korenine		Ohmoto in Koike (1984)
11	1-(1-Hydroxy-2-methoxy)-ethyl-4-methoxy- β -carboline	skorja korenine		Ohmoto in Koike (1984)
12	1-Carbamoyl- β -carboline	skorja korenine		Ohmoto in Koike (1984)
13	5-Hydroxymethylcanthine-6-one	skorja korenine		Ohmoto in Koike (1984)
14	methyl-4-methoxy- β -carboline carboxylate	skorja korenine		Varga in sod. (1980)
15	4-methoxy-1-vinyl- β -carbolin	listi		Souleles in Waigh (1984)
16	1-Methoxycarbonyl-4,8-dimethoxy- β -carboline	listi		Souleles in Kokkalon (1989)
17	1-Hydroxycanthine-6-one	skorja korenine		Kundu in Laskar (2010), (Crespi-Perellino in sod. (1986))
18	5-hydroxycanthin-6-one			Crespi-Perellino in sod. (1986)
19	4-methoxy- β -carboline-I-carboxylic acid methylester			Crespi-Perellino in sod. (1986)
20	2-hydroxycanthin-6-one			Crespi-Perellino in sod. (1986)
21	4-hydroxycanthin-6-one			Crespi-Perellino in sod. (1986)
22	4,5-dihydrocanthine-6-one			Crespi-Perellino in sod. (1986)
23	canthine-6-one-1-O- β -D-apiofuranosyl-(1 $\rightarrow$ 2)- β -D-glucopyranoside	skorja debla		Kim in sod. (2015)
24	canthine-6-one-1-O-[6-O-(3-hydroxy-3-methylglutaryl)]- β -D-glucopyranoside	skorja debla		Kim in sod. (2015)
25	canthine-6-one-1-O-[2- β -D-apiofuranosyl-6-O-(3-hydroxy-3-methylglutaryl)]- β -D-glucopyranoside	skorja debla		Kim in sod. (2015)
Terpenoidi (terpeni) - kvasinoidi				
26	ailantinol A			Kubota in sod. (1996, 1997),
27	ailantinol B	skorja debla	Zaviralno na	Kubota in sod. (1996, 1997), De Feo

			aktivacijo zgodnjega antigena Epstein Barr virusa (protitumors ko), Zaviralno na kalitev in rast radikule.	in sod. (2003)
28	shinjudilactone	skorja	protituberku lozno	Ishibashi in sod. (1981), Kubota in sod. (1996, 1997), Rahman in sod. (1997), Hong in sod. (2013), Kim in sod. (2015)
29	ailanthone	skorja korenine, skorja	Zaviralno na tumorne celice; Zaviralno na aktivacijo zgodnjega antigena Epstein Barr virusa (protitumors ko); Močno citotoksično delovanje na človeške hepatoma (rakave celice jeter) Hep3B in HepG2 celične linije; citotoksično delovanje na mnoga zdravila rezistentno celično linijo HepG2/AD M; Protituberku lozno; letalni za grahovo listno uš <i>Acyrtosipho n pisum</i> (Harris); Zaviralno na kalitev in rast	Naora in sod. (1983), Kubota in sod. (1996, 1997), Wang in sod. (2013), Yang in sod. (2014); Rahman in sod. (1997), De Feo in sod. (2003, 2009), Okunade in sod. (2003), Kim in sod. (2015)

			radikule, Zaviralno na <i>Plasmodium</i> <i>falciparum</i> (malarija); protivnetno	
30	shinjulactone A	skorja korenine, skorja	Zaviralno na aktivacijo zgodnjega antigena Epstein Barr virusa (protitumors ko); Zaviralno na tumorne celice; Močno citotoksično delovanje na človeške hepatoma (rakave celice jeter) Hep3B in HepG2 celične linije;	Naora in sod. (1983), Kubota in sod. (1996, 1997), Tamura in sod. (2003), Wang in sod. (2013), Yang in sod. (2014), Kim in sod. (2015)
31	amalaride			Kubota in sod. (1996, 1997)
32	amalaride 11-acetate			Kubota in sod. (1996) Tamura in sod. (2003)
33	shinjulactone K	skorja korenine	protituberku lozno	Ishibashi in sod. (1984b), Kubota in sod. (1996, 1997), Rahman in sod. (1997)
34	$\Delta^{13(18)}$ - dehydroglauucarubino ne	skorja	Močno citotoksično delovanje na človeške hepatoma (rakave celice jeter) Hep3B in HepG2 celične linije; Citotoksična aktivnost na mnoga zdravila rezistentno celično linijo HepG2/AD M	Kubota in sod. (1996, 1997), Wang in sod. (2013)
35	$\Delta^{13(18)}$ - dehydroglauucarubolo	skorja debla		Kubota in sod. (1996, 1997)

	ne			
36	shinjulactone B	skorja		Furuno in sod. (1981, 1984), Kubota in sod. (1996, 1997), Wang in sod. (2013)
37	shinjulactone C	skorja korenine, skorja	Zaviralno na tumorne celice	Kubota in sod. (1996, 1997), Tamura in sod. (2003), Wang in sod. (2013), Yang in sod. (2014)
38	ailantinol E		Inhibitorni učinek na aktivacijo genoma Epstein– Barr virusa, ki je povezan z določenimi oblikami raka (brez hkratnih citotoksičnih učinkov)	Tamura in sod. (2003)
39	ailantinol F		Inhibitorni učinek na aktivacijo genoma Epstein– Barr virusa, ki je povezan z določenimi oblikami raka (brez hkratnih citotoksičnih učinkov)	Tamura in sod. (2003)
40	ailantinol G		Inhibitorni učinek na aktivacijo genoma Epstein– Barr virusa, ki je povezan z določenimi oblikami raka (brez hkratnih citotoksičnih učinkov)	Tamura in sod. (2003)
41	chapparin			Tamura in sod. (2003)
42	shinjulactone H	skorja korenine		Ishibashi in sod. (1984a), Tamura in sod. (2003)
43	shinjulactone L	skorja korenine		Ishibashi in sod. (1985), Tamura in sod. (2003)
44	shinjulactone G	skorja korenine		Ishibashi in sod. (1984a)

45	shinjulactone D	skorja korenine		Ishibashi in sod. (1983), Furuno in sod. (1984)
46	shinjulactone E	skorja korenine		Ishibashi in sod. (1983), Furuno in sod. (1984)
47	shinjulactone F	skorja korenine		Ishibashi in sod. (1984b, 1984c),
48	shinjulactone I	skorja korenine		Ishibashi in sod. (1984b),
49	shinjulactone J	skorja korenine		Ishibashi in sod. (1984b),
50	shinjulactone O	skorja korenine	Zaviralno na tumorske celice	Yang in sod. (2014)
51	shinjulactone M	skorja korenine	Zaviralno na tumorske celice	Yang in sod. (2014)
52	isoailanthone	skorja korenine	Zaviralno na tumorske celice	Yang in sod. (2014)
53	chaparrinone	skorja, skorja korenine	Močno citotoksično delovanje na človeške hepatoma (rakave celice jeter) Hep3B in HepG2 celične linije; Zaviralno na tumorske celice	Wang in sod. (2013), Yang in sod. (2014)
54	6α-tigloyloxychaparrin	skorja, skorja korenine	Zaviralno na tumorske celice	Wang in sod. (2013), Yang in sod. (2014)
55	altissinol A	skorja	Močno citotoksično delovanje na človeške hepatoma (rakave celice jeter) Hep3B in HepG2 celične linije	Wang in sod. (2013)
56	altissinol B	skorja	Močno citotoksično delovanje na človeške hepatoma (rakave celice jeter) Hep3B in HepG2 celične linije	Wang in sod. (2013)

57	6 α -tigloyloxychaparrinone	skorja	Močno citotoksično delovanje na človeške hepatoma (rakave celice jeter) Hep3B in HepG2 celične linije; citotoksična aktivnost na mnoga zdravila rezistentno celično linijo HepG2/ADM; Zaviralno na <i>Plasmodium falciparum</i> (malarija)	Wang in sod. (2013), Okunade in sod. (2003)
58	glaucarubin	skorja		Wang in sod. (2013)
59	amarolide	skorja		Wang in sod. (2013)
60	11-acetylamarolide	skorja		Wang in sod. (2013)
61	amarolide-11-acetate			Kubota in sod. (1997), Tamura in sod. (2003)
62	chaparrolide	skorja		Wang in sod. (2013)
63	shinjuglycoside A	semena		Yoshimura in sod. (1984)
64	shinjuglycoside B	Semena, skorja debela		Yoshimura in sod. (1984), Kim in sod. (2015)
65	shinjuglycoside C	semena		Yoshimura in sod. (1984)
66	shinjuglycoside D	semena		Yoshimura in sod. (1984)
67	shinjuglycoside E	skorja korenine		Niimi in sod. (1987)
68	shinjuglycoside F	skorja korenine		Niimi in sod. (1987)
69	ailantinol C		Zaviralno na aktivacijo zgodnjega antigena Epstein Barr virusa (protitumorsko)	Kubota in sod. (1997)
70	ailantinol D			Kubota in sod. (1997)
71	ailanthinone	korenine	Zaviralno na kalitev in rast radikule	De Feo in sod. (2003)
72	chaparrine	korenine	Zaviralno na kalitev in rast radikule	De Feo in sod. (2003)
73	shinjulactone N	skorja korenine		Kundu in Laskar, (2010)

74	ailantinol H			Kundu in Laskar, (2010)
75	9,19-Cyclolanost-23(Z)-ene-3 β ,25-diol	plodovi		Zhao in sod. (2006), Kundu in Laskar, (2010)
76	shinjulactone	skorja debela		Kundu in Laskar, (2010)
77	ailantholide	semena		Kundu in Laskar, (2010)
78	3-epi-ursolic acid	plodovi		Kundu in Laskar, (2010)
79	12 β , 20 (S)-dihydroxy dammar-24-en-3-one			Kundu in Laskar, (2010)
Triterpenoidi, triterpeni				
80	hydroxydammarenone I (triterpen)	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
81	alanthusaltinin A (triterpenoid)	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
82	altissimanin A (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
83	altissimanin B (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
84	altissimanin C (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
85	altissimanin D (triterpen)	skorja		Hong in sod. (2013)
86	altissimanin E (triterpen)	skorja		Hong in sod. (2013)
87	(24S)-24,25-dihydroxytirucall-7-en-3-one (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
88	niloticin (triterpenoid)	skorja	Citotoksično na celice karcinoma (želodca, nasopharynx a, jeter, T-limfoma)	Hong in sod. (2013)
89	piscidinol A (triterpenoid)	skorja	Citotoksično na celice karcinoma (želodca, nasopharynx a, jeter, T-limfoma)	Hong in sod. (2013)
90	bourjotinolone B (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
91	(23E)-3 β ,25-dihydroxytirucalla-7,23-diene (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
92	isofouquierone (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
93	(20S)-hydroxy-25-methoxy-dammar-23-en-3-one (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
94	24,25-	skorja		Hong in sod. (2013)

	dihydroxydammar-20-en-3-one (triterpenoid)			
95	cabralealactone (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
96	betulafolienediolone (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
97	(20S,24R)-12 β ,25-dihydroxy-20,24-epoxydammaran-3-one (triterpenoid)	skorja		Hong in sod. (2013)
98	9, 19-cyclolanost-23 (Z)-ene-3 β , 25-diol (cycloartan triterpene)	plodovi		Zhao in sod. (2006)
99	cycloart-25-ene-3 β , 24R-diol (cycloartan triterpene)	plodovi		Zhao in sod. (2006)
100	cycloart-25-ene-3 β , 24S-diol (cycloartan triterpene)	plodovi		Zhao in sod. (2006)
101	squalene			Jin in sod. (2009)
102	4,4,14-trimethyl-3-oxo-24-nor-5 α ,13 α ,14 β ,17 α ,20S-chol-7-en-23-oic acid	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
103	ocotillone (saponin)	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
Flavonoidi				
104	quercetin	listi	Močno inhibira encima COX-2 in 5-LOX in ima zato močen protivneten učinek, Antioksidati vni učinek	Jin in sod. (2009), Luís in sod. (2012) Lee in sod. (2013)
105	afzelin	listi	Antioksidati vni učinek	Lee in sod. (2013)
106	quercitrin	listi	Antioksidati vni učinek	Lee in sod. (2013)
107	isoquercitrin	listi	Antioksidati vni učinek	Lee in sod. (2013)
108	luteolin		Močno inhibira encima COX-2 in 5-LOX in ima zato močen protivneten učinek	Jin in sod. (2009)
109	kaempferol	listi		Kundu in Laskar, (2010)
110	isoquercetin	listi		Kundu in Laskar, (2010)
111	kaempferol-3-O-	listi		Kundu in Laskar, (2010)

	glucoside			
112	rutin	listi		Kundu in Laskar, (2010)
113	luteolin-7-O- β -(6" galloylglucopyranoside)			Kundu in Laskar, (2010)
steroidi				
114	aliantalone A	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
115	stigmasta-4-ene-3-one	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
116	stigmasta-4,6,8(14),22-tetraen-3-one	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
117	7 β -hydroxysitosterol	skorja		Hong in sod. (2013)
118	5 α -stigmastane-3,6-dione	plodovi		Zhao in sod. (2005)
119	3 β -hydroxystigmast-5-en-7-one	plodovi		Zhao in sod. (2005)
120	stigmast-5-ene-3 β , 7 α -diol	plodovi		Zhao in sod. (2005)
121	6 α -hydroxystigmast-4-en-3-one	plodovi		Zhao in sod. (2005)
122	5 α -stigmastane-3 β , 6 β -diol	plodovi		Zhao in sod. (2005)
123	stigmast-4-ene-3 β , 6 α -diol	plodovi		Zhao in sod. (2005)
124	stigmast-5-ene-3 β , 7 α 20 ξ -triol	plodovi		Zhao in sod. (2005)
125	β -sitosterol		Močno inhibira encima COX-2 in 5-LOX in ima zato močen protivneten učinek	Jin in sod. (2009)
126	daucosterol	listi, plodovi		Jin in sod. (2009)
127	ailanthusterol A	semena		Kundu in Laskar, (2010)
128	ailanthusterol B	semena		Kundu in Laskar, (2010)
129	stigmast-4-ene-3,6-dione	plodovi		Kundu in Laskar, (2010)
130	6 β -Hydroxystigmast-4-ene-3-one	plodovi		Kundu in Laskar, (2010)
131	stigmast-4-ene-3 β ,6 β -diol	plodovi		Kundu in Laskar, (2010)
Ostale snovi				
132	artelin (Coumarin)	skorja, skorja debela		Hwang in sod. (2005), Zhou in sod. (2011)
133	polystachyol (lignan)	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
134	coniferyl alcohol (phenylpropanoid)	skorja debela	Močno inhibira encim COX-2	Zhou in sod. (2011), Hwang in sod. (2012)
135	ferulic acid	skorja debela		Zhou in sod. (2011), Luís in sod.

				(2012), Kim in sod. (2015)
136	trans-4-O- β -D-glucopyranosyl ferulic acid	skorja debela		Kim in sod. (2015)
137	2,6-dimethoxyhydroquinone	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
138	antiarol	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
139	4-hydroxybenzaldehyde	skorja debela		Zhou in sod. (2011)
140	4-hydroxybenzoic acid	skorja debela		Kim in sod. (2015)
141	altissimacoumarin C	skorja debela	Močno stimulira aktivnost gena SIRT 1 (potencial za zdravljenje bolezni povezani s staranjem)	Dao in sod. (2012)
142	altissimacoumarin D	skorja debela	Močno stimulira aktivnost gena SIRT 1 (potencial za zdravljenje bolezni povezani s staranjem)	Dao in sod. (2012), Hong in sod. (2013)
143	altissimacoumarin E	skorja debela	Močno stimulira aktivnost gena SIRT 1 (potencial za zdravljenje bolezni povezani s staranjem)	Dao in sod. (2012)
144	altissimacoumarin F	skorja debela	Močno stimulira aktivnost gena SIRT 1 (potencial za zdravljenje bolezni povezani s staranjem)	Dao in sod. (2012)
145	altissimacoumarin G (coumarin)	skorja		Hong in sod. (2013)
146	altissimacoumarin B (coumarin)	skorja		Hong in sod. (2013)
147	seco-dehydrodiconiferyl alcohol-4-O- β -D-	skorja korenine		Tan in sod. (2012)

	glucopyranoside			
148	7,9,9'-trihydroxy-3,3',5'-trimethoxy-8-O-4'-neolignan-4-O- β -D-glucopyranoside	skorja korenine	Zmeren inhibitoren učinek na in vitro podvajanje tobačnega mozaičnega virusa	Tan in sod. (2012)
149	sonchifolignan B	skorja korenine	Zmeren inhibitoren učinek na in vitro podvajanje tobačnega mozaičnega virusa	Tan in sod. (2012)
150	citrusin B	skorja korenine	Zmeren inhibitoren učinek na in vitro podvajanje tobačnega mozaičnega virusa	Tan in sod. (2012)
151	dehydrodiconiferyl alcohol-4-O- β -D-glucopyranoside	skorja korenine		Tan in sod. (2012)
152	dihydrodehydrodiconiferyl alcohol	skorja korenine		Tan in sod. (2012)
153	dihydrodehydrodiconiferyl alcohol-4-O- β -D-glucopyranoside	skorja korenine		Tan in sod. (2012)
154	gallic acid	skorja korenine, deblo, listi		Tan in sod. (2012), Luís in sod. (2012)
155	4-O- β -D-glucopyranosyl-3,5-dimethoxygallic acid	skorja korenine		Tan in sod. (2012)
156	1-O- β -D-glucopyranosyl-(2S,3R, 4E, 9E)-2-(2'R-hydroxyhexadeceno y)-4, 9-octadecadiene-1, 3-diol (cerebroside)	plodovi	analgetik	Zhao in sod. (2006)
157	scopoletin (coumarin)	skorja		Jin in sod. (2009), Hwang in sod. (2005)
158	isofraxidin (coumarin)	skorja		Hwang in sod. (2005), Kim in sod. (2015)
159	3-hydroxy-1-(4-hydroxyphenyl)-propan-1-one (phenylpropanoid)	skorja	Močno inhibira encim COX-2	Hwang in sod. (2012)
160	p-coumaric acid	skorja	Močno	Hwang in sod. (2012), Luís in sod.

	(phenylpropanoid)		inhibira encim COX-2	(2012), Kim in sod. (2015)
161	3-hydroxy-1-(4-hydroxy-3-methoxyphenyl)-propan-1-one (phenylpropanoid)	skorja	Močno inhibira encim COX-2	Hwang in sod. (2012), Kim in sod. (2015)
162	2,3-dihydroxy-1-(4-hydroxy-3-methoxyphenyl)-propan-1-one (phenylpropanoid)	skorja	Močno inhibira encim COX-2	Hwang in sod. (2012)
163	coniferyl aldehyde (phenylpropanoid)	skorja		Hwang in sod. (2012)
164	scopolin			Jin in sod. (2009)
165	astragalin			Jin in sod. (2009)
166	vanillic acid	deblo, listi	protivnetno	Luís in sod. (2012), Kim in sod. (2015)
167	caffeic acid	deblo, listi		Luís in sod. (2012)
168	chlorogenic acid	deblo, listi		Luís in sod. (2012)
169	syringic acid	deblo, listi		Luís in sod. (2012)
170	ellagic acid	deblo, listi		Luís in sod. (2012)
171	ceryl alcohol	listi		Kundu in Laskar, (2010)
172	ethyl gallate	listi		Kundu in Laskar, (2010)
173	altissimacoumarin A	skorja		Kundu in Laskar, (2010)
174	syringaresinol	Skorja debela	protivnetno	Kim in sod. (2015)

Veliki pajesen je znan po svojih številnih zdravilnih učinkih. Znana je njegova uporaba v tradicionalni kitajski medicini, raziskave v zadnjih letih pa kažejo še na številne druge možnosti izrabe njegovih naravnih sestavin. Kvasinoidi, na primer, so kompleksne spojine, ki imajo poleg alelopatskega še vrsto drugih učinkov, in sicer delujejo antimalarično, protirakavo ...

Raziskava, ki so jo opravili Ahmed in sod. (2014), kaže, da bi lahko sestavine velikega pajesena uporabljali kot naravno hormonsko terapijo, saj imajo anti-progestogene učinke.

Drevesni sok velikega pajesena pa ima tudi sedativen učinek in upočasni srčni utrip ter lahko povzroči tudi vnetje srčne mišice ali osrčnika (mio in perikarditis) (Bisognano in sod., 2005). Kang in sod. (2010) poročajo, da ima skorja velikega pajesena močan anti-anafilaktični in protivneten učinek. O protivnetnem delovanju ekstraktov listov poročajo tudi Huo in sod. (2011). Luís in sod. (2012) ugotavljajo, da je antioksidativno delovanje velikega pajesena premo sorazmerno z vsebnostjo fenolov v ekstraktu, pri čemer je fenolov največ v listih.

Lee in sod. (2011) ugotavljajo, da deluje izredno inhibitorno na aldoze reduktazo, ki je povezana z diabetesom. Tudi Rashed in sod. (2013) navajajo podobno, in sicer da skorja debela zavira znake diabetesa, saj stimulira proizvodnjo inzulina.

Rahman in sod. (2009) so ugotavljali, da velika vsebnost polifenolov v listih velikega pajesena učinkuje antioksidativno in antibakterijsko, in sicer na vse testirane Gram pozitivne bakterije (sevi *Listeria monocytogenes* (E. Murray et al. 1926) Pirie 1940, *Staphylococcus aureus* Rosenbach 1884 in *Bacillus subtilis* (Ehrenberg 1835) Cohn 1872) in dve od petih testiranih Gram negativnih bakterij (*Pseudomonas aeruginosa* (Schröter 1872) Migula 1900 in *Escherichia coli* (Migula 1895) Castellani and Chalmers 1919). Albouchi in sod. (2013) so v svoji študiji potrdili antibakterijsko delovanje na Gram pozitivne bakterije, hkrati pa ugotovili, da ekstrakti niso učinkovali proti Gram negativnim bakterijam in glivici *Candida albicans* (C. P. Robin) Berkhout 1923. Izsledki raziskav nakazujejo izjemne možnosti uporabe sestavin velikega pajesena v razvoju naravnih antimikrobnih učinkovin, ki bi jih lahko uporabljali v živilsko predelovalni industriji brez škodljivih vplivov na okolje ali potrošnike. Zaradi mešanice sestavin v ekstraktu in kompleksnosti njihovega delovanja bi bila verjetnost razvoja rezistence pri patogenih majhna.

Huo in sod. (2012) podobno navajajo, da ima vodni ekstrakt listov velikega pajesena baktericiden in antimikroben učinek na bakterije vrst *Escherichia coli*, *Staphylococcus aureus* in zlasti na *Pseudomonas aeruginosa*.

Pri testiranju delovanja ekstraktov 215 rastlinskih vrst so Kim in sod. (2005) ugotovili, da ima veliki pajesen med njimi najmočnejše protimikrobno delovanje na vrsto *Streptococcus mutans* Clarke 1924 in bi ga lahko uporabljali kot naravno sredstvo proti kariesu.

Veliki pajesen deluje tudi protiglivično, in sicer etanolov ekstrakt listov zavira rast kvasovke *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen, kar bi lahko s pridom izkoriščali pri glivičnih okužbah, ki jih zaradi rezistenc ne moremo zdraviti s klasičnimi zdravili (Popa in sod., 2015).

O'Neill in sod. (1985) navajajo, da mešanica surovih ekstraktov rastlin, med njimi tudi velikega pajesena, deluje antimalarično.

Ohmoto in Koike (1988) navajata, da alkaloidi (zlasti β -karbolin) izolirani iz velikega pajesena delujejo in vitro zelo učinkovito proti virusu herpes simplex.

Chang in Woo (2003) sta pri raziskovanju inhibitornega delovanja ekstraktov korejskih rastlinskih vrst pri napadu virusa HIV na T-celice pomagalke ugotovila, da je skorja debela velikega pajesena najučinkovitejša ($74,9 \pm 4,4$ %).

Yang in sod. (2008) pa so dokazali močno inhibicijsko delovanje na virus, ki povzroča rumeno progavost riža (RSV – rice stripe virus).

Rezultati raziskav, ki so jih opravili Ryouin in sod. (2004) kažejo, da vodni ekstrakt korenin velikega pajesena inducira apoptozo pri človeških levkemičnih celičnih linijah K562 in HL60. Hwang in sod. (2011) so dokazali, da veliki pajesen inhibira z apoptozo človeške pljučne rakave celice linije A549. Rezultati poskusov, ki so jih izvedli De Feo in sod. (2005), so jasno pokazali, inducirano citotoksičnost v HeLa celicah (*human cervical carcinoma cell line*) in apoptozo človeških U87MG (*human glioma cell line*), U937 (*human monocytic leukemia cell line*), HeLa in SAOS (*human osteosarcoma cell line*) celic.

Seo in sod. (2012) poročajo, da ekstrakt listov velikega pajesena pomembno pripomore k odstranjevanju prostih radikalov, je učinkovit reducent in blago inhibira delovanje ciklooksigenaze. Youn in sod. (2008) pa so dokazali, da ima ekstrakt velikega pajesena zaviralni učinek na diferenciacijo osteoklastov, ki jo inducira RANK ligand.

V zadnjih letih je poraslo tudi zanimanje za uporabo ekstraktov velikega pajesena v kmetijstvu, saj delujejo kot fungicidi, insekticidi in herbicidi. Tako na primer, na podlagi svojih ugotovitev Pavela (2011) in Pavela in sod. (2014) priporočajo uporabo metanolnih ekstraktov listov velikega pajesena za razvoj novih, naravnih, rastlinskih insekticidov, ki bi učinkovali na nekatere vrste fitofagnih larv metuljev. Caboni in sod. (2012) so preučevali delovanje ekstraktov različnih delov velikega pajesena na gliste in ugotovili, da ekstrakt lesa velikega pajesena in njegove sestavine ((E,E)-2,4-dekadienal in (E)-2-dekenal) zatirajo ogorčice koreninskih šišek (*Meloidogyne* spp.).

Lu in Wu (2010) sta testirala vpliv esencialnega olja pridobljenega iz skorje velikega pajesena na štiri poglavitne insekte, ki se pojavljajo pri skladiščenju žita. Ekstarahirano olje bistveno odganja odrasle osebkke vseh štirih preučevanih insektov - *Tribolium castaneum* (Herbst, 1797) (Coleoptera: Tenebrionidae), *Oryzaephilus surinamensis* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Silvanidae), *Sitophilus oryzae* (Linnaeus, 1763) (Coleoptera: Curculionidae) in *Liposcelis paeta* Pearman, 1942 (Psocoptera: Liposcelididae), in sicer deluje 60,1–80 % ali več v celotnem obdobju izpostavljenosti. Izkazalo se je tudi, da je kontakt z oljem močno toksičen za odrasle osebkke *S. oryzae*, učinek pa se postopoma stopnjuje s povečanjem trajanja izpostavljenosti, pri čemer smrtnost po 72 h izpostavljenosti doseže 76,5 %. Zaplinjanje z ekstarhiranim oljem je bilo učinkovito pri zatiranju odraslih osebkov *O. surinamensis* in *S. oryzae* (odstotek umrljivosti 99,3 in 81,9 % v roku 24 ur).

Gu in sod. (2014) so preučevali akariciden učinek skorje velikega pajesena. Različne koncentracije etanolnega ekstrakta so preizkušali na zunanjih zajedavcih pri kuncu, in sicer dveh vrstah pršic (*Psoroptes cuniculi* (Delafond, 1859) in *Sarcoptes scabiei* De Geer, 1778 var. *cuniculi*). Ugotovili so, da ekstrakti delujejo akaricidno na obe vrsti, močnejše na *S. scabiei*, njihovo delovanje pa je odvisno od koncentracije in časa delovanja. Na osnovi izsledkov nadalje ugotavljajo, da bi na osnovi skorje velikega pajesena lahko razvili učinkovita sredstva za zatiranje/kontrolo ektoparazitov (pršic) na živini. Chermenskaya in sod. (2010) pa poročajo o močnem akaricidnem delovanju ekstrakta listov velikega pajesena proti navadni pršici *Tetranychus urticae* C. L. Koch, 1836 (Acarina: Tetranychidae).

Uporaba

Na Kitajskem se veliki pajesen navaja že v prvih pisnih virih – prvi kitajski prirodoepis ga na seznamu drevesnih vrst navaja na drugem mestu – prav tako se pojavlja v prvih zabeleženih receptih tradicionalne kitajske medicine. Tako npr. na Kitajskem sveže korenine uporabljajo za zdravljenje duševnih motenj. Plodove uporabljajo pri pojavu krvi v blatu in urinu, spermatoreji in trihomonozi, ki jo povzroča okužba z bičkarjem *Trichomonas vaginalis* (Donné 1836). Posušena skorja korenin in debela posekanega jeseni, ko je vsebnost učinkovin v skorji največja, je oficinalno zdravilo, ki deluje kot adstringent, hladi, zdravi grižo, črevesne krvavitve, menoragijo in spermatorejo ter prolaps rektuma po porodu. Listi velikega pajesena so nekoliko strupeni in pri zaužitju vplivajo na živčni sistem, in sicer povzročajo zaspanost in zmedenost ter upočasnjeno dihanje in šibek pulz. V zunanji uporabi poparek listov uporabljajo pri kožnih težavah za izpiranje, zlasti pri abscesih in srbečicah. Sok mladih listov v kombinaciji s še drugimi vrstami pa uporabljajo pri zdravljenju plešavosti (Hu, 1979).

Veliki pajesen se v tradicionalni medicini uporablja tudi za zdravljenje gonoreje, hemoroidov, prehlada, epilepsije, anemije, proti krčem in astmi. Ekstrakt velikega pajesena dokazano zniža tudi telesno temperaturo, blaži bolečino in pomaga pri razjedi na želodcu (Rashed in sod., 2012). Kundu in Laskar (2010) navajata, da je učinkovit tudi kot antihelmintik, pri spodbujanju menstrualnega cikla, zdravljenju očesnih bolezni in garij.

Veliki pajesen so že od vsega začetka v Evropi in Ameriki sadili in razširjali kot okrasno drevo, posebej primerno za gojenje v mestnem okolju. V določenih delih Mediterana pa je še danes priljubljen, ker daje senco. Veliki pajesen je namreč ena redkih drevesnih vrst, ki dobro uspeva v suhem podnebju in v nerodovitni zemlji (Bardsley in Edwards-Jones, 2007). Prav zaradi teh lastnosti so z njim pogozdovali goličave, ga sadili kot zaščito pred erozijo tal, zlasti na strminah, vzdolž cestnih koridorjev ter tudi v živih mejah. V petdesetih

letih prejšnjega stoletja so ga v jugovzhodni Avstriji v ta namen zasadili 160 ha letno (Kowarik in Säumel, 2007).

Za kurjavo je les velikega pajesena malo vreden (Khalil in sod., 2008), in sicer zaradi majhne energijske vrednosti, slabe gorljivosti ter smrdljivega in zadušljivega dima (Brus in Dakskobler, 2001). Kljub temu je na Kitajskem njegova uporaba v ta namen izjemno pogosta. Sicer na Kitajskem les velikega pajesena uporabljajo tradicionalno za izdelavo posode za kuhanje na pari, les starejših dreves pa je kvaliteten in primeren za izdelavo pohištva in glasbenih instrumentov (Hu, 1979).

Pri nas na Krasu ga včasih uporabljajo za izdelavo fižolovk in toporišč za sekire (Brus in Dakskobler, 2001).

Čeprav ima les velikega pajesena veliko gostoto, je zaradi velike sposobnosti krčenja in nabrekanja manj primeren za obdelavo. Miao in sod. (2014) navajajo, da kemična obdelava furnirja velikega pajesena z urea-formaldehid pre-polimerom in kompresijsko sušenje izboljšajo lastnosti lesa, in sicer zmanjšajo krčenje in nabrekanje, povečajo upogibno trdnost in trdoto lesa.

Zaradi hitre rasti je les velikega pajesena zanimiv tudi za proizvodnjo papirja. Baptista in sod. (2014) so preučevali lastnosti papirne kaše, pridobljene iz lesa velikega pajesena starega 2 in 25 let. Ugotovili so, da je kaša, pridobljena iz dreves starih 25 let, podobna referenčni kaši evkalipta, ki se pogosto uporablja za izdelavo papirja, vendar je izkoristek lesa pri velikem pajesenu manjši. Raziskave, ki so jih opravili Ferreira in sod. (2013) kažejo na to, da je pri izdelavi papirja bolje uporabljati mešanico kaše velikega pajesena in kaše evkalipta.

Moser in Vaughn (2012) ugotavljata, da veliki pajesen ni primeren za proizvodnjo biodizla, tudi zaradi majhne vsebnosti maščobnih kislin.

O uporabi listov velikega pajesena v proizvodnji svile v provinci Shandong obstajajo pisni viri, ki segajo v čas vladanja dinastije Tang (618–907 n.št.). Drevesa tam gojijo zaradi listov, ki so hrana gosenicam sviloprejk vrste *Attacus cyntia* Drury, 1773 (*Samia cyntia* (Drury, 1773)). Svila, ki jo proizvajajo iz kokonov je groba, trpežna ter se ne barva in je znana kot naravna kitajska svila ali t.i. Shantung svila, ki so jo pred drugo svetovno vojno izvažali v vsa večja azijska, ameriška in evropska mesta (Hu, 1979). Prvi živi kokoni te vrste sviloprejk so v Evropo, natančneje v Italijo, prispeli novembra leta 1856. Poslal jih je misijonar Fantoni iz Piedmonta, ki je deloval na Kitajskem, in sicer prijateljem v Turin. Naslednje leto spomladi so samice imagov odlegle prva jajčeca, prav takrat pa se je v Turinu zadrževal ugleden francoski naravoslovec M. Guerin de Meneville, ki je kokone (bube) ponesel v Francijo, kjer se je začela dobičkonosna proizvodnja svile z nizkimi

stroški in to ravno v času, ko je zaradi bolezni murv, tradicionalno svilogojstvo zamiralo. Proizvodnja te svile, ki je bila po kvaliteti sicer slabša od tradicionalne in bi deloma nadomeščala uvoz bombaža, je vzbudila celo zanimanje vladarja in je obetala razcvet nove panoge. Svilo so odkupovali tudi v Lyonu, prestolnici proizvodnje svile (Tyson, 1862).

V Koreji so veliki pajesen tradicionalno uporabljali za barvanje tekstila. Črna barva, ki jo daje, velja med naravnimi barvili za izredno obstojno, tudi na številna pranja in sončno svetlobo (Park, 2002; Park in sod., 2004).

Preučevanje cvetnega prahu in trosov v medu kitajskega izvora je pokazalo, da je veliki pajesen medonosna vrsta (Song in sod., 2012). Sicer se poganjke velikega pajesena uporablja tudi v tradicionalni korejski kuhinji (Bae, 2005).

Na drevesih velikega pajesena pa je bila opažena tudi mana, ki jo izloča tujerodni medeni škržat (*Metcalfa pruinosa* (Say, 1830)) (Fiori in sod., 2000).

Zunaj naravnega areala je pritisk herbivorije na veliki pajesen zaradi kompleksne kemijske sestave tkiv majhen (Kowarik in Säumel, 2007). Z listi in skorjo velikega pajesena se razliko od goveda lahko brez negativnih posledic prehranjujejo koze (Bourke, 1996).

Novejši poizkusi (Nagappan in Ha, 2014) uporabe listov velikega pajesena so pokazali na možnost uporabe slednjih pri sintezi izjemno učinkovitih (obstojnih do 600 °C) superhidrofobnih hibridnih mikro-nanokompozitov z odbojno in samočistilno sposobnostjo.

MALI JESEN (*Fraxinus ornus* L.)

Sestava in delovanje

Kostova je leta 2001 objavila pregled literature o kemijski sestavi in bioloških učinkih malega jesena. Kemijske raziskave kažejo, da so v skorji, listih in cvetovih malega jesena prisotne številne spojine, zlasti iz skupin hidroksikumarinov, sekoiridoidnih glukozidov, feniletanoidov in flavonoidov.

Mali jesen tako vsebuje številne hidroksikumarine, ki so lahko v prosti obliki ali v obliki glukozidov. Glavne sestavine v skorji so eskulin, eskuletin, fraksin in fraksetin. Vsebnost naštetih kumarinov znaša skupaj 7,8–9 %, sam eskulin pa dosega 6,3–8 % delež. Zaradi velike vsebnosti eskulina v skorji je ta vir za industrijsko pridobivanje eskulina in daje velike donose. Nasprotno je vsebnost ostalih kumarinov majhna. Cvetovi in listi vsebujejo zlasti cikorin, v manjšem deležu pa so prisotni tudi eskulin, eskuletin, fraksin in fraksetin.

Izkazalo se je tudi, da koncentracije cikorina, eskulina, eskuletina in fraksina v skorji, listih in poganjkih sezonsko nihajo. Skupna vsebnost štirih kumarinov je največja v času zorenja plodov. Cikorin v listih ni vedno prisoten, med cvetenjem in zorenjem plodov pa je njegova koncentracija največja, vsebnosti eskulina in fraksina pa se takrat bistveno zmanjšata (Kostova, 2001). Iossifova in sod. (1997) poleg tega navajajo, da so v skorji prisotne tudi sledi izoskopoletina in skopoletina. Kostova in Iossifova (2007) pa med kumarini prisotnimi v malem jesenu navajata še 7-metileskulin, skoparon in 6,7,8-trimetoksikumarin.

Sekoiridoidni glukozi oleozidnega tipa se nahajajo v skorji in listih (Kostova, 2001). Makrociklični sekoiridoidi (inzularozid in hidroksiornoizid) pa so po navedbah Kostove in Iossifove (2007) v rodu *Fraxinus* prisotni samo pri malem jesenu ter vrsti *F. uhdei* (Wenz.) Lingelsh. in *F. insularis* Butler. Iossifova in sod. (1998) so iz skorje izolirali ligstroizid, inzularozid, hidroksiornoizid, oleuropein, framozid, hidroksiframozid A in hidroksiframozid B. Iossifova in sod. (1993) so prav tako iz skorje izolirali tudi ornozid, iz listov pa so bili izolirani sekoiridoidi ligstroizid, inzularozid in hidroksiornoizid.

Iz skorje malega jesena je bila izolirana tudi spojina, ki je sestavljena iz kumarin glukoziida in sekoiridoida, imenovana eskuzid (Iossifova in sod., 2002).

Iz skorje so Iossifova in sod. (1999) izolirali tudi feniletanoide, natančneje šest estrov kavne kisline, in sicer 2-(4-hidroksifenil)-etil-(6-O-kafeoil)- β -D-glukopiranoizid, kalceolari-ozid B, verbaskozid, izoakteozid, lugrandozid in izolugrandozid. Prav tako iz skorje sta bila izolirana tirozol in ornozol, iz listov pa je bil izoliran kalceolarioizid B (Kostova, 2001).

Od flavonoidov so bili iz listov izolirani apigenin, kvercetin, rutin, kvercetin 3-O-galaktoizid in kvercetin 3-O-glukoizid, iz cvetov pa ramnetin, kvercetin, rutin, kvercetin 3-O-galaktoizid, kvercetin 3-O-digalaktoizid in kvercetin 3-O-ramnoizid. Flavonoidi izolirani iz skorje so kvercetin, kvercetin 3-O-ramnoizid in kvercetin 3-O-galaktoizid (Kostova, 2001). Kostova in Iossifova (2007) navajata, da so bili iz malega jesena izolirani tudi izokvercetrin, kvercetrin, hiperoizid in kvercetin-3,7-digalaktoizid.

Iz malega jesena pa so bile izolirane tudi organske kisline. V skorji in listih so bile najdene kavna, galna in p-kumarna kislina, v listih in cvetovih urzolna kislina, v cvetovih pa maščobne kisline (Kostova, 2001). Kostova in Iossifova (2007) dodatno navajata med kisljinami izoliranimi iz malega jesena še vanilijevo kislino, ferulično kislino, siringično kislino in 2,4-dihidroksibenzoično kislino.

Iz skorje je bil izoliran tudi lignan 1-hidroksipinorezinol-4'- β -D-glukoizid (Iossifova in sod., 1998), skorja pa vsebuje tudi sitosterol glukoizid in 2 % taninov pirokateholnega tipa.

Iz listov je bil izoliran karoten, iz mane pa manitol, glukoza, fruktoza in oligosaharidi. Manitol poleg tega najdemo še v skorji in cvetovih. Iz cvetov pa je bil izoliran tudi sitosterol, iz olja semen pa tokoferol in tokotrienol (Kostova, 2001).

V skorji in listih so našli tudi mikroelemente, in sicer Mg, Ca, Zn, Mn, Cu, Co in Ni (Kostova, 2001).

Kostova (2001) v svojem pregledu tudi navaja, da poskusi na podganah in miših kažejo, da etanolov ekstrakt skorje malega jesena in eskuletin nista toksična za živali pri peroralnem uživanju in imata izjemen učinek na regeneracijo kože, zlasti eskuletin in fraksetin pa delujeta kot zaščita proti soncu, z učinkom primerljivim komercialnim sestavinam krem.

Delovanje različnih koncentracij etanolnih ekstraktov skorje malega jesena in eskuletina, eskulina, fraksetina ter fraksina so preučevali tudi Marinova in sod. (1994). Ugotovili so, da so ekstrakt skorje, fraksetin in nekoliko manj eskuletin močni antioksidanti, fraksin in eskulin pa učinkujeta kot šibka antioksidanta.

Stefanova in sod. (1995) nadalje ugotavljajo, da ima etanolni ekstrakt skorje malega jesena močen protivneten učinek pri inducirane edemu, kar potrjuje spoznanja tradicionalne medicine in nakazuje, da je to učinek kumarinov, in sicer eskulina.

Kostova in Iossifova (2007) navajata, da je vodni ekstrakt listov zelo učinkovit proti kvasovki *Candida albicans*, vodni ekstrakt skorje pa nekoliko manj učinkovit proti bakteriji *Staphylococcus aureus*.

Papazahariadou in sod. (2010) na osnovi poskusa ugotavljajo nadalje, da mali jesen deluje pri piščancih, ki so imeli endoparazite (protozoj) *Eimeria tenella* (Tyzzer, 1929), kot kokcidostatik.

Uporaba

Liste je mogoče uporabiti za črno barvanje (Brus, 2008). O tej nekdanji praksi v centralni Italiji poročajo Idolo in sod. (2010).

Njegovo listje in poganjki so dobra krma za koze in ovce (Kotar in Brus, 1999). Listje malega jesena je namreč pomembno prehransko dopolnilo v času suše pri vzreji koz v mediteranskem svetu, kjer so sicer glaven vir hrane listi prnarja. Koze, katerim so julija in septembra h krmi dodajali liste malega jesena, so pridobile na teži, in sicer bistveno bolj julija. Izkazalo se je, da je prehranska vrednost listja malega jesena jeseni bistveno manjša,

hkrati pa koze med vsemi razpoložljivimi vrstami julija najraje sežejo prav po malem jesenu (Papachristou in sod., 1999).

Skorjo malega jesena so v tradicionalni medicini uporabljali za zdravljenje ran, vnetij, artritisa in griže (Iossifova in sod., 2002). Sok iz listja malega jesena je dolgo veljal za najbolj učinkovito zdravilo pri kačjem ugrizu (Kotar in Brus, 1999; Brus, 2012).

Abouزيد in sod. (2014) so preučevali antihiperglikemični učinek 16 vrst rastlin in 4 vrst alg, ki se v Egiptu uporabljajo pri zdravljenju diabetesa. V tradicionalni egiptovski medicini se namreč za zdravljenje diabetesa predpisuje jemanje namoka malega jesena zjutraj in ponoči. Ugotovili so, da v okviru preučevanih vrst sodi mali jesen (semena) med najučinkovitejše antidiabetike. Mali jesen sicer ne zviša ravni inzulina, torej ne poveča sekrecije inzulina, temveč verjetno vpliva na njegovo izboljšano delovanje ali deluje na druge mehanizme, ki niso povezani z inzulinom.

Guarrera (1999) je zbral podatke, ki kažejo na to, da je bil v centralni Italiji v tradicionalni medicini mali jesen ena najpogostejše uporabljenih rastlin za uničevanje zajedavcev (žuželk in glist) in repelentov. Iz izvlečka cvetov, poleti nabranih listov in pozimi nabrane skorje so umivali lasišče v primeru ušivosti. Če so domače živali imele gliste, so jim dali zelo grenak izvleček listov. Kokoši, ki so imele uši, pa so umili s poparkom ali jim dali piti izvleček vej ali izvleček iz cvetov, listov in skorje.

Veliko večji pomen je imel mali jesen pri pridobivanju mane. Ta se razlikuje od listne mane pri npr. jelki, saj nastane z vrezom v skorjo, ki sega vse do kambija. Ta postopek so opravili v juliju in avgustu. Iz vreza se nato cedi sok rjavkaste barve, ki na zraku v nekaj urah kristalizira v rumenobelo kristalčasto maso, t. i. pravo mano. V južni Italiji in na Siciliji so v ta namen imeli nekdanje nasade malega jesena. Tako so na površini 1 ha, kjer je raslo približno 5000 dreves malega jesena, pridobili do 1000 kg mane na leto. Če tej mani dodamo vodo, sladkor in vinski cvet (razmerje 10:33:55:2) dobimo manin sirup (*Sirupus Manna*), ki je poznano zdravilo, ki zdravi kašelj in deluje blago odvajalno. Mano so poznali že v srednjem veku in so jo prvotno nabirali samo na ranjenih mestih drevesa, v 18. stoletju pa se je zaradi želje po večjem donosu, sistematično pričelo z vrezovanjem v skorjo drevesa. V novejšem času so s to dejavnostjo prenehali (Kotar in Brus, 1999, Dumont, 1992).

Mali jesen je tudi medonosna vrsta, večino donosa predstavlja mana, ki jo proizvaja več vrst sesajočih škrlatov (Brus, 2012). Analiza vzorcev medu iz hrvaške obale Jadrana kaže, da je med rastlinami brez nektarja v medu najpogostejši prav pelod malega jesena, njegova koncentracija pa je bila med vzorci zelo variabilna (Primorac in sod., 2008).

Cvetoča drevesa pa tudi poživijo kraško pokrajino in povečajo njeno estetsko vrednost. Izredno lepe so tudi vijolične in oranžne jesenske barve listja. Zaradi teh lastnosti ga sadimo tudi kot okrasno drevo (Brus, 2008, 2012). Ker pa je odporen na razne vrste onesnaževanja, je primeren tudi za mestne parke (Kotar in Brus, 1999).

Mali jesen je bil v Sloveniji z vidika proizvodnje lesa manj pomembna drevesna vrsta. Lastniki gozdov so ga namreč šteli za plevel, zato se je ohranil samo tam, kjer druge drevesne vrste niso mogle uspevati; to pa so skrajno suhe in tople lege s plitvimi in siromašnimi tlemi. Podobne rastiščne razmere vladajo na nekdanjih kraških goličavah, ki jih je pričel znova zaraščati gozd. V teh prvih fazah gozda prevladuje prav mali jesen. S svojim bogatim koreninskim pletežem ustvarja tla in razmere za rast drugih, bolj zahtevnih drevesnih vrst, kot so hrast, javor, češnja in podobne (Kotar in Brus, 1999).

Les malega jesena je trpežen in podoben lesu velikega jesena, vendar ga uporabljajo le v kolarstvu in za izdelovanje palic in kolesnih naperkov, saj so debla krajša in z manjšimi obsegi. Ravni hlodi dolžine 4 m ali več so redkost. Stari Grki so les malega jesena uporabljali za izdelovanje nožnic za meče, Rimljani pa za kopjišča. Danes ga največ pokurimo (Kotar in Brus, 1999; Brus, 2008, 2012).