

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA LESARSTVO

Matic RADIČ

**VARIABILNOST DIMENZIJ TRAHEID V LESU SMREKE S PANŠKE
REKE**

DIPLOMSKI PROJEKT
Univerzitetni študij – 1. stopnja

**DIMENSION VARIABILITY OF TRACHEIDS IN THE SPRUCE
WOOD FROM PANŠKA REKA, SLOVENIA**

B. Sc. THESIS
Academic Study Programme

Ljubljana, 2012

Diplomski projekt je zaključek Univerzitetnega študija lesarstva – 1. stopnje. Laboratorijsko delo je bilo opravljeno na Katedri za tehnologijo lesa, Oddelka za lesarstvo, Biotehniške fakultete, Univerze v Ljubljani. Analize so bile opravljene na preparatih iz arhiva katedre.

Senat oddelka je za mentorico diplomskega projekta imenoval prof. dr. Katarino Čufar, za somentorja dr. Petra Prislana in za recenzenta doc. dr. Maksa Merelo.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik:

Član:

Član:

Datum zagovora:

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela.

Matic Radič

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD Dul
DK UDK 630*811.154
KG les/smreka/*Picea abies*/traheide/analiza slike/histometrija
AV RADIČ, Matic
SA ČUFAR, Katarina (mentorica)/PRISLAN, Peter (somentor)/MERELA, Maks (recenzent)
KZ SI-1000 Ljubljana, Rožna dolina, c. VIII/34
ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo
LI 2012
IN VARIABILNOST DIMENZIJ TRAHEID V LESU SMREKE S PANŠKE REKE
TD Diplomski projekt (univerzitetni študij – 1. stopnja)
OP VIII, 28 str., 2 pregl., 18 sl., 8 vir.
IJ sl
JI sl/en
AI Na mikroskopskih slikah prečnih prerezov lesa 6 smrek (*Picea abies*) z rastišča pri Ljubljani smo v branikah, nastalih v letih 2009, 2010 in 2011, s pomočjo analize slike izmerili dimenzije traheid (radialne prečne dimenzije traheid in radialne prečne dimenzije lumnov) ter izračunali dvojne debeline celičnih sten. Na osnovi predhodnih raziskav nastajanja lesa, smo rekonstruirali kdaj med rastno sezono so nastale posamezne traheide. Največje srednje dimenzije lumnov (35,89 - 40,02 μm) in najmanjše dvojne debeline celičnih sten (6,79 - 7,34 μm) so imele celice nastale od 6. aprila do 1. junija, najožje lumne (4,67 - 7,37 μm) in najdebelejše dvojne stene (13,05 - 14,45 μm) pa celice, ki so nastale od 6. julija do 28. septembra. Prehod iz ranega v kasni les (izračunan po Morkovi formuli), smo zabeležili v celicah, ki so nastale od 15. junija do 15. septembra. Hipotezo, da se dimenzije lumnov in sten celic, nastalih v istih časovnih obdobjih med drevesi na istem rastišču, ne razlikujejo, smo potrdili le delno. Statistične analize niso potrdile razlik v dimenzijah celic, ki so nastale v istih časovnih obdobjih v letih 2009, 2010 in 2011. Prav tako nismo ugotovili statistično značilnih razlik v času prehoda iz ranega v kasni les med leti. Domneve, da obstaja zveza med klimo in dimenzijami traheid, nismo mogli potrditi.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Dul
DC UDC 630*811.154
CX wood/Norway spruce/*Picea abies*/tracheids/image analysis/histometry
AU RADIČ, Matic
AA ČUFAR, Katarina (supervisor)/PRISLAN, Peter (co-supervisor)/MERELA, Maks (reviewer)
PP SI-1000 Ljubljana, Rožna dolina, c. VIII/34
PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Wood Science and Technology
PY 2012
TI DIMENSION VARIABILITY OF TRACHEIDS IN THE SPRUCE WOOD FROM PANŠKA REKA, SLOVENIA
DT B. Sc. Thesis (Academic Study Programme)
NO VIII, 28 p., 2 tab., 18 fig., 8 ref.
LA sl
AL sl/en
AB We analysed microscopic images of cross-sections of wood of 6 spruce (*Picea abies*) trees from a site near Ljubljana. We measured the dimensions of tracheids (radial dimensions of tracheids, and radial dimensions of lumina) and we also calculated their double cell wall thicknesses in the growth rings formed in 2009, 2010 and 2011. Image analysis system was used for measurements. Based on previous research, we reconstructed the time of formation of individual cells (tracheids) during 3 growing seasons. Maximal mean lumen dimensions (35.89 to 40.02 μm) and the smallest double cell wall thicknesses (6.79 to 7.34 μm) were found in cells formed between April 6 and June 1. The narrowest lumina (4.67 to 7.37 μm) and the thickest double cell walls (13.05 to 14.45 μm) were observed in the cells formed between July 6 and September 28. The transition from early to late wood (according to Mork's formula) was observed in cells formed between June 15 and September 15. The hypothesis that lumen and wall dimensions of cells formed in the same time periods do not differ among trees was confirmed only partially. Statistical analyses did not confirm the differences in the sizes of cells formed in the same periods of the years 2009, 2010 and 2011. Furthermore, we did not find statistically significant differences regarding the time of the transition from early- to late-wood in different years. We could not confirm the presumption that there is a link between climatic conditions and tracheid dimensions.

KAZALO VSEBINE

str.

Ključna dokumentacijska informacija (KDI)	III
Key Words Documentation (KWD)	IV
Kazalo vsebine	V
Kazalo preglednic.....	VI
Kazalo slik.....	VII
Kazalo prilog.....	VIII

1	UVOD	1
2	PREGLED OBJAV	2
2.1	ANATOMIJA SMREKE	2
2.2	NASTAJANJE LESA	2
2.3	RANI IN KASNI LES	3
2.4	TRAHEIDOGRAM	5
3	MATERIAL IN METODE.....	6
3.1	TESTNA DREVESA	6
3.2	ANALIZA SLIKE	6
3.2.1	Zajem slike	6
3.2.2	Merjenje dimenzij traheid s pomočjo programa za analizo slike	6
3.2.3	Statistična analiza podatkov	8
4	REZULTATI IN RAZPRAVA	9
5	SKLEPI	24
6	POVZETEK.....	26
7	VIRI.....	28

ZAHVALA

PRILOGE

KAZALO PREGLEDNIC

	str.
Preglednica 1: Prikaz dimenzije lumnov in dvojnih debelin celičnih sten ter prehod iz ranega v kasni les po dnevih v letu.	17
Preglednica 2: Izračun dneva v letu, ko so nastale prve celice kasnega lesa po Morkovem pravilu.....	18

KAZALO SLIK

	str.
Slika 1: Različne faze nastanka celice in celične stene v različnih trenutkih diferenciacije na primeru traheide iglavca: (a) meristemska celica s tanko steno, (b) celična delitev in nastanek nove stene, (c) površinska rast celice, ki jo obdaja primarna stena, (d) debelitev stene - odlaganje plasti sekundarne stene in (e) lignifikacija celične stene (iz Čufar, 2006).....	3
Slika 2: Kriterij po Morku za določitev meje med ranim in kasnim lesom. H kasnem lesu prištevamo tiste celice, ki imajo radialno dimenzijo lumna manjšo kot je dvojna debelina tangencialne celične stene (Čufar, 2006).....	4
Slika 3: Prečni prerez lesa smreke in prikaz meritev radialnih dimenzij celic in lumnov vzdolž treh radialnih nizov s pomočjo programa Nis-Elements BR 3.0. Zelene vodoravne črte prikazujejo razdelitev branike s pomočjo Gompertzove funkcije na pasove, ki so nastali v 1 tednu.....	7
Slika 4: Prikaz smeri merjenja radialnih dimenzij celic od srednje do srednje lamele, ter radialnih dimenzij lumnov.	8
Slika 5: Radialna dimenzija lumnov traheid v μm glede na dan nastanka za vseh 6 dreves v letu 2009.	9
Slika 6: Radialna dimenzija lumnov traheid v μm glede na dan nastanka za 6 dreves iz leta 2010.....	10
Slika 7: Radialna dimenzija lumnov traheid v μm glede na dan nastanka v letu 2011.....	11
Slika 8: Dvojna debelina celičnih sten v μm za 6 dreves nastalih v letu 2009	12
Slika 9: Dvojna debelina celičnih sten za leto 2010 za povprečje 6. dreves v μm	13
Slika 10: Dvojna debelina celične stene v μm za povprečje 6. dreves in leto 2011.	14
Slika 11: Povprečne radialne dimenzije lumnov ($\pm$ standardni odklon) za 6 dreves v letih 2009, 2010 in 2011.....	15
Slika 12: Povprečne dvojne debeline celičnih sten traheid s standardnimi odkloni za povprečje 6. dreves glede na dan nastanka (DOY) v letih 2009, 2010 in 2011.....	16
Slika 13: Frekvenčna porazdelitev radialnih širin lumnov v ranem in kasnem lesu v branikah nastalih v letih 2009, 2010 in 2011 za 6 dreves.	19
Slika 14: Frekvenčna porazdelitev dvojnih debelin celičnih sten v ranem in kasnem lesu v branikah 6. dreves nastalih v letih 2009, 2010 in 2011.....	19
Slika 15: Variabilnost dneva prehoda iz ranega v kasni les za 6 dreves v letih 2009, 2010 in 2011.....	20
Slika 16: Variabilnost maksimalnih in minimalnih dimenzij lumnov ter dnevi v letu, ko so nastale celice, ki so imele maksimalne in minimalne dimenzije lumnov v letih 2009, 2010 in 2011.....	21
Slika 17: Variabilnost maksimalnih in minimalnih dimenzij dvojne debeline celične stene ter dnevi v letu, ko so nastale celice, ki so imele maksimalne in minimalne dimenzije celičnih sten za 6 dreves v letih 2009, 2010, 2011 in vsa tri leta ter v katerih dnevih v letu so bili ti podatki doseženi.....	22
Slika 18: Prikaz temperature (povprečne dnevne temperature) in mesečne količine padavin za leta 2009, 2010 in 2011. Rdeče vodoravne črte prikazujejo čas, ko je nastopil prehod iz ranega v kasni les. Tanka oranžna črta prikazuje obdobje, ko smo zabeležili maksimalne dimenzije lumnov, tanke rumene črte prikazujejo čas, ko so nastopile minimalne dimenzije lumnov. Debele zelene črte prikazujejo kdaj so nastopile maksimalne dvojne debeline celičnih sten, debele modre črta pa prikazujejo minimalne dvojne debeline celičnih sten.	23

KAZALO PRILOG

Priloga 1: Slike vzorcev 6. dreves na katerih so se opravljale meritve za leto 2009

Priloga 2: Slike vzorcev 6. dreves na katerih so se opravljale meritve za leto 2010

Priloga 3: Slike vzorcev 6. dreves na katerih so se opravljale meritve za leto 2011

1 UVOD

Navadna smreka (*Picea abies* (L.) Karst.) je avtohtona drevesna vrsta v severni Evropi in v gorovjih srednje Evrope, vendar so jo zaradi gospodarjenja z gozdovi razširili po vsem kontinentu. Smrekov les ima razločne branike in razločen rani in kasni les, pri čemer je prehod iz ranega v kasni les običajno postopen. Srednja gostota smrekovine (ρ_0) je 430 kg/m^3 z razponom od 300 do 640 kg/m^3 njena variabilnost pa je odvisna predvsem od deležev celičnih sten in lumnov oz. ranega in kasnega lesa (Čufar, 2006).

Dimenzije traheid in debeline celičnih sten se spreminjajo od ranega proti kasnemu lesu. Proučevali so jih v številnih študijah. Običajno proučujejo dimenzije traheid glede na njihovo mesto v braniki, še vedno pa slabo poznamo kdaj med letom nastajajo traheide določenih dimenzij. Če poznamo dinamiko nastajanja branik, je mogoče preučevati tudi dimenzije traheid v odvisnosti od časa nastanka med vegetacijsko dobo.

Na Katedri za tehnologijo lesa so potekale raziskave dinamike nastajanje lesa smreke z rastišča Panška reka pri Ljubljani od leta 2009 do 2011. Na živih drevesih so spremljali priraščanje ksilemske branike v tedenskih intervalih med vegetacijsko dobo. Tako pridobljen material/vzorci omogočajo nadaljnje anatomske in histometrične študije, ki omogočajo, da lahko pridobimo ne le informacije o dimenzijah celic ampak tudi o času njihovega nastanka.

Cilji diplomskega projekta so bili:

- na mikroskopskih slikah prečnih prereзов branik smreke, nastalih v letih 2009, 2010 in 2011 s pomočjo sistema za analizo slike izmeriti prečne dimenzije traheid (radialne prečne dimenzije traheid in radialne prečne dimenzije lumnov) in izračunati dvojne debeline celičnih sten;
- opraviti primerjave radialnih prečnih dimenzij lumnov in dvojne debeline celične stene znotraj branike, in v branikah različnih dreves, nastalih v istem časovnem obdobju;
- ugotoviti razlike v radialnih dimenzijah lumnov in dvojne debeline celične stene nastalih v istem obdobju, a v različnih letih;
- interpretirati rezultate s pomočjo vremenskih podatkov.

Postavili smo naslednje delovne hipoteze:

- prečne dimenzije lumnov in dvojne debeline celične sten nastalih v istih časovnih obdobjih se med drevesi na istem rastišču ne razlikujejo;
- obstajajo razlike v prečnih dimenzijah lumnov in dvojnih debelin celičnih sten, ki so nastale v istih časovnih obdobjih med letom, a v različnih letih;
- prečne dimenzije traheid so odvisne od vremenskih razmer med rastno sezono.

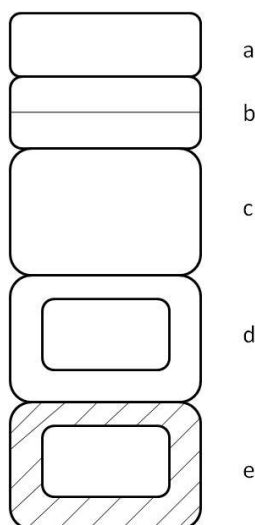
2 PREGLED OBJAV

2.1 ANATOMIJA SMREKE

Smreka (*Picea abies* (L.) Karst.) ima les z neobarvano jedrovino, kar pomeni, da se beljava in jedrovina barvno ne ločita. Osnovno tkivo smreke so aksialne traheide, ki predstavljajo več kot 90 % celotnega tkiva. Traheida je neperforirana lesna celica, ki jo z drugimi traheidami povezujejo obokane pikenje. Dolžina traheid je med 1300...2800 in 4800 μm (Wagenführ, 2007). Dvojna debelina sten aksialnih traheid je pri navadni smreki v ranem lesu 1,9...3,5...4,9 μm , v kasnem pa 9,3...10,7...11,6 μm . Radialni premer lumnov je v ranem lesu 16,0...32,0...45,0 μm , v kasnem lesu pa 6,4...17,4...22,0 μm (Wagenführ, 2007). Traheide so urejene v radialnih nizih. Pri smreki ločimo rani, prehodni in pa kasni les. Traheide ranega lesa imajo tanke celične stene, velike lumne in velike radialne dimenzije. Traheide kasnega lesa imajo debele stene, ozke lumne in manjše radialne dimenzije. V lesu smreke se pojavlja tudi trakovno tkivo. Predstavlja največ 10 % lesa. Trakovno tkivo je heterocelularno, sestavljeno iz trakovnih parenhimskih celic in trakovnih traheid. Komunikacija med parenhimskimi celicami poteka preko enostavnih pikenj. Parenhimske celice so s trakovnimi in aksialnimi traheidami povezane s polobokanimi piknjami. Poseben diagnostični pomen imajo pikenje v križnih poljih, med parenhimsko trakovno celico in aksialno traheido. To so polobokane pikenje, ki so v stenah traheid obokane, v stenah parenhimskih celic pa načeloma enostavne, v resnici pa značilno modificirane. Za smreko so značilne piceoidne pikenje v križnih poljih (Grosser, 1977, Čufar, 2006, Wagenführ, 2007). Trakovi pri smreki so načeloma enoredni, razen tistih, ki vsebujejo radialne smolne kanale. Ti so 2-3 redni. Les smreke ima normalne aksialne (na prečnem prerezu vidne z lupo) in radialne smolne kanale, ki so večinoma posamični. Ti so med seboj povezani in skupaj tvorijo omrežje. Smolni kanali so medcelični prostori, obdani z epitelnimi celicami, ki so pri smreki debelostene. V lesu so pogosti tudi večji smolni žepki (Čufar, 2006).

2.2 NASTAJANJE LESA

Proces nastanka sekundarnega ksilema (lesa) oz. ksilogeneza zajema celične delitve v kambiju in diferenciacijo, kjer se tankostene kambijeve celice razvijejo v funkcionalne elemente z lignificirano sekundarno celično steno. Diferenciacijo pri traheidnih elementih in vlaknih razdelimo na 5 zaporednih faz, ki so med seboj povezane. To so determinacija, postkambijska rast celic, biosinteza slojevite sekundarne celične stene, lignifikacija in programirana celična smrt. Ksilogeneza vodi do specializacija celic glede na njihovo kemijsko zgradbo, morfološke značilnosti in funkcije. Iz kambijeve celice nastanejo različni tipi ksilemskih celic, katerih edinstvene lastnosti in tridimenzionalna zgrabda določajo strukturo in s tem lastnosti. Delitve v kambiju in postkambijska rast določata širino letnega ksilemskega prirastka, odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije (Gričar, 2010).



Slika 1: Različne faze nastanka celice in celične stene v različnih trenutkih diferenciacije na primeru traheide iglavca: (a) meristemska celica s tanko steno, (b) celična delitev in nastanek nove stene, (c) površinska rast celice, ki jo obdaja primarna stena, (d) debelitev stene - odlaganje plasti sekundarne stene in (e) lignifikacija celične stene (iz Čufar, 2006)

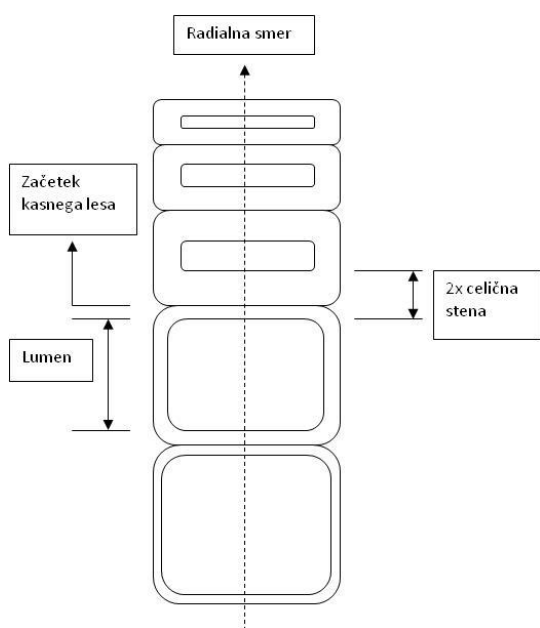
V razvoju celice in celične stene ločimo štiri faze: celično delitev, površinsko rast stene, debelitev (odlaganje) celične stene in lignifikacijo. Po delitvi meristemske celice najprej nastane srednja lamela, nato se odloži primarna stena. Celica primarno steno obdrži v fazi diferenciacije in površinske rasti, ko se njene dimenzije lahko nekajkrat povečajo, kot na primer radialna dimenzija in rast v dolžino pri traheidi iglavcev. Ko celica v skladu s funkcijo, ki ji je namenjena v rastlinskem telesu, dobi končno velikost in obliko, se na primarno steno odloži še sekundarna stena. Najprej se odložijo celulozne fibrile menjavajoče se orientacije, ki dajo sekundarni steni značilno plastno zgradbo. V zadnji fazi se v celulozni skelet inkrustira lignin. Tedaj dobi olesenela celična stena značilno trdnost oziroma togost (Čufar, 2006).

2.3 RANI IN KASNI LES

Na nastanek ranega in kasnega lesa naj bi vplivala razpoložljiva količina rastnih hormonov in hrane – produktov fotosinteze. Traheide ranega in kasnega lesa se razlikujejo po debelini celične stene in radialnem premeru celice. Nastanek kasnega lesa naj bi bil rezultat upočasnjene stopnje celičnih delitev, krajšega trajanja in zmanjšane stopnje postkambijske rasti ter daljšega obdobja sinteze sekundarne celične stene (Gričar, 2006). Rastni hormoni, prdvsem avksini, vplivajo na radialno dimenzijo, razpoložljivost pri fotosintezi nastale hrane, pa na debelino celične stene (Čufar, 2006). Količina hormonov in hrane sta medsebojno neodvisni in se spreminjata med vegetacijsko dobo. V obdobju intenzivne rasti poganjkov in listov je nivo rastlinskega hormona avksina, ki je bistven v procesu nastajanja celic, visok. To vpliva na nastanek celic z velikim premerom značilnih za rani les. V obdobju, ko je razvoj poganjkov in listov končan, količina avksina upada, ker ima za posledico nastanek celic majhnih radialnih dimenzij v kasnem lesu. Tako naj bi okolje posredno preko rasti poganjkov in nivoja avksina vplivalo na število in radialne dimenzije

celic. Nastanek tankih in debelih celičnih sten v različnih obdobjih vegetacijske dobe Larson (1962 iz Čufar, 2006) razlaga s tem, da se spomladi večina produktov fotosinteze uporabi za rast poganjkov in listov, poleti pa jih je več na razpolago za vgradnjo v celične stene lesa. Po grobi oceni kasni les začne nastajati v juliju in to najprej na bazi drevesa. Larson to pojasnjuje z avksinskim gradientom (različno koncentracijo avksina po deblu). Ko začne rast poganjkov pešati, se količina avksina zmanjšuje. Njegovo pomanjkanje najprej občuti kambij na bazi drevesa, ker je najdlje od mesta nastanka avksina. V območju krošnje razvijajoči se listi (iglice) zagotavljajo enakomerno oskrbo z avksinom skozi pretežni del vegetacijskega obdobja in s tem tvorbo traheid s širokimi lumni. Les krošnje in juvenilni les, ki nastajata v bližini mesta nastanka avksina, zato nimata izrazitega kasnega lesa. Avksin ima pomembno vlogo, vendar ni edini hormon, ki vpliva na aktivacijo kambija in diferenciacijo njegovih derivatov (Čufar, 2006).

Za razmejevanje med ranim in kasnim lesom pogosto uporabljamo kriterij po Morku (Mork, 1928 iz Čufar, 2006), po katerem h kasnem lesu prištevamo tiste celice v radialnem nizu, ki imajo radialno dimenzijo lumna manjšo kot je dvojna debelina tangencialne celične stene.



Slika 2: Kriterij po Morku za določitev meje med ranim in kasnim lesom. H kasnem lesu prištevamo tiste celice, ki imajo radialno dimenzijo lumna manjšo kot je dvojna debelina tangencialne celične stene (Čufar, 2006).

Na gostoto lesa, ki je bistvena lastnost lesa, bistveno vpliva delež ranega in kasnega lesa. Kasni les ima višjo gostoto kot rani les. Zato ima les z večjim deležem kasnega lesa višjo gostoto (Čufar, 2006).

2.4 TRAHEIDOGRAM

Rani in kasni les odražata pogoje, v katerij je les nastal, zato sta zanimiva za različne raziskave. Znana je metoda traheidograma (Vaganov, 1990), ki temelji na merjenju radialnih in tangencialnih dimenzij traheid in njihovih celičnih sten. Rezultat uporabe te metode je krivulja, ki ponazarja variiranje radialnih dimenzij traheid in tangencialnih celičnih sten v enem radialnem nizu. Tvorimo ga z meritvijo dimenzij celic in celičnih sten v povprečnem prerezu v radialni smeri. Metoda se je izkazala kot primerna za spremljanje rastnih mehanizmov kakor tudi sezonske diferenciacije lastnih celic. Meritve lahko opravimo s sistemi za analizo slike polavtomatsko, ali pa jih lahko delno avtomatiziramo (Zorec, 2004).

3 MATERIAL IN METODE

3.1 TESTNA DREVESA

Na katedri za tehnologijo lesa so v letih 2009 do 2011 potekale raziskave nastajanja lesa pri smreki (*Picea abies* (L.) Karst.) na rastišču Panška reka pri Ljubljani (46°00'S in 14°60'V; okoli 400 metrov nadmorske višine), kjer so iz šest živih dreves v tedenskih intervalih tekom rastne sezone z orodjem Trephor odvezemali mikro-izvrtke, naredili preparate prečnih prereзов in analizirali koliko lesa je nastalo v enem tednu.

V okviru tega diplomskega projekta smo za vsako drevo izbrali preparate prečnih prereзов popolnoma izoblikovanih branik, ki so nastale v letih 2009, 2010 in 2011 in na njih opravili meritve traheid. Meritve smo opravili na 6. drevesih. Na ta način smo analizirali 18 branik.

3.2 ANALIZA SLIKE

Preparati debeline 10 µm so bili obarvani s safraninom, ki se veže na polifenolne komponente v celični steni, kot je lignin ter z astra modrim, ki celulozo obarva modro. Za opazovanje in meritve smo uporabili mikroskop Nikon Eclipse E800 in digitalno kamero Nikon DS-Fil, za analizo slike pa računalniški program NIS-Elements BR 3.0.

3.2.1 Zajem slike

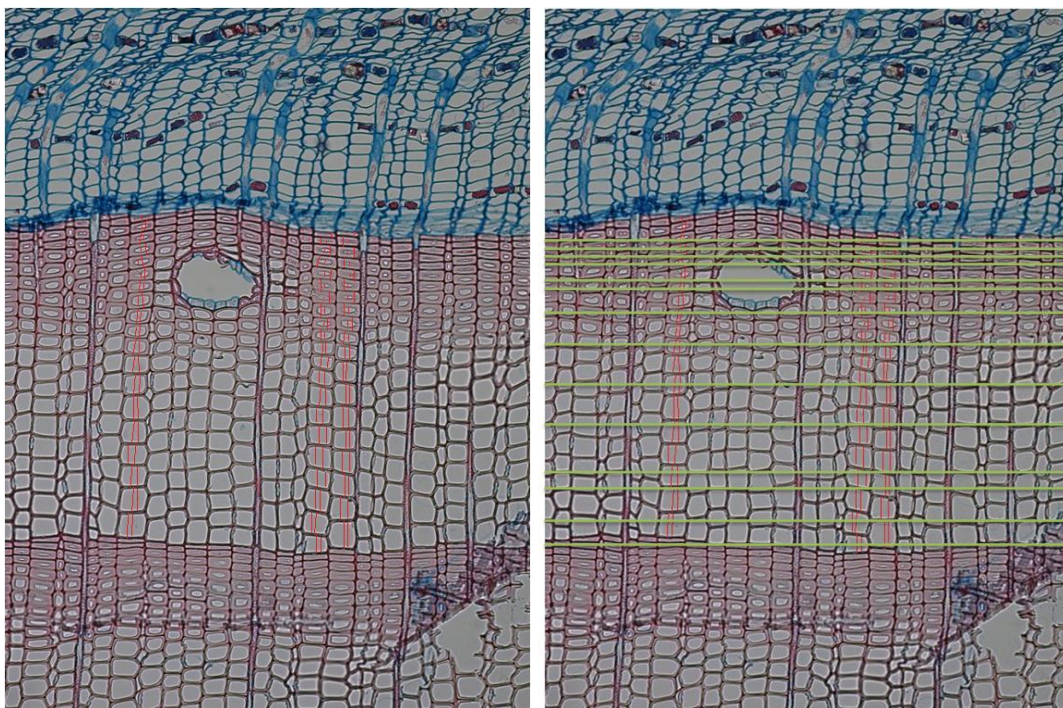
Očiščen preparat smo postavili na mizico mikroskopa ter uporabili objektiv z 10-kratno povečavo. S pomočjo premične in vrtljive mizice mikroskopa smo v vidno polje premaknili del preparata za analizo in sliko izostrili. S programom NIS-Elements BR 3.0. smo sliko najprej kalibrirali nato pa smo s funkcijo »Auto White« izenačili ozadje in tako izboljšali kontrast. Za zajetje slike smo uporabili funkcijo »Capture«.

V večini primerov so bile branike preširoke, da bi jih lahko zajeli v vidno polje objektiv. Zato smo preparat fotografirali po sekvencah, slike posameznih sekvenc pa smo nato združili s pomočjo funkcije »Stich Large Images«. Serijo fotografij za združevanje je bilo za ta namen potrebno posneti pri enaki osvetlitvi in ostrini. Sestavljeno sliko smo shranili v *.jp2 formatu in jo poimenovali s šifro, ki je vsebovala številko drevesa, datum odvzema vzorca, drevesno vrsto in mesto odvzema.

3.2.2 Merjenje dimenzij traheid s pomočjo programa za analizo slike

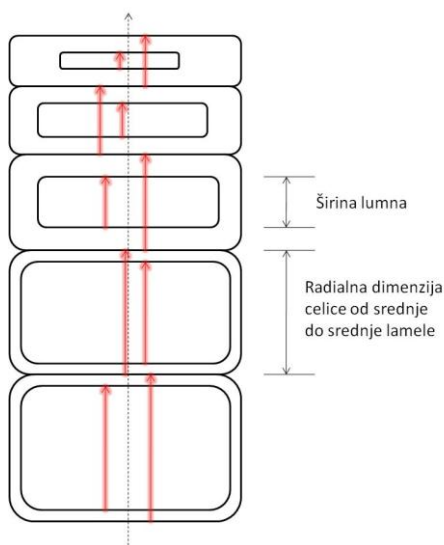
Po pripravi slike smo lahko začeli z meritvami v programu NIS-Elements BR 3.0. Najprej smo prešteli število traheid v radialnem nizu. To smo ponovili za tri radialne nize in določili povprečno število celic v raziskani braniki nastali v znanem letu. Na podlagi

števila celic in s pomočjo Gompertzove funkcije smo določili, koliko celic je nastalo v določenem tednu. Za tisti teden smo nato izmerili dimenzije posameznih celic (od srednje lamele do srednje lamele) in lumnov v radialni smeri. Za meritve smo uporabili program NIS-Elements BR 3.0. Nato smo podatke o meritvah uvozili v Microsoft Excel in izračunali povprečje dimenzij celic za določena obdobja. Na koncu smo izračunali še dvojno debelino celičnih sten za vsako celico v nizu. Dvojno debelino celične stene smo izračunali tako, da smo odšteli dimenzijo lumna od dimenzije traheide.



Slika 3: Prečni prerez lesa smreke in prikaz meritev radialnih dimenzij celic in lumnov vzdolž treh radialnih nizov s pomočjo programa Nis-Elements BR 3.0. Zelene vodoravne črte prikazujejo razdelitev branike s pomočjo Gompertzove funkcije na pasove, ki so nastali v 1 tednu.

Meritve smo morali opraviti polavtomatsko. Merili smo vedno najmlajšo braniko pod kambijem. Najprej smo določili tri radialne nize za meritve (slika 3). Vzdolž vsakega niza smo najprej prešteli število traheid. Nato smo se lotili merjenja radialnih dimenzij traheid (od srednje lamele do srednje lamele), nato pa še radialne dimenzije lumnov traheid. Meritve v posamezni braniki smo opravili v treh radialnih nizih.



Slika 4: Prikaz smeri merjenja radialnih dimenzij celic od srednje do srednje lamele, ter radialnih dimenzij lumnov.

S klikanjem smo označili dimenzijo traheide in lumna kot prikazuje slika 4. Pri merjenju traheid smo vsako traheido označili od srednje do srednje lamele v radialni dimenziji čim bolj na sredini celice. Enak postopek smo uporabili, ko smo izmerili dimenzije lumnov. Meritve smo opravili na 18 branikah.

Rezultate meritev smo za nadaljnjo analizo sproti izvažali v program Microsoft Excel, kjer smo opravili statistično obdelavo podatkov in risanje grafov.

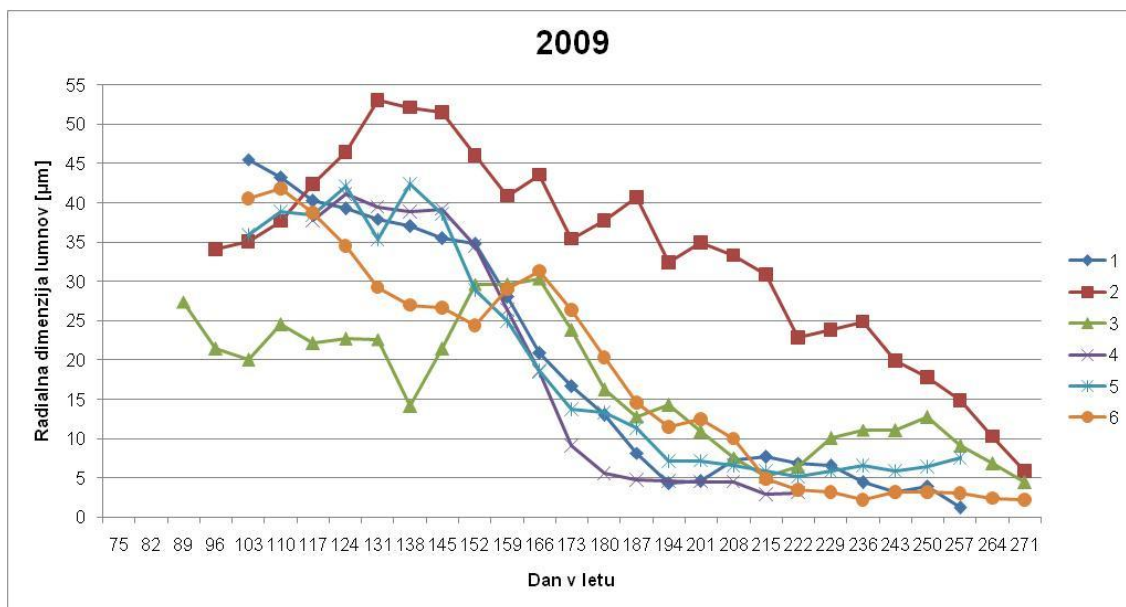
3.2.3 Statistična analiza podatkov

Za vsako leto smo ugotovili maksimalno in minimalno dimenzijo lumnov ter dvojno debelino celične stene. Določili smo tudi kdaj v letu je prišlo do minimalnih in maksimalnih vrednosti ter kdaj je prišlo do prehoda iz ranega v kasni les...

Če so si podatki med leti statistično različni, smo ugotavljali s pomočjo statističnega programa SPSS in funkcije, »Repeated measures ANOVA« oz. ANOVA (analiza variance) ponovljenih meritev.

4 REZULTATI IN RAZPRAVA

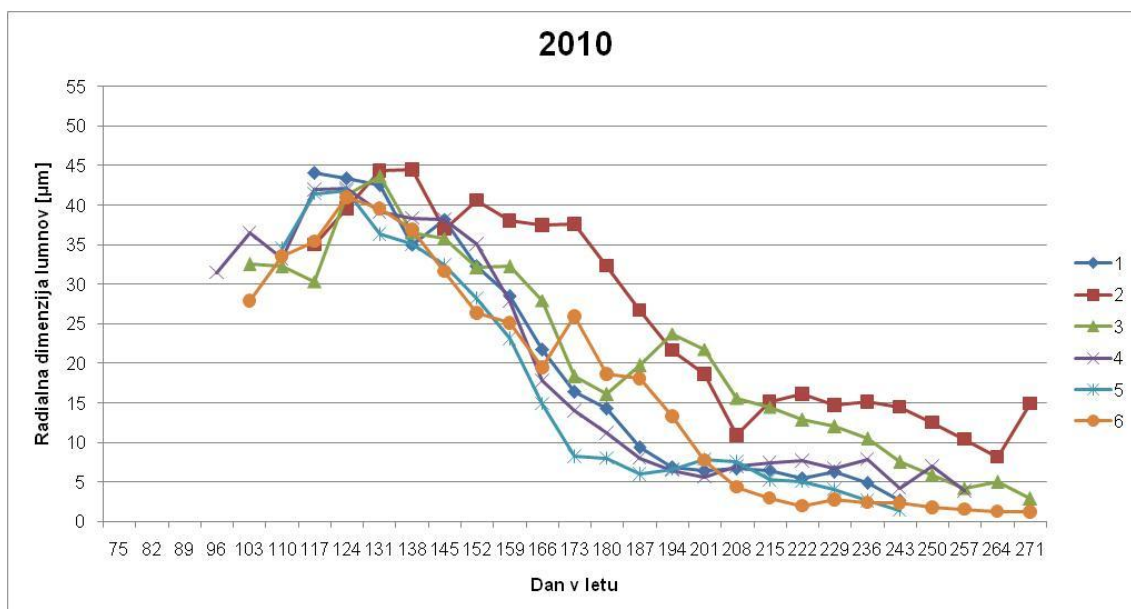
Iz slike 5 vidimo, da so v letu 2009 pri drevesu številka 3 okoli 30. marca (89. dan v letu – DVL) nastale traheje z radialnimi dimenzijami lumna $27,42 \pm 4,83 \mu\text{m}$. Glede na Gomperzovo funkcijo je pri drevesu 2, dne 6. aprila 2009 (96. dan v letu) nastala prva traheida z radilanimi dimenzijami $34,06 \pm 1,96 \mu\text{m}$. Pri drevesih 1, 5 in 6 so glede na Gomperzovo funkcijo nastale prve traheide 13. aprila 2009 (DVL 103) z radialnimi dimenzijeami lumnov $45,53 \pm 1,7 \mu\text{m}$, pri drevesu številka 5 $35,89 \pm 15,86 \mu\text{m}$ in pri drevesu 6 $40,59 \pm 17,04 \mu\text{m}$. V letu 2009 je imelo največjo radialno dimenzijo lumnov drevo 2 vse od DVL 117 (27. aprila 2009) pa do konca rastne sezone 28. septembra 2009 (DVL 271). Drevo številka 2 je doseglo maksimalno radialno dimenzijo 11. maja 2009 (DVL 131) $53,04 \pm 6,51 \mu\text{m}$. Pri drevesu številka 4 smo prvo radilano dimenzijo lumna izmerili 27. aprila 2009 (DVL 117), znašala je $37,78 \pm 6,44 \mu\text{m}$. Drevesa 1, 3, 4, 5 in 6 so od 8. junija 2009 (DVL 159) do 10. avgusta 2009 (DVL 222) imela zelo podobne trende spreminjanja dimenzij lumnov. Konec vegetacijske dobe okoli 222. dneva v letu (10. avgusta 2009) pri drevesu 4, 14. septembra 2009 (DVL 257) pri drevesu 1 in 5, 28. septembra 2009. Pri drevesih 2, 3, 6 so nastale traheide s širino lumnov pod $6 \mu\text{m}$.



Slika 5: Radialna dimenzija lumnov traheid v μm glede na dan nastanka za vseh 6 dreves v letu 2009.

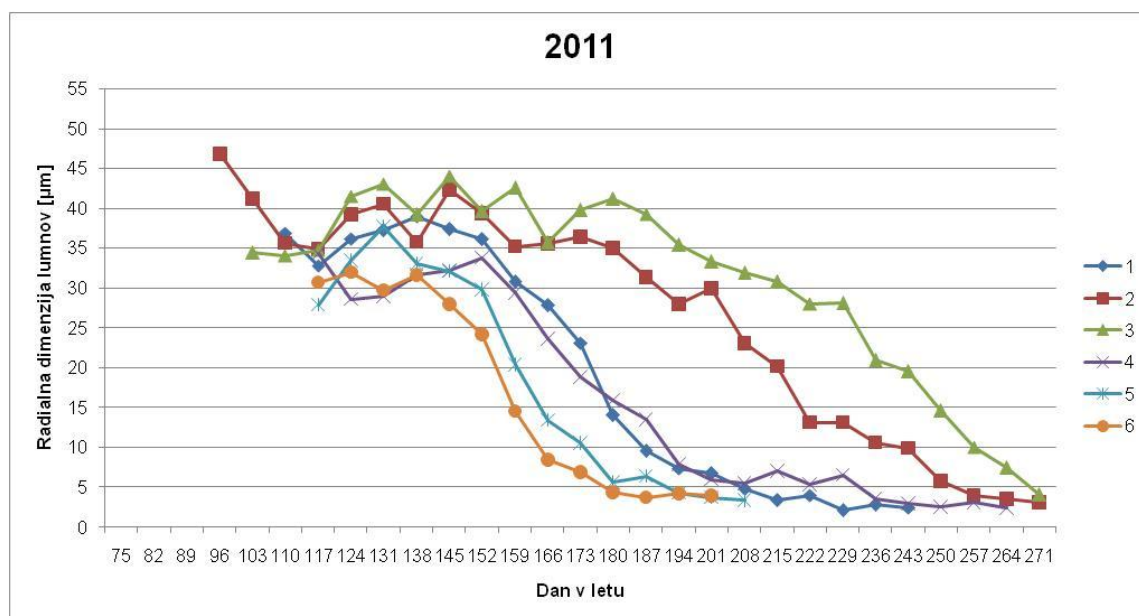
Prvo radialno dimenzijo lumnov v letu 2010 smo izmerili 6. aprila (DVL 96) pri drevesu 4. Dimenzija je znašala $31,51 \pm 3,43 \mu\text{m}$. V 103. DVL (13. aprila. 2010) smo imerili dimenziji lumnov še pri drevesu 3 in 6. Drevo 6 je imelo radialno dimenzijo lumnov $27,90 \pm 8,28 \mu\text{m}$, drevo 3 pa $32,57 \pm 8,96 \mu\text{m}$. 20. aprila (DVL 110) smo izmerili dimenzije lumnov pri drevesu 5, znašala je $34,53 \pm 9,60 \mu\text{m}$. 27. aprila 2010 (DVL 117) pa smo izmerili dimenzije lumnov še pri zadnjih dveh drevesih in sicer drevesi številka 1 ($44,08 \pm 4,00 \mu\text{m}$) in 2 ($35,02 \pm 6,03 \mu\text{m}$). Tudi v letu 2010 od ostalih dreves izstopa drevo 2. Kot vidimo iz slike 6, se je rastna sezona pri drevesih 1 in 5 zaključila 31. avgusta (DVL 243).

Dimenzija je znašala $2,62 \pm 0,22 \mu\text{m}$ oziroma $1,42 \pm 0,60 \mu\text{m}$ (drevo 5). Pri drevesu 4 se je rastna sezona zaključila 14. septembra (DVL 257). Radialna dimenzija lumnov je znašala $3,88 \mu\text{m}$. Drevesa 2, 3 in 6 so zaključila rastno sezono 28. septembra (DVL 271). Dimenzije lumnov so bile pri drevesu 2 $14,94 \mu\text{m}$, pri drevesu 3 $2,90 \pm 1,34 \mu\text{m}$ in pri drevesu 6 $1,26 \pm 0,15 \mu\text{m}$.



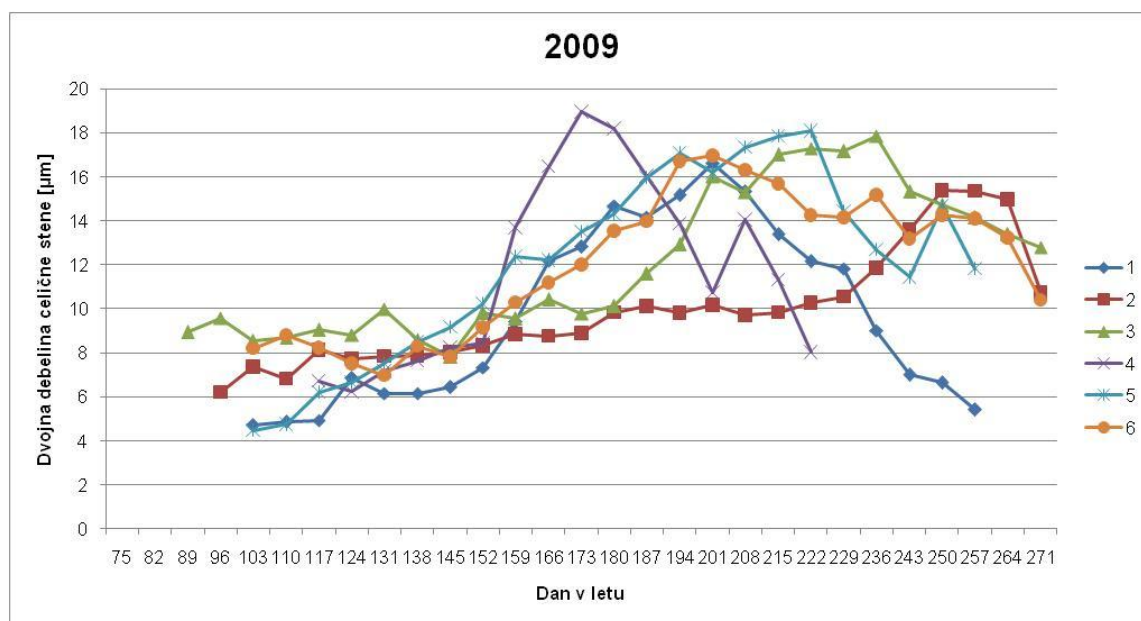
Slika 6: Radialna dimenzija lumnov traheid v μm glede na dan nastanka za 6 dreves iz leta 2010.

V letu 2011 smo prve dimenzije lumnov ($46,78 \pm 12,13 \mu\text{m}$) izmerili 6. aprila (DVL 96) pri drevesu številka 2, kot prikazuje slika 7. Dne 13. aprila (DVL 103) smo izmerili dimenzije lumnov pri drevesu 3 in so znašali $34,42 \pm 11,14 \mu\text{m}$. 110. dan v letu (20. aprila) smo izmerili prve dimenzije lumnov pri drevesu 1. Dimenzije lumnov so bile velike $36,89 \pm 2,66 \mu\text{m}$. V 117. dnevu v letu (27. aprila) pa smo izmerili še dimezije lumnov dreves 4, 5 in 6. Od 166. DVL do 271. DVL (15. junij 2011 – 28. september 2011) je imelo največjo radialno dimenzijo lumnov drevo številka 3. Podobno rast lumnov po obliki krivulje so imela drevesa 1, 4, 5 in 6. Rast pri drevesu 6 se je zaključila že 20. julija (DVL 201). Drevesu številka 5 se je zaključila rastna sezona 208. DVL (27. julija). Dimenzija lumnov je znašala $3,35 \pm 1,43 \mu\text{m}$. 31. avgusta (DVL 243) se je zaključila rast pri drevesu 1. Radialna dimenzija lumna je znašala $2,46 \pm 1,29 \mu\text{m}$. Drevo 4 je prenehalo z rastjo 21. septembra (DVL 264). Drevesi 2 in 3 pa 28. septembra 2011 (DVL 271).

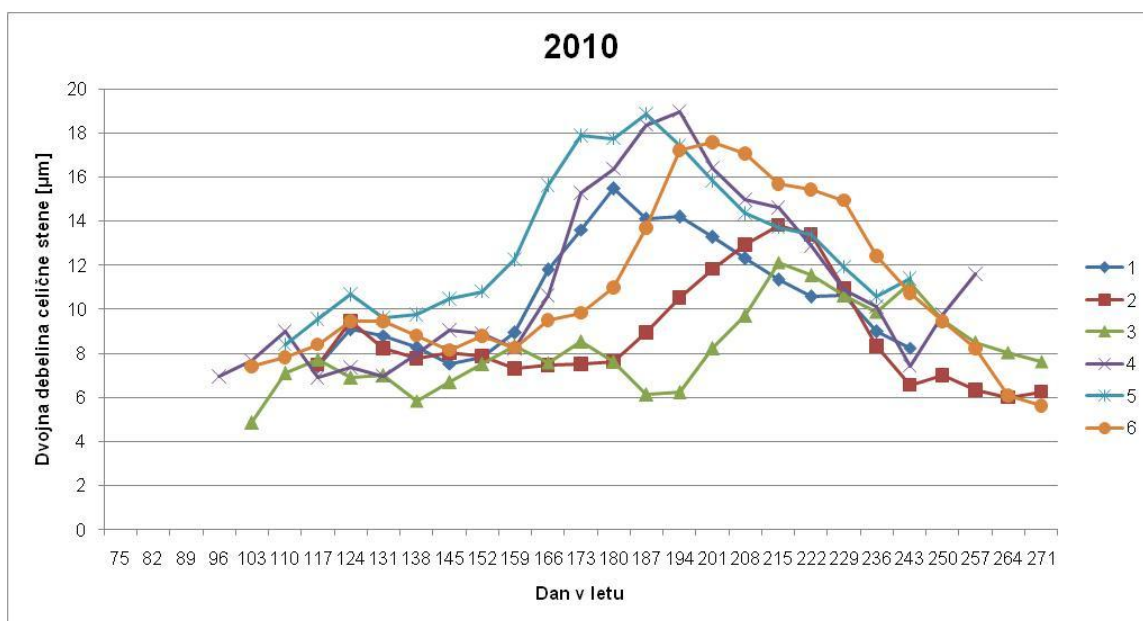


Slika 7: Radialna dimenzija lumnov traheid v μm glede na dan nastanka v letu 2011.

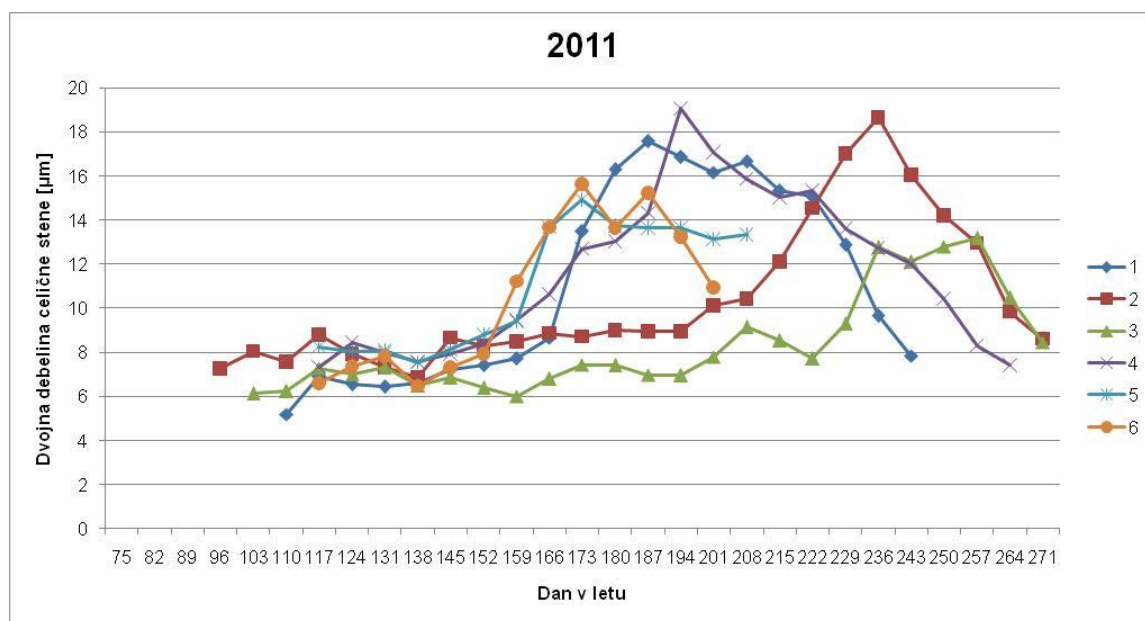
Prve dvojne debeline celičnih sten smo izmerili 30. marca 2009, pri drevesu 3. Debelina je znašala $8,95 \pm 1,79 \mu\text{m}$. 6. aprila (DVL 96) smo izmerili prve dvojne debeline celičnih sten pri drevesu številka 2. V 103. dnevu v letu (13. aprila) smo izmerili debeline celičnih sten drevesom 1, 5 in 6. Pri drevesu 4 pa smo prve debeline celičnih sten izmerili 27. aprila (DVL 117) in so bile $6,73 \pm 0,60 \mu\text{m}$. Drevo številka 4 je doseglo maksimalno dvojno debelino celične stene 173. DVL (22. junija 2009) in sicer $18,97 \pm 2,58 \mu\text{m}$. Drevesa 1, 3, 5 in 6 so dosegla maksimalno debelino celičnih sten od $16,64 \pm 0,48 \mu\text{m}$ pa do $18,10 \pm 2,37 \mu\text{m}$. Drevo 1 in 6 sta dosegla to debelino 20. julija (DVL 201), drevo 5 10. avgusta (DVL 222) in drevo 3 24. avgusta (DVL 236). Najmanjšo dvojno debelino celičnih sten je doseglo drevo 2 in sicer 7. septembra (DVL 250) je znašala $15,40 \pm 3,90 \mu\text{m}$. Rastna sezona 4. drevesa se je zaključila 10. avgusta 2009 (DVL 222). Drevo 1 in 5 sta prenehala z rastjo 257. DVL (14. septembra 2009). Ostala drevesa pa 28. septembra (DVL 271).

Slika 8: Dvojna debelina celičnih sten v μm za 6 dreves nastalih v letu 2009

Prve dvojne debeline celične stene v letu 2010 smo izmerili 6. aprila (DVL 96) pri drevesu 4. Znašale so $6,96 \pm 0,64 \mu\text{m}$. Drevesu 3 in 6 smo prve debeline celičnih sten izmerili 13. aprila (DVL 103). Drevo številka 3 je imelo $4,84 \pm 1,24 \mu\text{m}$ dvojne debeline celičnih sten, drevo 6 pa $7,40 \pm 1,02 \mu\text{m}$. Drevesu 5 smo prve debeline celičnih sten izmerili 110. DVL (20. april) znašale so $8,41 \pm 1,61 \mu\text{m}$. Drevesu 1 in 2 pa smo prve debeline celičnih sten izmerili še teden dni kasneje 27. aprila (DVL 117). Vseh 6 dreves je doseglo maksimalno debelino celičnih sten v obdobju od 29. junija (DVL 180) do 3. avgusta (DVL 215). Drevo 1 je doseglo nekaj manj od $16 \mu\text{m}$ (DVL 180). Drevesi 5 in 4 nekaj manj od $19 \mu\text{m}$. Drevo 6 skoraj $18 \mu\text{m}$, drevo 2 okrog $14 \mu\text{m}$ in drevo 3 okrog $12 \mu\text{m}$. Rastna sezona 1. in 5. drevesa se je zaključila 31. avgusta (DVL 243). Dimenzije dvojne debeline celičnih sten so znašale pri 1. drevesu $8,24 \pm 1,24 \mu\text{m}$, pri 5. pa $11,39 \pm 2,62 \mu\text{m}$. Drevo 4 je prenehalo z rastjo 14. septembra 2010 (DVL 257). Ostala tri drevesa pa 28. septembra 2010 (DVL 271). Izmerjene dimenzije so znašale $6,26 \mu\text{m}$ (drevo 2), $7,64 \pm 3,74 \mu\text{m}$ (drevo 3) in $5,62 \pm 0,73 \mu\text{m}$ (drevo 6).

Slika 9: Dvojna debelina celičnih sten za leto 2010 za povprečje 6. dreves v μm .

Prve debeline celičnih sten v letu 2011 smo izmerili pri drevesu številka 2. Znašale so $7,27 \pm 1,35 \mu\text{m}$. Nastale so 96. DVL (6. april). Pri drevesu 3 smo prve spremembe izmerili 13. aprila (DVL 103). Najmanjšo dvojno debelino celične stene smo na začetku rastne sezone izmerili pri drevesu 1. Nastale so v 110. dnevu v letu (20. aprila 2011) in so znašale $5,20 \pm 1,25 \mu\text{m}$. Prve debeline celičnih sten pri drevesih 4, 5 in 6 smo izmerili 27. aprila (DVL 117). Kot vidimo iz slike 10 je drevo številka 6 doseglo maksimalno vrednost 22. junija (DVL 173). Znašala je $15,63 \pm 2,92 \mu\text{m}$. Z rastjo je prenehal že 20. julija 2011 (DVL 201). Zadnje izmerjene dvojne debeline celičnih sten so znašale $10,96 \pm 3,38 \mu\text{m}$. Drevo 5 je prav tako doseglo maksimalno dvojno debelino celičnih sten 22. junija 2011 (DVL 173). Znašala je nekaj manj kot pri drevesu 6. Rast se je zaključila 27. julija (DVL 208). Drevo 1 je doseglo maksimalno dvojno debelino 6. julija 2011 (DVL 187). Znašala je $17,58 \pm 0,08 \mu\text{m}$. Rast se je zaključila z $7,85 \pm 1,27 \mu\text{m}$ 31. avgusta (DVL 243). Drevo 4 je doseglo maksimalno dimenzijo 13. julija (DVL 194) $19,06 \pm 1,32 \mu\text{m}$. Rast se je zaključila pri dvojni debelini $7,41 \pm 0,50 \mu\text{m}$ 21. septembra (DVL 264). Drevesi 2 in 3 sta dosegli maskimalno dvojno debelino celične stene 24. avgusta (DVL 236). Drevo 2 je imelo $18,65 \pm 2,24 \mu\text{m}$ dimenzijo dvojne debeline celične stene, drevo 3 pa $13,20 \pm 0,99 \mu\text{m}$. Rastna sezona pri njiju se je zaključila 28. septembra (DVL 271).

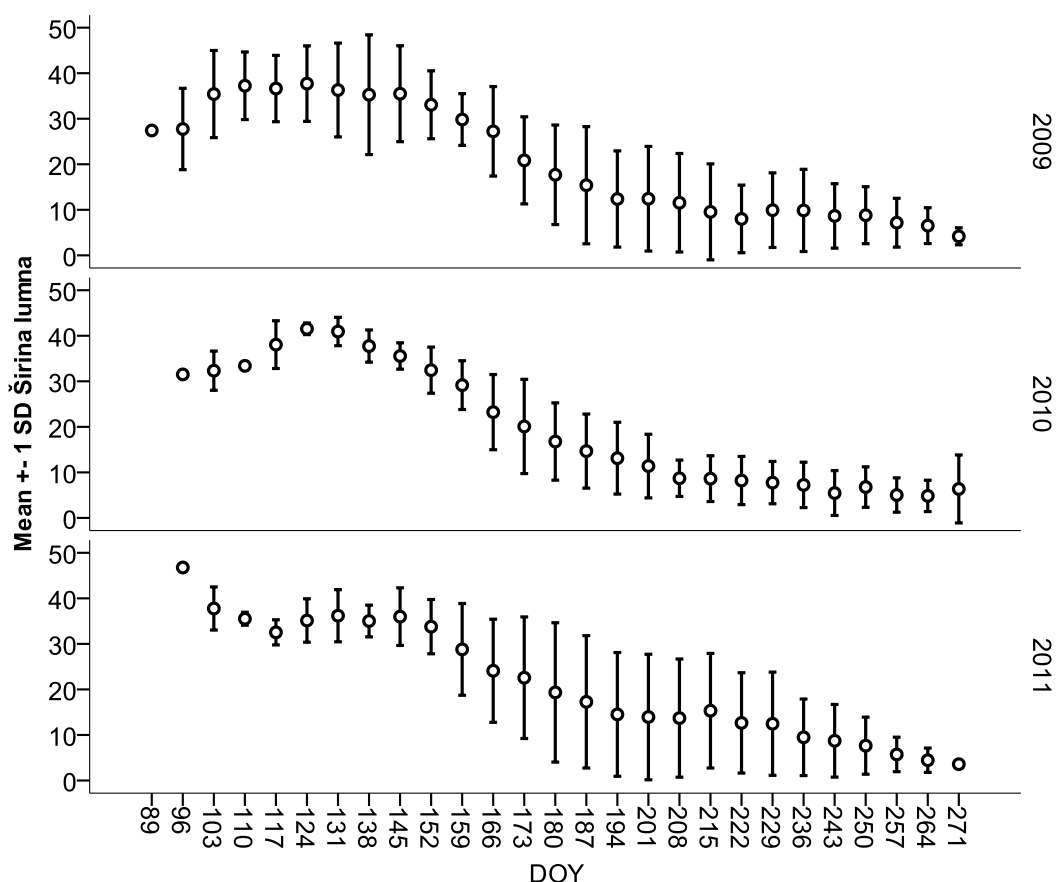


Slika 10: Dvojna debelina celične stene v μm za povprečje 6. dreves in leto 2011.

Ker smo zabeležili veliko variabilnost dimenzij lumnov in dvojnih debelin celičnih sten med drevesi, smo izračunali povprečne vrednosti dimenzij in standardne odklone (sliki 11 in 12). Vrednosti za radialne dimenzije lumnov prvih celic v nizu v letu 2009 na začetku leta niso bile največje, ampak so od 30. marca 2009 (DVL 89) do 20. aprila 2009 (DVL 110) naraščale. Maksimalne vrednosti so dosegle v obdobju od 13. aprila 2009 (DVL 103) do 1. junija 2009 (DVL 152), potem pa so vrednosti začele postopno upadati. Standardni odklon je bil največji v obdobjih od 11. maja 2009 (DVL 131) do 25. maja (DVL 145), znašal je $\pm 11,41 \mu\text{m}$ ter od 6. julija 2009 (DVL 187) do 3. avgusta 2009 (DVL 215), kjer pa je bil $\pm 10,28 \mu\text{m}$.

V letu 2010 je bil trend spreminjanja velikosti lumnov podoben, vendar je bila variabilnost dimenzij v splošnem manjša kot v letu 2009, posebno na začetku od 6. aprila 2010 (DVL 96) do 20. aprila 2010 (DVL 110) in ob koncu rastle sezone od 27. julija 2010 (DVL 208) do 21. septembra 2010 (DVL 264). Standardni odklon je bil največji v obdobju od 15. junija 2010 (DVL 166) do 20. julija 2010 (DVL 201). Znašal je $\pm 7,59 \mu\text{m}$.

V letu 2011 so bile dimenzije lumnov največje na začetku rastle dobe. Takrat je bila tudi variabilnost najmanjša. Dimenzije lumnov so bile od 6. aprila 2010 do 20. aprila 2011 v povprečju velike $40,02 \mu\text{m}$. Standardni odklon je bil skoraj zanemarljiv. V obdobju od 8. junija 2011 (DVL 159) do 17. avgusta 2011 (DVL 229) je bila variabilnost zelo velika, standardni odklon je znašal $\pm 11,42 \mu\text{m}$, dimenzije lumnov pa so stalno padale. Standardni odklon se je razlikoval med leti. V letu 2009 je znašal $\pm 8,96 \mu\text{m}$, v letu 2010 $\pm 7,13 \mu\text{m}$ in leta 2011 $\pm 9,14 \mu\text{m}$.



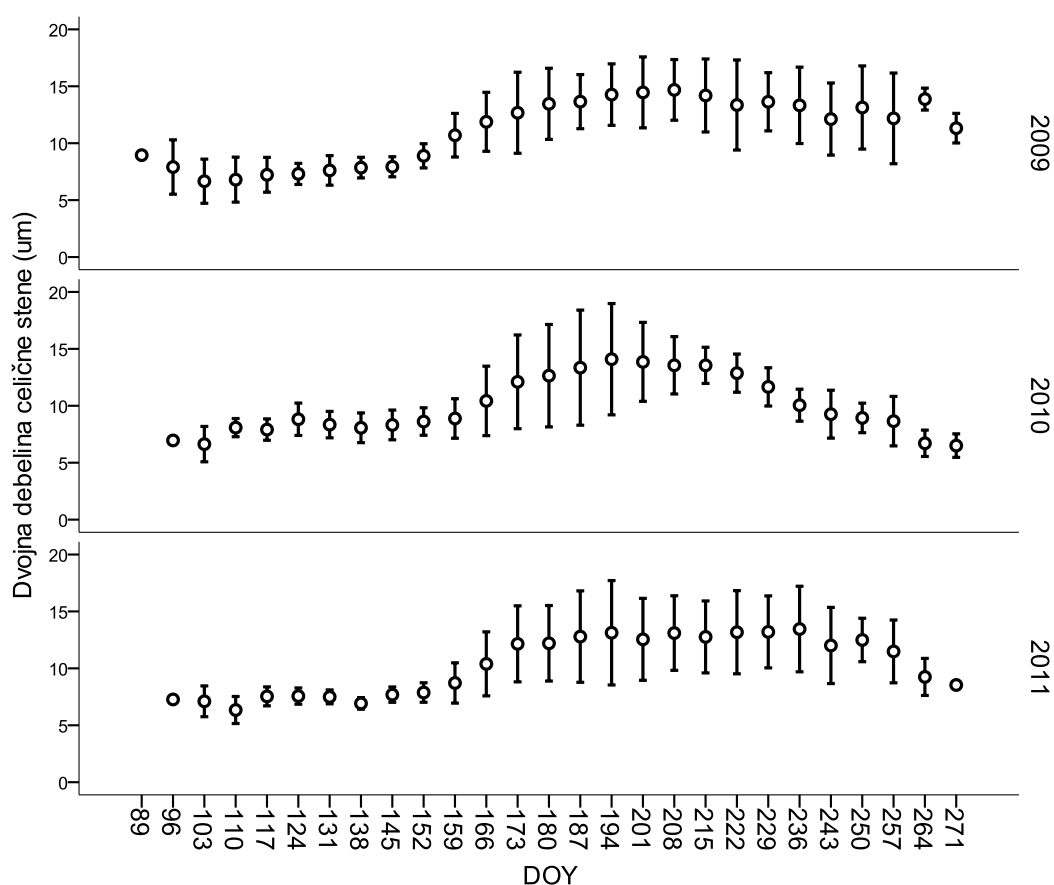
Slika 11: Povprečne radialne dimenzije lumnov ($\pm$ standardni odklon) za 6 dreves v letih 2009, 2010 in 2011.

Slika 12 prikazuje variabilnosti dimenzij dvojnih debelin celičnih sten med drevesi z izračuni srednje vrednosti in standardnega odklona. Vrednosti za dvojno debelino celične stene v prvem nizu v začetku leta 2009 niso bile najmanjše, ampak so bile od 103. do 131. DVL (13. april 2009 – 11. maja 2009), standardni odklon je bil majhen $\pm 2,81 \mu\text{m}$. Debelina celične stene je naraščala vse od 13. aprila 2009 (DVL 103) do 27. julija 2009 (DVL 208), ko je tudi dosegla maksimalno vrednost, standardni odklon je znašal $\pm 3,19 \mu\text{m}$. Nato je bila dvojna debelina celične stene vseskozi podobna do zaključka rastne sezone. Standardni odklon je bil največji 22. junija 2009 (DVL 173) znašal je $\pm 3,68 \mu\text{m}$, 10. avgusta 2009 (DVL 222) $\pm 3,74 \mu\text{m}$ in 14. septembra 2009 (DVL 257) $\pm 3,12 \mu\text{m}$.

V letu 2010 je bil trend spreminjanja dvojne debeline celične stene malo drugačen. Proti koncu sezone od 3. avgusta 2010 (DVL 215) naprej smo zabeležili upadanje dvojne debeline celičnih sten. Po pregledu preparatov smo ugotovili, da v merjeni braniki 2010 drevesa 2 celične stene traheid še niso bile popolnoma diferencirane in še niso dosegle končne debeline celičnih sten. Od 13. aprila 2010 (DVL 103) do 13. julija 2010 (DVL 194) pa dvojna debelina celične stene nenehno narašča. Od 6. aprila (DVL 96) do 1. junija (DVL 152) je bil standardni odklon majhen $\pm 2,24 \mu\text{m}$. Od 20. julija 2010 (DVL 201) do 28. septembra 2010 (DVL 271) pa dvojna debelina nenehno pada. Minimalno dvojno debelino celične stene smo zabeležili prav v koncu rastne sezone 28. septembra 2010 (DVL 271).

Standardni odklon je bil največji v obdobju od 22. junija 2010 (DVL 173) do 13. julija 2010 (DVL 194), znašal je $\pm 4,48 \mu\text{m}$.

Trend v letu 2011 je bil podoben tistemu iz 2010, vendar na koncu rastne sezone ne pride do tako velikega padca. Od 20. aprila 2011 (DVL 110) do 13. julija 2011 (DVL 194) dvojna debelina celičnih sten nenehno narašča. Standardni odklon je najmanjši od 6. aprila (DVL 96) do 1. junija (DVL 152), znaša $\pm 2,31 \mu\text{m}$. Od 22. junija 2011 (DVL 173) do 31. avgusta 2011 (DVL 243) je variabilnost dimenzij majhna, vendar je v tem istem obdobju standardni odklon največji ($\pm 3,55 \mu\text{m}$). Proti koncu rastne sezone dimenzija debeline celične stene ponovno upada. Standardni odklon se med leti razlikuje, tako je leta 2009 $\pm 2,97 \mu\text{m}$, leta 2010 $\pm 2,80 \mu\text{m}$ in leta 2011 $\pm 2,89 \mu\text{m}$.



Slika 12: Povprečne dvojne debeline celičnih sten traheid s standardnimi odkloni za povprečje 6. dreves glede na dan nastanka (DOY) v letih 2009, 2010 in 2011.

V tabeli 1 vidimo, da je v letu 2009 povprečna maksimalna širina lumna znašala $42,4 \mu\text{m}$, standardni odklon pa $7,3 \mu\text{m}$. Maksimalna dvojna debelina celične stene je $17,3 \mu\text{m}$, standardni odklon pa zgolj $1,3 \mu\text{m}$. Če pogledamo tabelo za vsa tri leta vidimo, da so povprečne dimenzije tako lumnov kot dvojnih debelin celične stene zelo podobne. Debeline celičnih sten se razlikujejo za okoli $1 \mu\text{m}$. Pri lumnih, kjer so dimenzije večje pa pride do odstopanja za do $3 \mu\text{m}$. Prehod iz ranega v kasni les, se je zgodil v obdobju od 13.

julija (DVL 194) do 17. julija (DVL 198), pri čemer ni bilo večjih odstopanj med leti. Razlika med leti znaša 4 dni. Tudi ostale vrednosti, maksimalna širina lumna nastopi v obdobju od 5. maja (DVL 125) v letu 2011 do 9. maja (DVL 129) v letu 2009. Maksimalna dvojna debelina celične stene ima malo večji razpon v vseh treh letih. Leta 2010 doseže maksimalno dimenzijo 18. julija (DVL 199), leta 2011 22. julija (DVL 203) in leta 2009 2. avgusta (DVL 214). Pri minimalni širini lumna je standardni odklon že večji. Leta 2011 izmerimo povprečno minimalno dimenzijo 26. avgusta (DVL 238). Leta 2009 8. septembra (DVL 251). Leta 2010 pa 15. septembra (DVL 258). Pri minimalni debelini celičnih sten pa smo prišli do malo drugačnih rezultatov, saj odstopanje v letu 2010 znaša kar 81 dni. To je verjetno posledica tega, da branika pri določenem drevesu 28. septembra (DVL 271), ko smo opravili zadnjo meritev, še ni bila do konca diferencirana. Leta 2009 smo izmerili najmanjšo debelino celične stene 27. aprila (DVL 117), leta 2011 13. maja (DVL 113) in leta 2010 šele 13. junija (DVL 164). Naštete vrednosti so v večini primerov nastopile v podobnem obdobju v vseh treh letih.

Preglednica 1: Prikaz dimenzije lumnov in dvojnih debelin celičnih sten ter prehod iz ranega v kasni les po dnevih v letu.

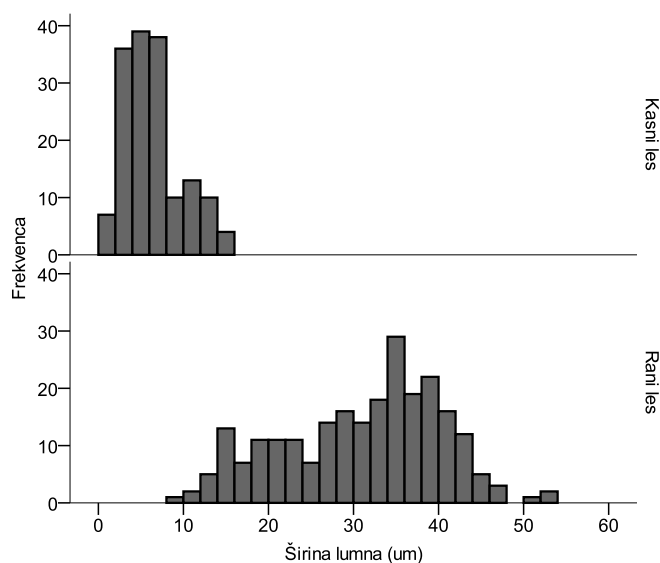
	2009		2010		2011	
	Povprečje	Standardni odklon	Povprečje	Standardni odklon	Povprečje	Standardni odklon
Maksimalna širina lumna (μm)	42,4	7,3	42,9	1,4	38,9	5,7
Maksimalna dvojna debelina celične stene (μm)	17,3	1,3	16,1	2,8	16,5	2,3
Minimalna širina lumna (μm)	3,6	1,8	3,4	2,5	3,1	0,8
Minimalna dvojna debelina celične stene (μm)	6,1	1,3	6,5	1,3	6,6	0,9

	2009		2010		2011	
	Povprečje	Standardni odklon	Povprečje	Standardni odklon	Povprečje	Standardni odklon
Prehod iz ranega v kasni les (DVL)	198	31	194	28	196	36
Maksimalna širina lumna (DVL)	129	22	126	7	125	17
Maksimalna dvojna debelina celične stene (DVL)	214	28	199	14	203	35
Minimalna širina lumna (DVL)	251	26	258	13	238	36
Minimalna dvojna debelina celične stene (DVL)	117	19	164	81	133	18

Preglednica 2: Izračun dneva v letu, ko so nastale prve celice kasnega lesa po Morkovem pravilu

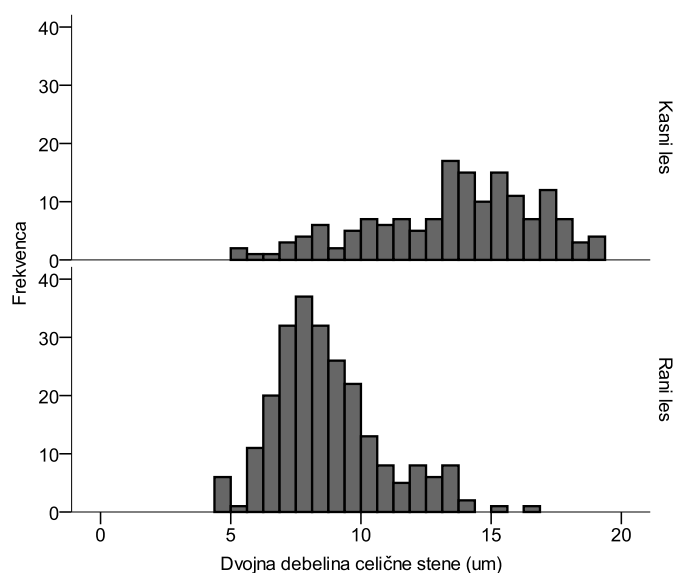
Dan v letu	Povprečna dimnezija dvojne debeline celične stene [μm]	Povprečna dimenzija lumnov [μm]	Rani/kasni les
75			
82			
89	8,95	27,42	Rani les
96	7,906666667	27,74333333	Rani les
103	6,661333333	35,418	Rani les
110	6,798	37,23666667	Rani les
117	7,224722222	36,62777778	Rani les
124	7,302592593	37,70842593	Rani les
131	7,610185185	36,30101852	Rani les
138	7,855814815	35,27138889	Rani les
145	7,930759259	35,4950463	Rani les
152	8,890203704	33,065	Rani les
159	10,69946296	29,82658333	Rani les
166	11,87826852	27,2327037	Rani les
173	12,6729537	20,85249074	Rani les
180	13,45817593	17,69336111	Rani les
187	13,65122222	15,39636111	Rani les
194	14,26938889	12,37307407	Kasni les
201	14,46377778	12,42662963	Kasni les
208	14,71911765	11,96205882	Kasni les
215	14,35921569	9,940637255	Kasni les
222	13,67044118	8,284264706	Kasni les
229	13,638	9,917111111	Kasni les
236	13,32655556	9,861555556	Kasni les
243	12,12016667	8,652722222	Kasni les
250	13,5175	9,372307692	Kasni les
257	13,33402778	8,121111111	Kasni les
264	13,87425926	6,519351852	Kasni les
271	11,31992593	4,177222222	Kasni les

Iz slike 13 vidimo, da je variabilnost velikosti lumnov ranega lesa v vseh primerih večja kot v kasnem lesu. Graf frekvenčne porazdelitve kaže, da je v ranem lesu največ traheid z lumni dimenzije od 32 μm do 40 μm . Lumnov dimenzij večjih od 50 μm je zelo malo. V kasnem lesu dimenzije lumnov dosežejo do 16 μm . Največji delež lumnov ima dimenzijo od 4 μm do 8 μm .



Slika 13: Frekvenčna porazdelitev radialnih širin lumnov v ranem in kasnem lesu v branikah nastalih v letih 2009, 2010 in 2011 za 6 dreves.

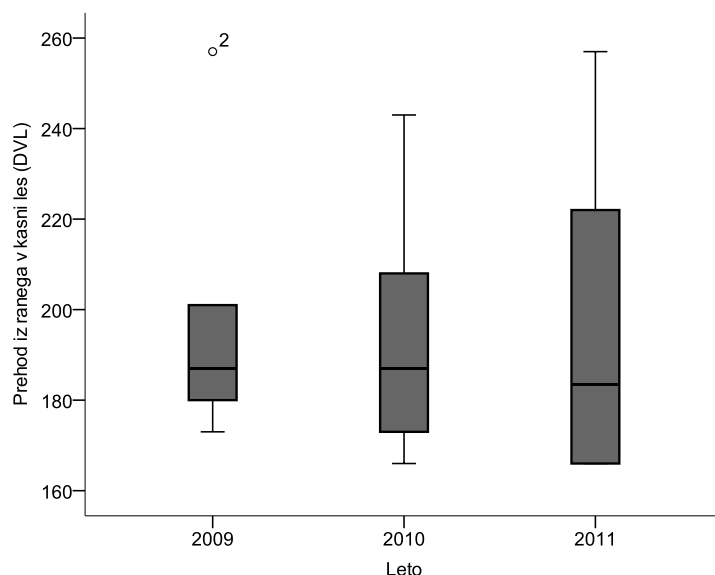
Iz slike 14 vidimo, da je variabilnost dvojnih debelin celičnih sten v kasnem lesu v vseh pogledih večja kot v ranem lesu. Graf frekvenčne porazdelitve kaže, da ima največ traheid v kasnem lesu dimenzijo dvojne debeline celične stene od 12 μm do 15 μm . V ranem lesu imajo največji delež dvojne debeline celičnih sten od 6 μm do 10 μm , z največjo frekvenco v razredu debelin 6 μm do 7 μm .



Slika 14: Frekvenčna porazdelitev dvojnih debelin celičnih sten v ranem in kasnem lesu v branikah 6. dreves nastalih v letih 2009, 2010 in 2011.

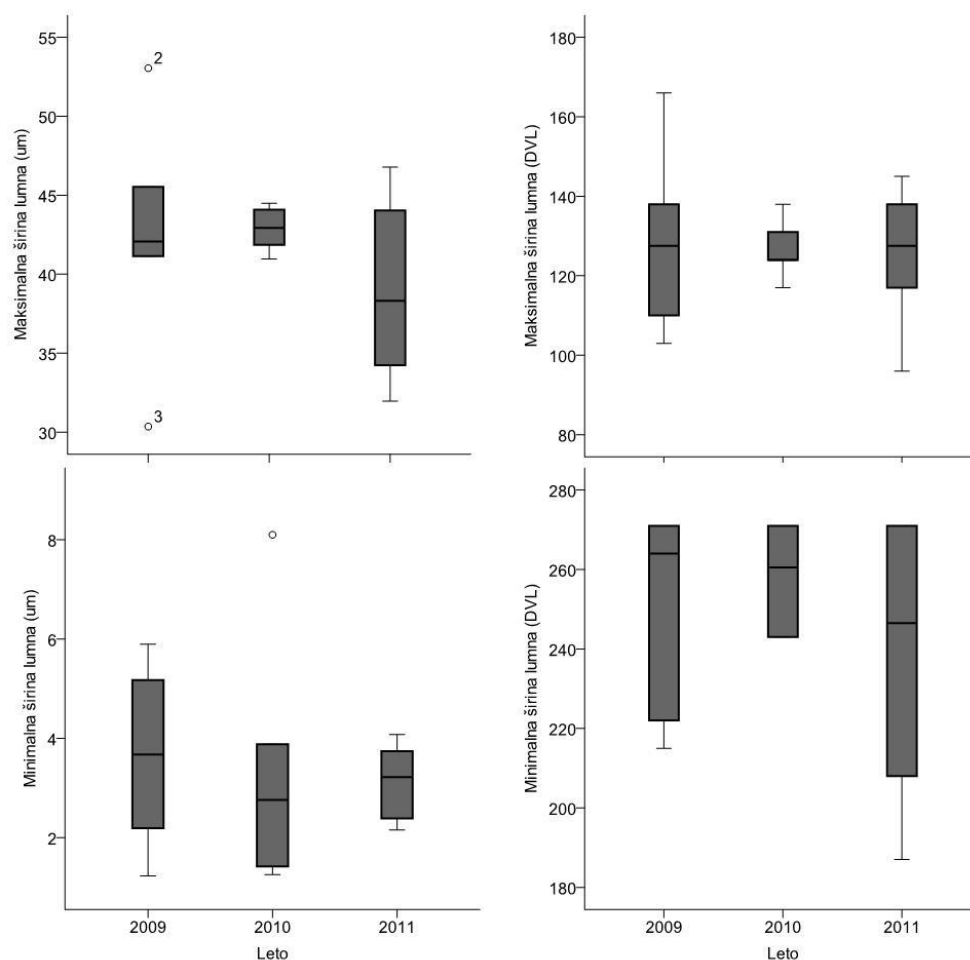
Slika 15 prikazuje porazdelitev dneвов (datumov) prehoda iz ranega v kasni les. Mediana je podobna v vseh treh letih (6. julij v letih 2009 in 2010 ter 3. julij v 2011). V letu 2009 je mogoče opaziti osamelca, ko je pri enem drevesu prišlo do prehoda iz ranega v kasni les

šele okoli dneva 257 (14. september 2009). Variabilnost med dnevi prehoda iz ranega v kasni les je bila največja v letu 2011. Pri prehodu iz ranega v kasni les ni obstoječih statistično značilnih razlik med leti ($F=0,007$ in $p=0,935$); razlike bi bile statistično značilne, če bi bila vrednost $p<0,05$.



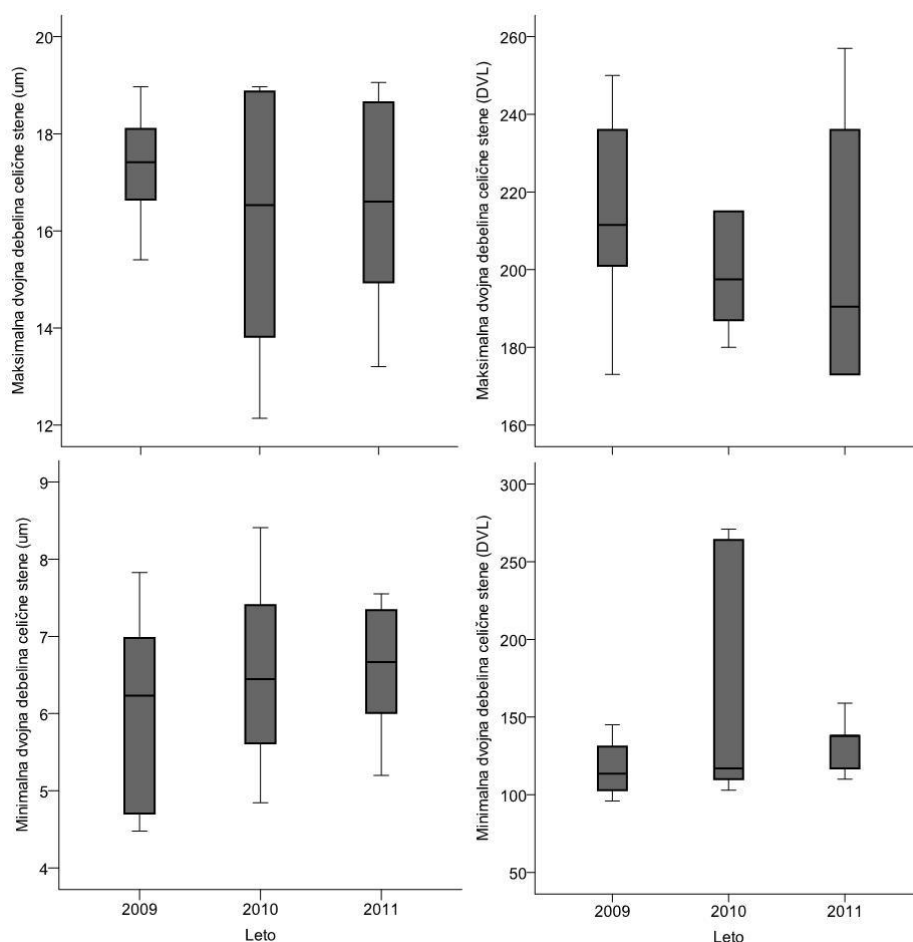
Slika 15: Variabilnost dneva prehoda iz ranega v kasni les za 6 dreves v letih 2009, 2010 in 2011.

Na sliki 16 vidimo, maksimalne in minimalne vrednosti širin lumnov ter v katerih dnevih v letu so bile te vrednosti dosežene. Srednje maksimalne vrednosti dimenzij lumnov so se razlikovale. Najmanjšo srednjo širino lumna smo izmerili v letu 2011, znašala je okrog 38 μm . V letih 2009 in 2010 pa okrog 43 μm . Pride do statistično znanih razlik med leti ($F=0,965$ in $p=0,371$). V letu 2010 je bil tudi standardni odklon največji. Kot vidimo iz desnega zgornjega grafa na sliki 16 so bile srednje maksimalne vrednosti dosežene skoraj istočasno. Tako za njih niso značilne statistične razlike ($F=0,118$ in $p=0,745$). Srednje minimalne širine lumnov se niso bistveno razlikovale. Največji standardni odklon je bil v letu 2009. Statistične razlike, ki so značilne za minimalno dimenzijo lumnov so $F=0,567$ in $p=0,482$. Podatki o tem, na kateri dan v letu so bile dosežene minimalne dimenzije lumnov pa kaže na statistične razlike v letu 2011. Med leti v določenih dnevih, v katerih so bile dosežene minimalne dimenzije lumnov so se pojavile statistične razlike ($F=0,523$ in $p=0,502$).



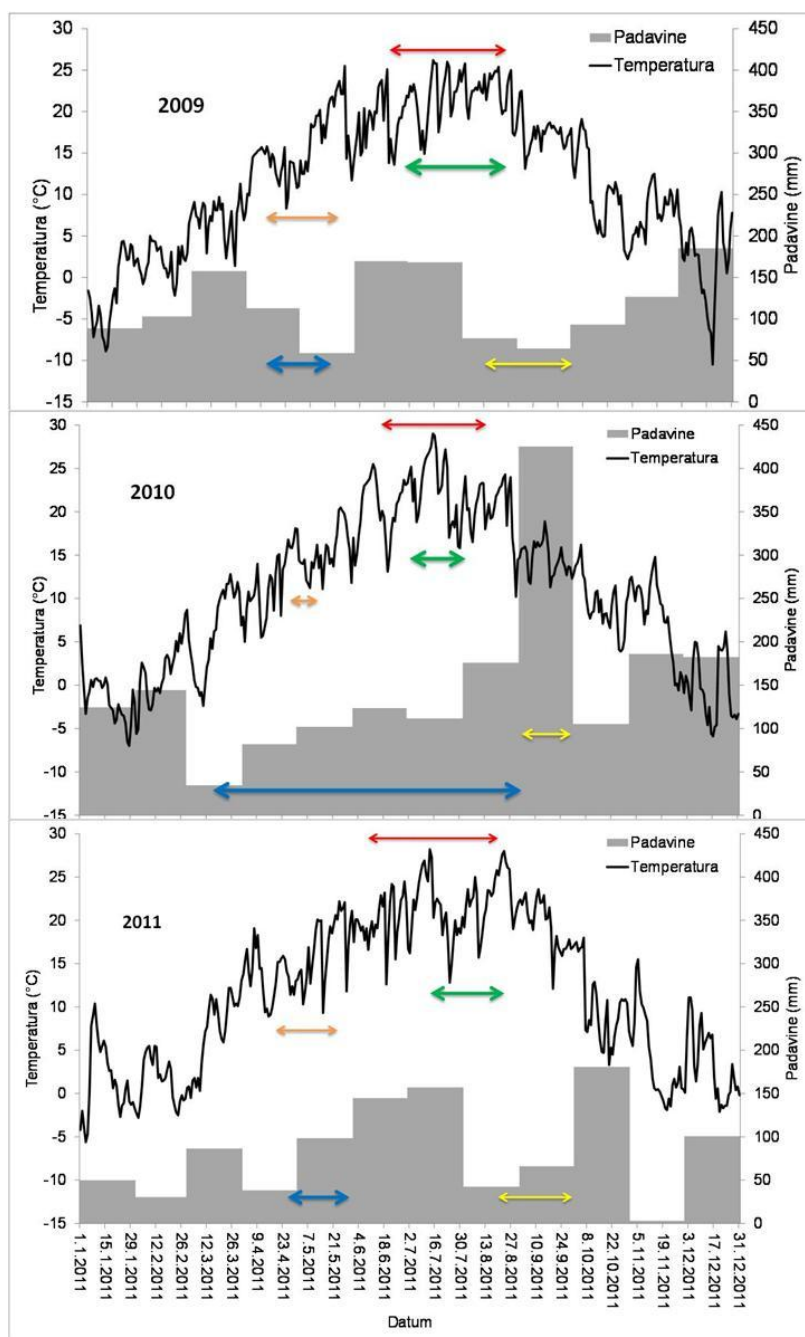
Slika 16: Variabilnost maksimalnih in minimalnih dimenzij lumnov ter dnevi v letu, ko so nastale celice, ki so imele maksimalne in minimalne dimenzije lumnov v letih 2009, 2010 in 2011..

Na sliki 17 vidimo maksimalne in minimalne vrednosti dvojne debeline celičnih sten, ter v katerih obdobjih so bile te vrednosti dosežene. Na sliki vidimo, da se srednje vrednosti debelin celičnih sten skoraj ne razlikujejo. Znašajo okrog 17 μm . Med leti ni značilnih statističnih razlik ($F=0,485$ in $p=0,517$), pojavijo pa se statistično značilne razlike pri dnevih v katerih so bile dosežene maksimalne dimenzije dvojne debeline celične stene ($F=0,871$, $p=0,394$). Največji standardni odklon pri velikosti dvojne debeline celične stene se pojavi v letu 2010. Za dan v katerem je bila ta dosežena pa leto 2011. Srednje vrednosti minimalne dvojne debeline celične stene se ne razlikujejo veliko, ne v debelini, ne v dnevu v katerem so bile dosežene, kljub temu pa se zaradi majhnih dimenzij pojavijo statistično značilne razlike pri minimalni dvojni debelini celične stene ($F=0,553$ in $p=0,491$). Kazalniki, ki potrjujejo značilne statistične razlike v dnevu v katerem so bile dosežene minimalne dvojne debeline celične stene so $F=4,623$ in $p=0,084$. Variabilnost za minimalno debelino celične stene in v katerem dnevu je bila ta dosežena, je bila največja leta 2010.



Slika 17: Variabilnost maksimalnih in minimalnih dimenzij dvojne debeline celične stene ter dnevi v letu, ko so nastale celice, ki so imele maksimalne in minimalne dimenzije celičnih sten za 6 dreves v letih 2009, 2010, 2011 in vsa tri leta ter v katerih dnevih v letu so bili ti podatki doseženi.

Na sliki 18 so prikazani klimogrami povprečnih dnevni temperatur in mesečnih količin padavin. Iz slike vidimo, razlike v temperaturi v treh letih. V letu 2009 poletne temperature na primer niso presegle 26°C, leta 2010 in 2011 pa so poletne temperature presegle 27°C. Tudi količina in razpored padavin se razlikuje v treh letih. Leta 2009 je bilo padavin največ. Bile so tudi najbolj enakomerno razporejene. Leto 2010 izstopa po majhni količini padavin v marcu in veliki količini padavin v septembru, ko je padlo čez 400 mm dežja. Leto 2011 je bilo najbolj suho, količina padavin pa je bila največja v maju, juniju, juliju in oktobru. Sušno obdobje skoraj brez dežja je nastopilo v mesecu novembru.



Slika 18: Prikaz temperature (povprečne dnevne temperature) in mesečne količine padavin za leta 2009, 2010 in 2011. Rdeče vodoravne črte prikazujejo čas, ko je nastopil prehod iz ranega v kasni les. Tanka oranžna črta prikazuje obdobje, ko smo zabeležili maksimalne dimenzije lumnov, tanke rumene črte prikazujejo čas, ko so nastopile minimalne dimenzije lumnov. Debele zelene črte prikazujejo kdaj so nastopile maksimalne dvojne debeline celičnih sten, debele modre črta pa prikazujejo minimalne dvojne debeline celičnih sten.

5 SKLEPI

Raziskave so pokazale, da so v branikah nastalih v letu 2009 maksimalne dimenzije lumnov znašale $35,89 \pm 10,83 \mu\text{m}$. Vrednosti niso bile največje v prvih celicah v nizu, ampak v celicah, ki so nastale od 13. aprila do 1. junija 2009. Najmanjše dimenzije lumnov so znašale $7,37 \pm 4,67 \mu\text{m}$. Vrednosti so bile najmanjše pri celicah nastalih od 31. avgusta do 28. septembra 2009. Minimalne dimenzije dvojnih debelin celičnih sten se prav tako niso pojavile pri prvih celicah v braniki, pač pa pri celicah nastalih od 13. aprila do 25. maja 2009. Znašale so $7,34 \pm 2,71 \mu\text{m}$. Največje dvojne debeline celičnih sten so bile $14,45 \pm 3,23 \mu\text{m}$ in so jih imele celice nastale od 13. julija do 3. avgusta 2009. Prehod iz ranega v kasni les smo zabeležili v celicah, ki so nastale v času od 29. junija do 14. septembra 2009.

V branikah nastalih v letu 2010 so maksimalne dimenzije lumnov imele celice, ki so nastale od 27. aprila do 25. maja 2010. Znašale so $37,10 \pm 9,35 \mu\text{m}$. Minimalne dimenzije lumnov so znašale $5,44 \pm 4,20 \mu\text{m}$, imele so jih celice, ki so nastale na koncu rastne sezone od 14. septembra do 21. septembra 2010. Minimalne dimenzije dvojne debeline celičnih sten so znašale $6,79 \pm 1,71 \mu\text{m}$ v celicah nastalih od 6. aprila do 13. aprila 2010. Maksimalne dvojne debeline celičnih sten so bile $13,68 \pm 3,63 \mu\text{m}$. Traheide z maksimalno dvojno debelino celičnih sten so nastale od 6. julija do 3. avgusta 2010. Prehod iz ranega v kasni les smo zabeležili v traheidah, ki so nastale v času od 15. junija do 31. avgusta. Na rezultate v letu 2010 je vplivalo to, da se pri enem drevesu celice ob koncu branike še niso dokončno diferencirale, oz. celična stena ni bila v celoti odložena.

V branikah nastalih v letu 2011 so maksimalne dimenzije lumnov znašale $40,02 \pm 14,92 \mu\text{m}$. Vrednosti so bile največje pri celicah nastalih v začetku rastne sezone od 6. aprila do 20. aprila. Najmanjše dimenzije lumnov so znašale $4,67 \pm 2,51 \mu\text{m}$, imele so jih traheide nastale od 14. septembra do 28. septembra. Minimalne dvojne debeline celične stene so znašale $7,31 \pm 2,31 \mu\text{m}$, imele so jih celice nastale od 6. aprila do 1. junija 2011. Največje dvojne debeline celičnih sten so bile $13,05 \pm 3,58 \mu\text{m}$ in so jih imele celice nastale od 13. julija do 24. avgusta 2011. Prehod iz ranega v kasni les smo zabeležili v traheidah, ki so nastale v času od 15. junija do 14. septembra 2011.

Prvo hipotezo, ki trdi, da se prečne dimenzije lumnov in dvojne debeline celičnih sten nastalih v istih časovnih obdobjih med drevesi na istem rastišču ne razlikujejo, smo potrdili le delno; minimalne razlike v proučevanih dimenzijah traheid med drevesi smo opazili na začetku in koncu rastne sezone, medtem ko so bile med rastno sezono razlike relativno velike (slikah 11 in 12).

Kakor prikazujeta sliki 11 in 12 se dimenzije in standardni odkloni le minimalno razlikujejo, zato smo ovrgli drugo hipotezo, ki predpostavlja, da obstajajo razlike v prečnih dimenzijah lumnov in dvojnih debelin celičnih sten, ki so nastale v istih časovnih obdobjih med letom, a v različnih letih 2009, 2010 in 2011.

V raziskavi smo opravili tudi primerjavo maksimalnih in minimalnih prečnih dimenzij lumnov in debelin celičnih sten traheid ter čas njihovega nastanka. Spremljali pa smo tudi čas prehoda iz ranega v kasni les. ANOVA (analiza variance) ponovljenih meritev je pokazala, da med leti ni statistično značilnih razlik v proučevanih dimenzijah (minimalnih in maksimalnih dimenzijah lumnov in celičnih sten) niti v času, ko so traheide s takšnimi dimenzijami nastale. Ravno tako ni bilo statistično značilnih razlik v času prehoda iz ranega v kasni les.

Iz slike 18 je razvidno, da so bile temperature in količina padavin med vegetacijsko dobo v letih 2009, 2010 in 2011 primerljive. Posledično so bile tudi razlike v proučevanih dimenzijah traheid med leti dokaj majhne, zato iz predstavljenih rezultatov ne moremo sklepati ali obstaja zveza med klimo in dimenzijami traheid.

6 POVZETEK

Na mikroskopskih slikah prečnih prerezov 6 dreves smo v branikah nastalih v letih 2009, 2010 in 2011 s pomočjo analize slike izmerili dimenzije traheid (radialne prečne dimenzije traheid od srednje lamele do srednje lamele in radialne prečne dimenzije lumnov) ter izračunali dvojne debeline celičnih sten.

Na mikroskopskih slikah prečnih prerezov branik smreke nastalih v letu 2009, 2010 in 2011 smo s pomočjo analize slike izmerili prečne dimenzije traheid (radialne prečne dimenzije traheid in radialne prečne dimenzije lumnov). Za primerjave med drevesi in leti smo uporabili radialne dimenzije lumnov in izračunane dvojne debeline celičnih sten.

S pomočjo podatkov o nastajanju lesa smo ugotovili kdaj so nastale posamezne traheide v braniki. Ugotovili smo kako so se dimenzije lumnov in celičnih sten spreminjale glede na čas nastanka v posameznem letu. S pomočjo Morkovega pravila smo določili prve celice kasnega lesa in ugotovili kdaj so nastale.

Raziskave so pokazale, da so v branikah nastalih v letu 2009 maksimalne dimenzije lumnov znašale $35,89 \pm 10,83 \mu\text{m}$. Vrednosti niso bile največje v prvih celicah v nizu, ampak v celicah, ki so nastale od 13. aprila do 1. junija 2009. Najmanjše dimenzije lumnov so znašale $7,37 \pm 4,67 \mu\text{m}$. Vrednosti so bile najmanjše pri celicah nastalih od 31. avgusta do 28. septembra 2009. Minimalne dimenzije dvojnih debelin celičnih sten se prav tako niso pojavile pri prvih celicah v braniki, pač pa pri celicah nastalih od 13. aprila do 25. maja 2009. Znašale so $7,34 \pm 2,71 \mu\text{m}$. Največje dvojne debeline celičnih sten so bile $14,45 \pm 3,23 \mu\text{m}$ in so jih imele celice nastale od 13. julija do 3. avgusta 2009. Prehod iz ranega v kasni les smo zabeležili v celicah, ki so nastale v času od 29. junija do 14. Septembra 2009.

V branikah nastalih v letu 2010 so maksimalne dimenzije lumnov imele celice, ki so nastale od 27. aprila do 25. maja 2010. Znašale so $37,10 \pm 9,35 \mu\text{m}$. Minimalne dimenzije lumnov so znašale $5,44 \pm 4,20 \mu\text{m}$, imele so jih celice, ki so nastale na koncu rastne sezone od 14. septembra do 21. Septembra 2010. Minimalne dimenzije dvojne debeline celičnih sten so znašale $6,79 \pm 1,71 \mu\text{m}$ v celicah nastali od 6. aprila do 13. aprila 2010. Maksimalne dvojne debeline celičnih sten so bile $13,68 \pm 3,63 \mu\text{m}$. Traheide z maksimalno dvojno debelino celičnih sten so nastale od 6. julija do 3. avgusta 2010. Prehod iz ranega v kasni les smo zabeležili v traheidah, ki so nastale v času od 15. junija do 31. avgusta. Na rezultate v letu 2010 je vplivalo to, da pri enem drevesu celice ob koncu branike še niso dokončno diferencirale, oz. celična stena ni bila v celoti odložena.

V branikah nastalih v letu 2011 so maksimalne dimenzije lumnov znašale $40,02 \pm 14,92 \mu\text{m}$. Vrednosti so bile največje pri celicah nastalih v začetku rastne sezone od 6. aprila do 20. aprila. Najmanjše dimenzije lumnov so znašale $4,67 \pm 2,51 \mu\text{m}$, imele so jih trahide nastale od 14. septembra do 28. septembra. Minimalne dvojne debeline celične stene so znašale $7,31 \pm 2,31 \mu\text{m}$, imele so jih celice nastale od 6. aprila do 1. junija 2011. Največje dvojne debeline celičnih steh so bile $13,05 \pm 3,58 \mu\text{m}$ in so jih imele celice nastale od 13.

julija do 24. avgusta 2011. Prehod iz ranega v kasni les smo zabeležili v traheidah, ki so nastale v času od 15. junija do 14. septembra 2011.

Prvo hipotezo, ki trdi, da se prečne dimenzije lumnov in dvojne debeline celičnih sten nastalih v istih časovnih obdobjih med drevesi na istem rastišču ne razlikujejo, smo potrdili le delno; minimalne razlike v proučevanih dimenzijah traheid med drevesi smo opazili na začetku in koncu rastne sezone, medtem ko so bile med rastno sezono razlike relativno velike (slikah 11 in 12).

Kakor prikazujeta sliki 11 in 12 se dimenzije in standardni odkloni le minimalno razlikujejo, zato smo ovrgli drugo hipotezo, ki predpostavlja, da obstajajo razlike v prečnih dimenzijah lumnov in dvojnih debelin celičnih sten, ki so nastale v istih časovnih obdobjih med letom, a v različnih letih 2009, 2010 in 2011.

V raziskavi smo opravili tudi primerjavo maksimalnih in minimalnih prečnih dimenzij lumnov in debelin celičnih sten traheid ter čas njihovega nastanka. Spremljali pa smo tudi čas prehoda iz ranega v kasni les. ANOVA (analiza variance) ponovljenih meritev je pokazala, da med leti ni statistično značilnih razlik v proučevanih dimenzijah (minimalnih in maksimalnih dimenzijah lumnov in celičnih sten) niti v času, ko so traheide s takšnimi dimenzijami nastale. Ravno tako ni bilo statistično značilnih razlik v času prehoda iz ranega v kasni les.

Iz slike 18 je razvidno, da so bile temperature in količina padavin med vegetacijsko dobo v letih 2009, 2010 in 2011 primerljive. Posledično so bile tudi razlike v proučevanih dimenzijah traheid med leti dokaj majhne, zato iz predstavljenih rezultatov ne moremo sklepati ali obstaja zveza med klimo in dimenzijami traheid.

7 VIRI

- Čufar K. 2006. Anatomija lesa. Univerzitetni učbenik. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, oddelek za lesarstvo: 185 str.
- Gnidovec G. 2011. Variabilnost dimenzij trahej v lesu bukve s Panške reke. Diplomski projekt (univerzitetni bolonjski študij). Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 34 str.
- Gričar J. 2006. Vpliv temperature in padavin na ksilogenezo pri jelki (*Abies alba*) in smreki (*Picea abies*). Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 181 str.
- Gričar J. 2010. Celična stena rastlin in nova spoznanja o procesih nastanka lesa. Les. 62(2010): 2-9
- Grosser D. 1977. Die Hölzer Mitteleuropas. Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag: 208 str.
- Vaganov E. A. 1990. The tracheidogram method in tree-ring analysis and its application v: Methods of dendrochronology. Applications in the environmental science. Coook E.R., Kairiukstis L.A. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers:63-76
- Wagenführ R. 2007. Holzatlas. Leipzig, Fachbuchverlag: 816 str.
- Zorec A. 2004. Merjenje dimenzij celic lesa s programom za analizo slike. Diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 59 str.

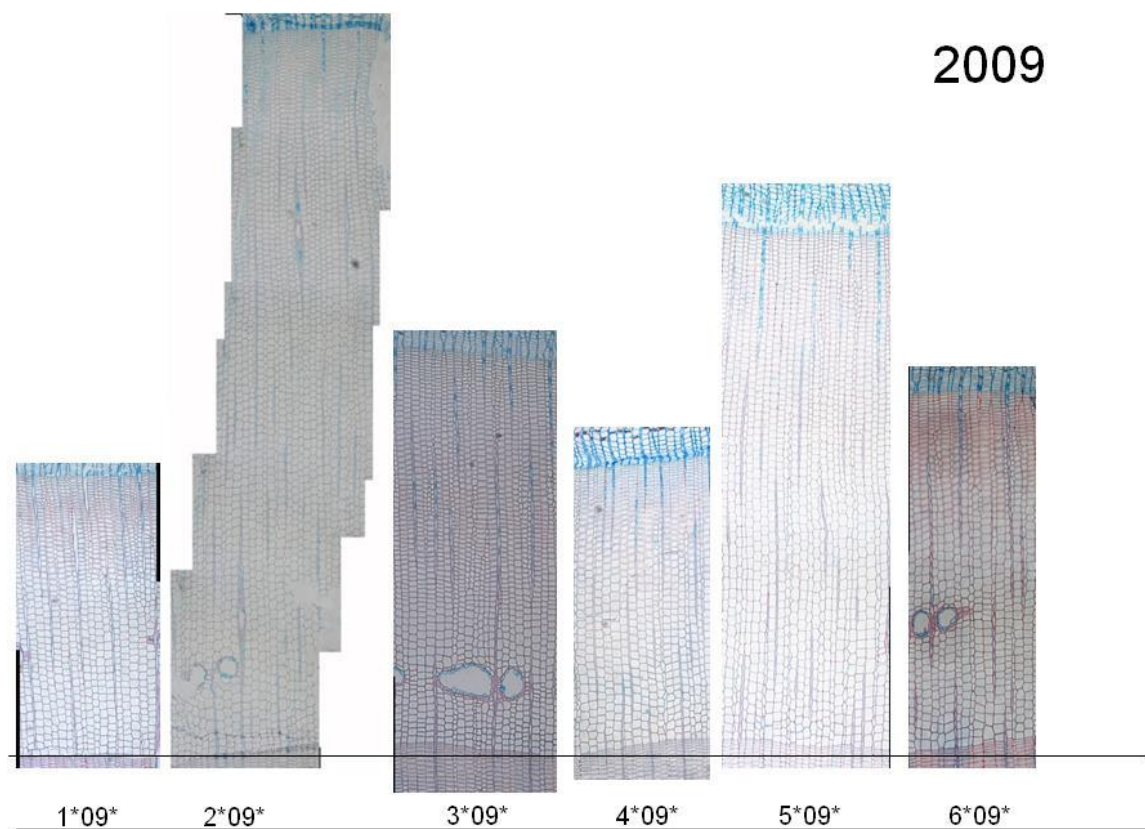
ZAHVALA

Zahvalil bi se mentorici prof. dr. Katarini Čufar za potrpežljivost, vodenje in nasvete pri izdelavi diplomskega projekta.

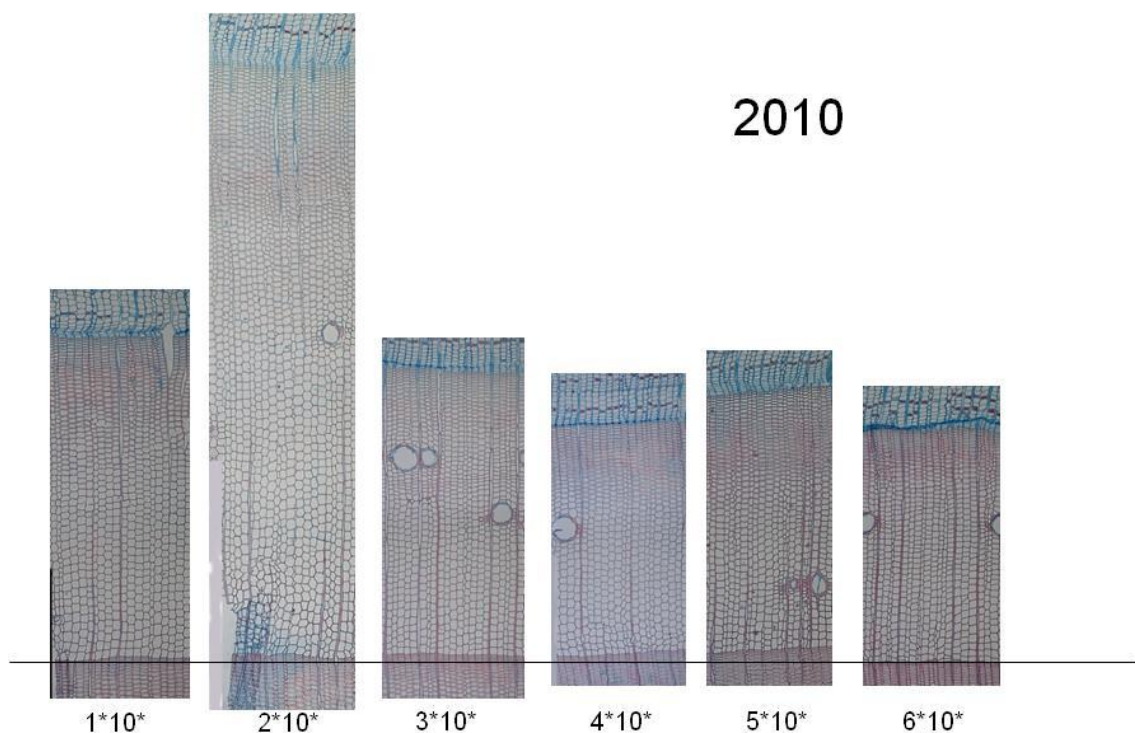
Prav tako se želim zahvaliti somentorju dr. Petru Prislanu, ki je skozi celotno izdelavo naloge neumorno stal ob strani in popravljaj storjene napake.

Doc. dr. Maksu Mereli se zahvaljujem za opravljeno recenzijo.

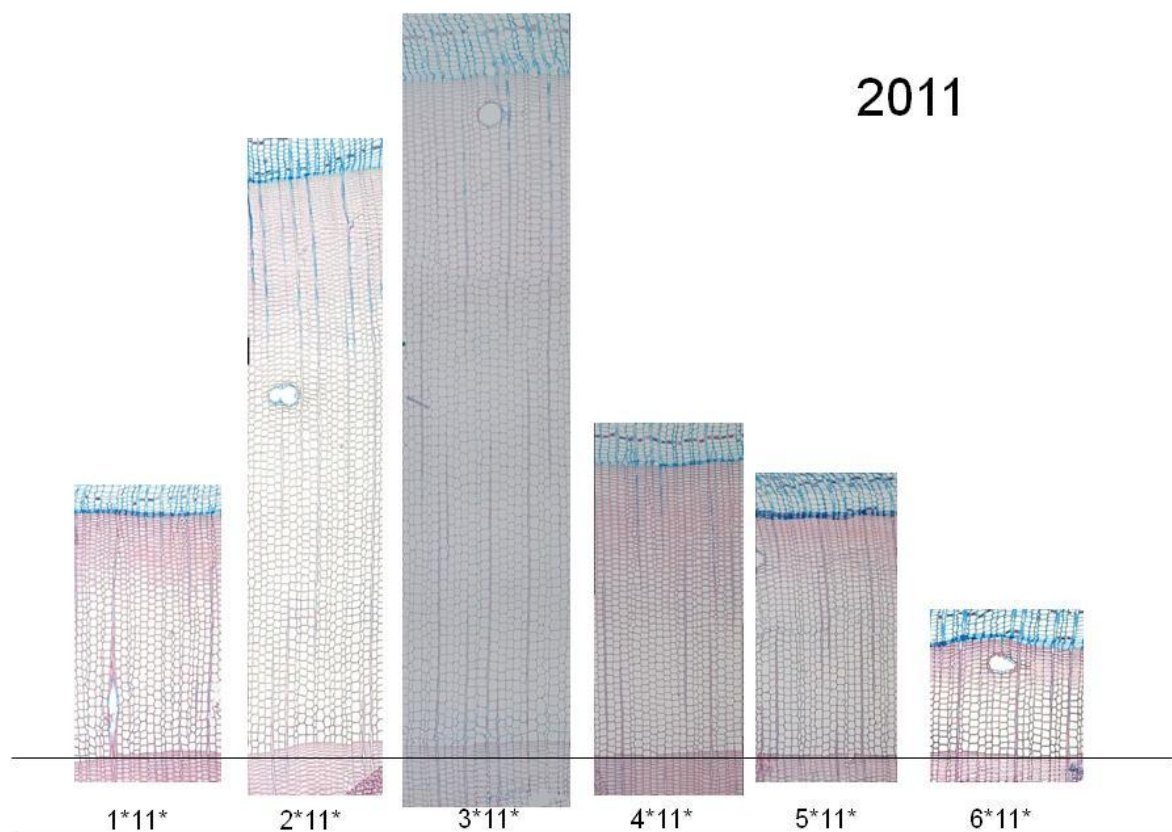
Priloga 1: Slike vzorcev 6. dreves na katerih so se opravljale meritve za leto 2009



Priloga 2: Slike vzorcev 6. dreves na katerih so se opravljale meritve za leto 2010



Priloga 3: Slike vzorcev 6. dreves na katerih so se opravljale meritve za leto 2011



UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA LESARSTVO

Matic RADIČ

**VARIABILNOST DIMENZIJ TRAHEID V LESU
SMREKE S PANŠKE REKE**

DIPLOMSKI PROJEKT

Univerzitetni študij – 1. stopnja

Ljubljana, 2012