

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA LESARSTVO

Vito KAC

**NASTAJANJE LESA PRI RDEČEM BORU (*Pinus sylvestris*) Z
OBMOČJA MONCAYO V ŠPANIJ**

MAGISTRSKO DELO
(Magistrski študij – 2. stopnja)

**WOOD FORMATION IN SCOTS PINE (*Pinus sylvestris*) FROM THE
MONCAYO AREA IN SPAIN**

M. SC. THESIS
Master Study Programmes

Ljubljana, 2013

Magistrsko delo je zaključek Magistrskega študija Trajnostne rabe lesa – 2. stopnje. Laboratorijske analize so bile opravljene na Katedri za tehnologijo lesa, Oddelka za lesarstvo, Biotehniške fakultete, Univerze v Ljubljani.

Senat oddelka je za mentorico magistrskega dela imenoval prof. dr. Katarino Čufar, za somentorico doc. dr. Jožico Gričar, za recenzenta pa prof. dr. Miho Humarja.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik:

Član:

Član:

Datum zagovora:

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

Vito Kac

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD Du2
DK UDK 630*811.13:630*174.7(*Pinus sylvestris*)
KG rdeči bor/nastajanje lesa/diferenciacija/kambijeva cona
AV KAC, Vito
SA ČUFAR, Katarina (mentorica)/GRIČAR, Jožica (somentorica)/HUMAR, Miha (recenzent)
KZ SI-1000 Ljubljana, Rožna dolina, c. VIII/34
ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo
LI 2013
IN NASTAJANJE LESA PRI RDEČEM BORU (*Pinus sylvestris*)
Z OBMOČJA MONCAYO V ŠPANIJU
TD Magistrsko delo (Magistrski študij – 2. stopnja)
OP X, 47 str., 3 pregl., 28 sl., 2 pril., 16 ref.
IJ SI
JI sl/en
AI Opravili smo analizo nastajanja lesa pri rdečem boru (*Pinus sylvestris*) na gori Moncayo v Španiji. Med 24. 3. 2011 in 23. 11. 2011 so bili odvzeti vzorci z 2 nadmorskih višin (1562 m in 1179 m). V 20 vzorčenjih v 1 – 2 tedenskih razmikih so bili na vsakem rastišču odvzeti mikro izvrtki iz po 6 naključno izbranih dreves. Po vklapljanju vzorcev v parafin smo z rotacijskim mikrotomom pripravili 480 trajnih preparatov, ki so vsebovali prečni prerez kambija, ksilema in floema. S pomočjo svetlobnega mikroskopa in sistema za analizo slike smo za vsak odvzem prešteli celice v kambijevi coni in v nastajajoči braniki lesa, kjer smo razlikovali celice v različnih fazah diferenciacije. Opravili smo tudi meritve širin tekoče in 3 predhodnih lesnih branik. Na začetku rastne sezone smo zabeležili povečano število celic v kambijevi coni in prve celice v fazi postkambijalne rasti: na spodnjem rastišču 14. 4. 2011, na zgornjem pa 20. 4. 2011. Konec avgusta se je kambijeva aktivnost zaključila. Do 8. 11. 2011 so bile vse celice lesa dokončno oblikovane. Dinamika nastajanja lesa je bila ob zaključku sezone podobna na obeh rastiščih. Povprečna širina izoblikovane branike ksilema v letu 2011 je bila na spodnjem rastišču 1086 µm in na zgornjem 997 µm.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Du2
DC UDC 630*811.13:630*174.7(*Pinus sylvestris*)
CX Scots pine/wood formation/differentiation/cambial zone
AU KAC, Vito
AA ČUFAR, Katarina (supervisor)/GRIČAR Jožica (co-supervisor)/ HUMAR Miha (reviewer)
PP SI-1000 Ljubljana, Rožna dolina, c. VIII/34
PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Wood Science and Technology
PY 2013
TI WOOD FORMATION IN SCOTS PINE (*Pinus sylvestris*)
FROM THE MONCAYO AREA IN SPAIN
DT M.Sc. Thesis (Master Study Programmes)
NO X, 47 p., 3 tab., 28 fig., 2 ann., 16 ref.
LA Sl
AL sl/en
AB We analyzed seasonal cambial dynamics and wood formation in Scots pine (*Pinus sylvestris*) from Moncayo mountain in Spain. Samples were taken from trees growing at 2 altitudes: (1.562 m a. s. l. and 1.179 m a. s. l.). From March 24, 2011 till November 23, 2011 20 samplings were performed at 1 or 2 week intervals. At each sampling date microcores from 6 randomly selected trees were taken at each location. After embedding of samples in paraffin we made 480 permanent slides of cross-sections of cambium, wood and phloem with rotary microtome. Using a light microscope and image analysis system we counted the number of cells in the cambial zone and xylem growth rings, where we analyzed differentiation cells in various phases. In addition we measured the widths of the current and 3 previous xylem rings. At the beginning of the growing season, we observed an increased number of cells in the cambial zone, and formation of the first cells in the phase of post-cambial growth (PC), detected on the lower site on April 14, 2011, and on the higher site on April 20, 2011. The last PC cells were produced at the end of August 2011. Differentiation of terminal latewood cells was completed by November 8, 2011. At the end of the growing season the dynamics of wood formation was similar on both sites. Average 2011 xylem ring widths were 1086 µm on the lower and 997 µm at the upper site.

KAZALO VSEBINE

	str.
KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	III
KEY WORDS DOCUMENTATION	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VII
KAZALO SLIK	VIII
KAZALO PRILOG	X
1 UVOD	1
2 PREGLED OBJAV	2
2.1 RDEČI BOR	2
2.2 RDEČI BOR V ŠPANIJ	4
2.2.1 Makroskopska zgradba lesa	4
2.2.2 Mikroskopska zgradba lesa	4
2.3 UPORABA LESA IN DRUGIH DELOV DREVES RDEČEGA BORA	5
2.4 KAMBIJ IN KAMBIJEVA CONA	5
2.4.1 Zgradba in delovanje kambija	6
2.5 DIFERENCIACIJA	7
2.5.1 Sezonska dinamika ksilogeneze	8
2.6 SEZONSKA AKTIVNOST KAMBIJA	9
2.7 EKOFIZIOLOŠKI DEJAVNIKI IN RAST DREVES	9
2.7.1 Svetloba	9
2.7.2 Toplota	10
2.7.3 Voda	10
2.7.4 Tla	11
2.7.5 Zrak	11
2.8 EKOFIZIOLOŠKE ZAHTEVE RDEČEGA BORA	11
3 MATERIALI IN METODE	12
3.1 RASTIŠČE MONCAYO	12
3.2 ODVZEM IN FIKSACIJA VZORCEV	13
3.2.1 Orodje Trephor	13
3.3 ŠTEVILČENJE VZORCEV	14

3.4	PRIPRAVA ANATOMSKIH PREPARATOV ZA SVETLOBNO MIKROSKOPIJO S POMOČJO DRSNEGA MIKROTOMA	15
3.5	MERITVE TER ANALIZA SLIKE	21
3.6	STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV	23
4	REZULTATI.....	24
4.1	NASTAJANJE LESNE BRANIKE 2011 NA SPODNJEM RASTIŠČU	24
4.1.1	Kambijeva cona (CC)	24
4.1.2	Postkambijalna rast (PC)	25
4.1.3	Odlaganje in lignifikacija sekundarne celične stene (SW)	26
4.1.4	Zrele celice (MT)	28
4.1.5	Celotna ksilemska branika (XY)	28
4.2	NASTAJANJE LESNE BRANIKE 2011 NA ZGORNJEM RASTIŠČU	29
4.2.1	Kambijeva cona (CC)	29
4.2.2	Postkambijalna rast (PC)	30
4.2.3	Odlaganje in lignifikacija sekundarne celične stene (SW)	31
4.2.4	Zrele celice (MT)	32
4.2.5	Celotna ksilemska branika (XY)	33
4.3	PRIMERJAVA NASTAJANJA LESNA NA SPODNJEM IN ZGORNJEM RASTIŠČU	34
4.4	PRIMERJAVA PRIRASTKOV LETA 2011 S PRIRASTKI IZ LETA 2010, 2009 TER 2009	37
5	RAZPRAVA.....	39
6	SKLEPI.....	41
7	POVZETEK	43
8	VIRI	45
8.1	INTERNETNI VIRI	47

ZAHVALA

PRILOGE

KAZALO PREGLEDNIC

str.

Preglednica 1: Prikaz vzorčenja, ter datumi odvzema vzorcev.....	15
Preglednica 2: Zaporedje ter časi dehidracije z etanolom in bio-clearom ter prepajanja s parafinom (Rossi in sod., 2006).	17
Preglednica 3: Postopek barvanja	20

KAZALO SLIK

	str.
Slika 1: Rdeči bor (foto: Vito Kac)	3
Slika 2: Razširjenost rdečega bora (<i>Pinus sylvestris</i>) v Evropi (Eufogen, 2012)	3
Slika 3: Mikroskopski pogled prečnega prereza tkiv rdečega bora z označenim ksilemom, floemom ter kambijevo cono (foto: Vito Kac).....	6
Slika 4: Možne smeri delitev kambijeve fuziformne inicialke: (C-C) antikline delitve (X-C ali C-P) perikline delitve v kambiju (Gričar, 2007).	7
Slika 5: Sezonska dinamika ksilogeneze (foto: Vito Kac)	8
Slika 6: Satelitska slika Španije z označenima rastiščema na gorovju Moncayo (vir: Google zemljevid 2013).....	12
Slika 7: Mikrolokacija rastišč ter vremenskih postaj (vir: Google zemljevid 2013)	13
Slika 8: Orodje "Trephor" za odvzem mikro izvrtkov, mikro izvrtke in posoda za fiksiranje takoj po odvzemu in shranjevanje (vir: www.tesaf.unipd.it/Sanvito/).....	14
Slika 9: Tkivni infiltrator Leica TP 1020 (foto: Vito Kac)	16
Slika 10: Parafinski dispensor Leica EG 1120 (foto: Vito Kac).....	18
Slika 11: Vzorec tkiv v parafinskem bloku (foto: Vito Kac)	18
Slika 12: Pripomočki in reagenti za barvanje preparatov (foto: Vito Kac).....	20
Slika 13: Prečni prerez nastajajoče branike v svetlem polju (levo) in v polarizirani svetlobi (desno) (foto: Vito Kac)	21
Slika 14: Povprečno število kambijevih celic in standardni odklon na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na spodnjem rastišču.....	25
Slika 15: Povprečno število in standardni odklon postkambijalnih celic (PC) na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na spodnjem rastišču	26
Slika 16: Povprečno število in standardni odklon celic v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na spodnjem rastišču	27
Slika 17: Povprečno število in standardni odklon zrelih celic MT na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na spodnjem rastišču.....	28
Slika 18: Povprečne vrednosti normaliziranih širin nastajajoče branike 2011 (XY) in standardni odkloni v odvisnosti od časa na spodnjem rastišču Moncayo	29
Slika 19: Povprečno število kambijevih celic in standardni odklon na dan vzorčenja skozi celotno obdobje na zgornjem rastišču	30
Slika 20: Povprečno število in standardni odklon postkambijalnih celic (PC) na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na zgornjem rastišču.....	31

Slika 21: Povprečno število in standardni odklon celic v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na zgornjem rastišču.....	32
Slika 22: Povprečno število in standardni odklon zrelih celic MT na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na zgornjem rastišču	33
Slika 23: Povprečne vrednosti normaliziranih širin nastajajoče branike 2011 (XY) in standardni odkloni v odvisnosti od časa na zgornjem rastišču Moncayo	34
Slika 24: Dinamika nastajanja lesa v rastni sezoni 2011 glede na posamezne razvojne faze. Črka L za fazo nastanka pomeni spodnje rastišče, črka H pa zgornje rastišče. PC - postkambialna rast traheid, SW - odlaganje in lignifikacija celične stene, MT – zrele celice lesa.....	36
Slika 25: Klimogram za vremensko postajo Majada levo, ki prikazuje podatke za zgornje rastišče, ter klimogram za vremensko postajo Agramonte desno, ki prikazuje podatke za spodnje rastišče.	37
Slika 26: Primeri širokih branik v letu 2011 (zgornja branika) in v predhodnih letih (foto: Vito Kac)	38
Slika 27: Tankostene celice ob zaključku branike v letu 2010 in 2009 (levo) ter tankostene celice v braniki leta 2010 in 2008 (desno). V obeh primerih branika 2011 še nastaja. (foto: Vito Kac).....	38
Slika 28: Različno široke branike nastale v letu 2011 iz različnih dreves spodnjega rastišča. Zelo široka branika (levo), zelo ozke in izklinjene branike (sredina), ozke branike (desno) (foto: Vito Kac)	41

KAZALO PRILOG

PRILOGA 1: povprečno število celic v kambiju (CC) in v različnih fazah nastanka celic v ksilemski braniki 2011 (PC-celice v fazi postkambialne rasti, SW-celice v fazi odlaganja in lignificiranja celične stene, MT-zrele celice) ter povprečne širine tekoče branike 2011 (XR1) in branik nastalih v letih 2010, 2009, 2008 (XR100, XR90, XR80). Podatki so bili izmerjeni vzdolž 3 radilanih nizov in veljajo za rdeči bor na rastišču Moncayo, spodnje rastišče.

PRILOGA 2: povprečno število celic v kambiju (CC) in v različnih fazah nastanka celic v ksilemski braniki 2011 (PC-celice v fazi postkambialne rasti, SW-celice v fazi odlaganja in lignificiranja celične stene, MT-zrele celice) ter povprečne širine tekoče branike 2011 (XR1) in branik nastalih v letih 2010, 2009, 2008 (XR100, XR90, XR80). Podatki so bili izmerjeni vzdolž 3 radilanih nizov in veljajo za rdeči bor na rastišču Moncayo, zgornje rastišče.

1 UVOD

Rdeči bor (*Pinus sylvestris*) ima širok naravni areal v Evropi, v Španiji pa se nahaja samo na redkih rastiščih. Pri tej vrsti v Španiji še niso bile opravljene raziskave nastajanja lesa, podatki o tem pa bi bili zanimivi z vidika ekologije in kakovosti lesa. Analiza debelinske rasti je pomembna tudi zato, da bi izvedeli več o začetku in koncu rastne sezone. Raziskave so pomembne tudi z vidika produktivnosti lesa, dreves in sestojev ter učinka klimatskih sprememb na ekosisteme. Sodelavci Univerze iz Zaragoze v Španiji so v letu 2011 opravili odvzem vzorcev lesa, kambija in floema na bazi odraslih dreves v 1–2 tedenskih intervalih z namenom spremljanja sezonske dinamike nastajanja lesa pri rdečem boru z dveh različnih nadmorskih višin na območju Moncayo. Raziskave so potekale v sodelovanju z Oddelkom za lesarstvo BF. Projekt z naslovom El Parque Natural del Moncayo como observatorio de Cambio Global (GA-LC-031/2010) je financirala vlada avtonomne pokrajine Aragonije.

Cilja magistrske naloge sta bila:

- iz izvrtkov pripraviti preparate prečnih prerezov tkiv, jih pregledati s svetlobnim mikroskopom, in na njih določiti število celic v kambijevi coni, ter število celic lesa v različnih fazah diferenciacije v nastajajoči lesni braniki tekočega leta ter izmeriti širino nastajajočega lesnega prirastka s sistemom za analizo slike,
- ugotoviti začetek in konec produktivnosti kambijeve cone.

Delovne hipoteze:

- zaradi toplejšega podnebja bo rastna sezona raziskanih dreves daljša kot v Sloveniji,
- širine branik bodo zaradi daljše rastne sezone večje,
- na višji nadmorski višini bo vegetacijska doba krajša kot na nižji nadmorski višini.

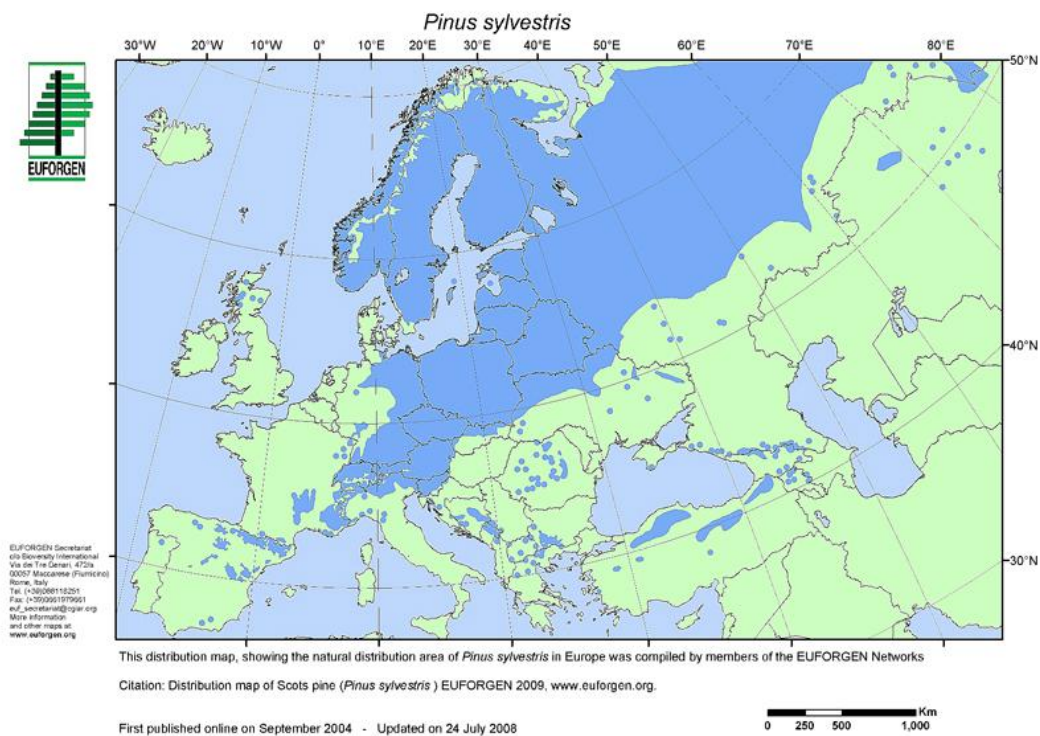
2 PREGLED OBJAV

2.1 RDEČI BOR

Rdeči bor (slika 1) je vednozeleno iglasto drevo s stožčasto, v starosti pa dežnikasto krošnjo. Zraste do 30 m, izjemoma tudi do 40 m visoko in ima do 1 m debelo deblo. Drevo se močno ukorenini z eno glavno in močnimi stranskimi koreninami. Ime je drevo dobilo po svoji skorji, saj je značilne rumenkasto-rdeče barve iz katere se luščijo tanki lističi lubja. Ima kratke iglice dolžine od 4 do 7 cm, katere rastejo v šopku po dve. Iglice so precej mehke, zašiljene, a ne bodeče, sivkasto zelene, na drevesu pa ostanejo le 2 do 3 leta, zaradi česar je krošnja redka. Zreli storži so podolgovato jajčasti in zašiljeni, sivorjavi in ne bleščeči, dolžine od 3 do 7 cm in debeline od 2 do 3,5 cm, dozoriijo pa septembra ali oktobra naslednje leto. Rdeči bor je zelo prilagodljiva in skromna drevesna vrste, ki je enodomna in vetrocvetna, ki cveti maja in junija. Raste na skoraj vseh vrstah matične podlage in tudi na najrevnejših in najbolj izčrpanih rastiščih, kamor se mora umakniti pred konkurenčnimi vrstami iz dobrih rastišč. Je pionirska vrsta, ki pogosto zaraste gole, degradirane in izčrpane površine, ki so že bile pokrite z gozdom. Drevo dobro prenaša sušo in sončne lege. Na slabih rastiščih raste v čistih sestojih, na boljših rastiščih pa pogosteje v mešanem sestoju z listavci. Rdeči bor je ena od drevesnih vrst z največjim arealom, med bori pa ima največjega. Na vzhodu je razširjen čez Sibirijo vse do Mandžurije in Ohotskega morja, raste tudi na posameznih otokih na Škotskem, v Pirinejih, v francoskem Centralnem masivu, v Karpatih in na balkanskih gorovjih, ter skoraj po celotni severni in srednji Evropi (slika 2). Zaradi njegovega izredno velikega areala, se med njegovimi rastišči pojavljajo zelo različne klimatske in rastiščne razmere in prav zaradi tega ga številni avtorji delijo na različne rase, katere se med seboj razlikujejo po številnih lastnostih. Med najpomembnejšimi lastnostmi so barva, velikost in oblika iglic ter storžev, ekološke lastnosti, oblika debla ter letni prirastek (Brus, 2011).



Slika 1: Rdeči bor (foto: Vito Kac)



Slika 2: Razširjenost rdečega bora (*Pinus sylvestris*) v Evropi (Eufogen, 2012)

2.2 RDEČI BOR V ŠPANIJ

Rdeči bor je ena izmed pomembnejših drevesnih vrst v Španiji saj zarašča površino 1 280 000 ha v različnih sestojih gozdov. V Španiji rdeči bori rastejo najjužneje in najbolj zahodno glede na njihov naravni areal. Pri ocenjevanju vpliva globalnega segrevanja na ekosisteme lahko prav zaradi ekološke meje vidimo spremembe na teh drevesih. Napovedane podnebne spremembe v Evropi kažejo, da bi lahko bila Španija leta 2050 ena izmed najbolj prizadetih držav v smislu izgube različnih rastlinskih vrst. V 90. letih prejšnjega stoletja je med vsemi drevesi v Španiji, imel rdeči bor zaradi suše najvišjo stopnjo umrljivosti (Bogino in sod., 2009).

2.2.1 Makroskopska zgradba lesa

Rdeči bor je iglavec z obarvano jedrovino, ki je rjavkaste do rdečerjave barve in široko beljavo rumenkasto do rdečkastobeale barve. Ima razločne branike s temnim kasnim lesom in postopnim do ostrim prehodom iz ranega v kasni les. Smolni kanali so številni in razločni (znatno večji kot pri smreki in macesnu) ter vidni s prostim očesom kot majhne bele pike, zlasti v kasnem lesu. Srednja gostota lesa je 490 kg/m^3 (Čufar, 2006). S svetlobnim mikroskopom lesa rdečega bora ne moremo zanesljivo ločiti od lesa črnega bora (*Pinus nigra* Arn.) (Torelli, 1991).

2.2.2 Mikroskopska zgradba lesa

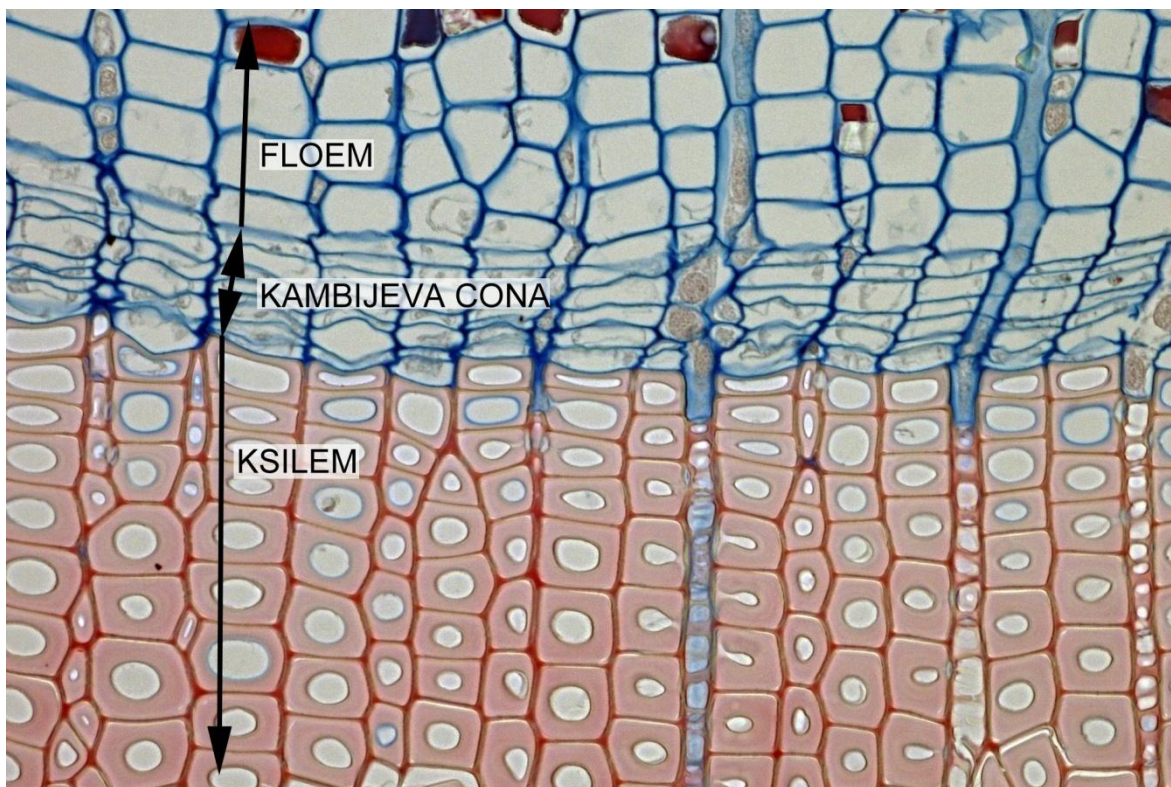
Lesno tkivo iglavcev, med katere spada tudi rdeči bor, je pretežno sestavljeno iz aksialnih traheid, ki predstavljajo do 95 % celotnega lesnega tkiva (Čufar, 2006). Les rdečega bora vsebuje normalne radialne in aksialne smolne kanale. Smolni kanali so veliki, številni in razločni ter obdani s tankostenimi epitelnimi celicami. Prehod med ranim in kasnim lesom je dobro viden. Ima heterogeno trakovno tkivo, trakovne traheide so nazobčane. V križnih poljih se nahajajo velike oknaste piknje. Traheide so med seboj povezane z obokanimi piknjami, ki so številnejše na koncih traheid ter so razporejene v enojnih nizih. Trakovi so večinoma enoredni, le trakovi, ki vsebujejo radialne smolne kanale, so večredni (Schweingruber, 1990).

2.3 UPORABA LESA IN DRUGIH DELOV DREVES RDEČEGA BORA

V Evropi je rdeči bor najbolj razširjen iglavec in gospodarsko zelo pomembna drevesna vrsta, ki pa zaradi svojega majhnega volumenskega prirastka ne dosega smreke. Uporaba lesa je tako kot pri drugih iglavcih zelo široka. Uporablja se v gradbeništvu, mizarstvu, pri vodogradnjah, za stavbno pohištvo, ladijske pode, rudniški les, za tramovje ter mnoge druge izdelke. Uporaben pa ni samo les, v zdravilstvu uporabljajo tudi iglice, katere imajo veliko vitamina C, vdihovanje poparka pa pomaga pri vnetju pljuč in žrela. Čaj iz storžkov čisti kri, poparek iz svežih brstov pa učinkovito čisti zamašen nos. Zaradi velike količine smole se uporablja tudi za smolarjenje (Brus, 2011).

2.4 KAMBIJ IN KAMBIJEVA CONA

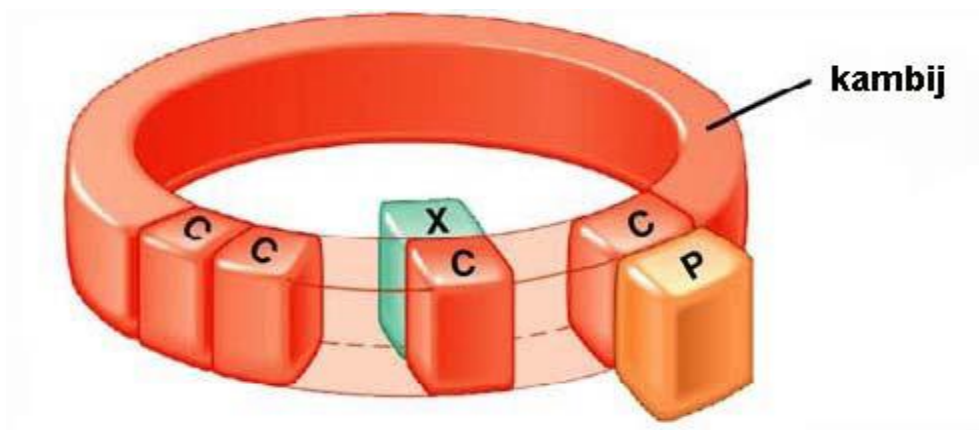
Vaskularni kambij proizvaja navznoter les (sekundarni ksilem) ter navzven skorjo (sekundarni floem) (Čufar, 2006). Ker kambij v strogem pomenu besede predstavlja le eno celico debelo plast, katero je v praksi težko ločiti med seboj, se zato pogosto uporablja izraz kambijeva cona, ki predstavlja pas diferencirajočih se celic med ksilemom in floemom (slika 3). Kambijeve inicialke so žive celice s tanko celično steno in so sposobne delitev. Celice v lesu pa opravljajo svoje naloge šele po odmrtnju. Med te celice spadajo traheide iglavcev, ki imajo prevodno in mehansko funkcijo (Čufar, 2006).



Slika 3: Mikroskopski pogled prečnega prereza tkiv rdečega bora z označenim ksilemom, floemom ter kambijevo cono (foto: Vito Kac)

2.4.1 Zgradba in delovanje kambija

Kambijeve cono v drevesu predstavlja sklenjen obroč. Vaskularni kambij je sestavljen iz vretenastih in trakovnih inicialk. Iglavci imajo vretenaste inicialke dolžine med 2000 μm in 9000 μm (Čufar, 2006). Pri evolucijsko naprednejših listavcih je kambij etažni, pri primitivnejših listavcih, iglavcih in fosilnih praprotnicah pa je kambij neetažni. Kambijeve inicialke se lahko delijo v različnih smereh (slika 4). Delitve ločimo na radialne, psevdotransverzalne in perikline. Radialne ali antikline in psevdotransverzalne so delitve celic v radialni smeri, katera predstavlja smer pravokotno na površino debla. Perikline delitve pa so delitve v tangencialno aksialni smeri, ki predstavlja smer vzporedno s površino debla (Čufar, 2006).



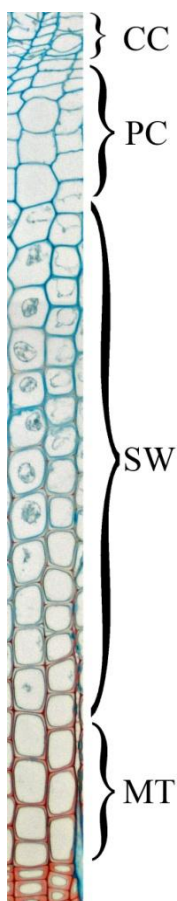
Slika 4: Možne smeri delitev kambijeve fuziformne inicialke: (C-C) antikline delitve (X-C ali C-P) perikline delitve v kambiju (Gričar, 2007).

2.5 DIFERENCIACIJA

Diferenciacija obsega številne medsebojno povezane procese, kateri vodijo k specializaciji celice. Iz kambijeve inicialke nastanejo različni tipi ksilemskih in floemskih celic, katere s svojimi lastnostmi in zgradbo določajo strukturo ter lastnosti lesa in floema. Diferenciacija je razdeljena na več med seboj povezanih faz. Pri prvi fazi determinaciji se določi smer diferenciacije celice. Pri tej fazi se zgodijo številne biokemijske in genetske spremembe, ki so potrebne za takšen prehod celičnega stanja. V nadaljevanju pa so možnosti celice za nadaljnji razvoj omejene, saj lahko iz nje nastane le en tip celice. Prvi znaki diferenciacije so podaljšanje in prečna rast kambijeveh derivatov, ki nastanejo zaradi povečanja volumna vakuol brez kakršnih koli sprememb v strukturi celice. V fazi površinske rasti lahko celica nekajkrat poveča svoje dimenzije. Naslednja faza je faza debelitve celične stene, pri kateri se na primarno celično steno v centripetalni smeri sintetizira sekundarna celična stena. Pri tej fazi pa poteka tudi oblikovanje obokanih pikenj v celični steni. Ko je celična stena popolnoma oblikovana, sledi programirana smrt celice z avtolizo citoplazme. Tok kalcija izzove kolaps vakuole, pri tem se sprostijo hidrolaze, ki razgradijo celično vsebino razen sekundarne celične stene. V zadnji fazi diferenciacije vlaken v njih nastanejo rastne napetosti (Gričar, 2007).

2.5.1 Sezonska dinamika ksilogeneze

Traheide iglavcev srednje Evrope v povprečju za celoten proces diferenciacije potrebujejo od 1 do 2 meseca. Diferenciacijo pri traheidah lahko razdelimo na več zaporednih faz: determinacijo, postkambijalno rast celic, odlaganje in lignifikacija sekundarne celične stene ter programirano smrt celice (slika 5). Trajanje faze postkambijalne rasti je odvisno od obdobja v rastni sezoni in traja med 2 in 4 tedni. Odlaganje sekundarne celične stene in lignifikacija potekata maksimalno 8 tednov, vendar v povprečju od 4 do 5 tednov. Nižje temperature, krajšanje dolžine dneva in huda suša lahko zaustavijo radialno rast celic. V splošnem se delitve v kambijevi coni pri drevesih zmernege pasu začnejo med sredino aprila in začetkom junija, končajo pa med koncem julija in začetkom septembra (Gričar, 2007).



Slika 5: Sezonska dinamika ksilogeneze (foto: Vito Kac)

2.6 SEZONSKA AKTIVNOST KAMBIJA

Delovanje kambija je periodično, saj v našem podnebjju pozimi praviloma miruje. Kambij delimo glede na obdobje rasti na aktiven in dormanten. Kambij je dormanten, kadar drevo miruje v zimskem času in do takrat, ko se vzpostavijo potrebni pogoji za delovanje kambija. V dormantnem obdobju ima kambij manjše število celic, saj se nato število teh celic v spomladanskem obdobju poveča. Število celic je odvisno od različnih dejavnikov: drevesne vrste, dela drevesa, starosti drevesa, vitalnosti idr. (Gričar, 2007).

Kambij je aktiven v času vegetacijske dobe, kar je pri nas približno od 17. do 36. tedna v letu (Čufar, 2006). Najširša kambijeva cona je na višku vegetacije, ko so tudi delitve najbolj intenzivne. V maju ali juniju, ko je kambij najbolj aktiven, je kambijeva cona široka in jo je težko natančno omejiti (Čufar, 2006). Za raziskave kambija se navadno odvezemajo vzorci v prsni višini (Čufar, 2006).

2.7 EKOFIZIOLOŠKI DEJAVNIKI IN RAST DREVES

Na rast drevesa in delovanje kambija vplivajo ekološki in fiziološki dejavniki. Fiziološki procesi se odvijajo v celicah, ekološki procesi pa potekajo med organizmom in njegovim okoljem. Ker oboji dejavniki potekajo v medsebojni odvisnosti, jih je smiselno obravnavati kot ekofiziološke procese. Najpomembnejši ekološki dejavniki, ki iz okolja vplivajo na rastline so svetloba, topota, voda, zrak in druga živa bitja (Brus, 2011).

2.7.1 Svetloba

Svetloba je eden najpomembnejših dejavnikov za preživetje zelenih rastlin, saj rastline s pomočjo svetlobe opravljajo fotosintezo. Glede na jakost svetlobe ločimo rastline na več skupin.

Svetloljubne so vrste, katere se optimalno razvijejo samo pri polni osvetlitvi. Že majhna zasenčenost upočasni njihovo rast ali povzroči propad.

Polsvetloljubne vrste najbolje uspevajo pri polni osvetljenosti, vendar prenesejo tudi nekaj zasenčenja. V to skupino spada največ gozdnih drevesnih vrst, saj v gozdnem sestoju velika drevesa povzročajo senco manjšim.

Polencoizdržne vrste dobro uspevajo v senci, dobro pa prenašajo tudi neposredno osvetlitev.

Sencoza vrste so sposobne opravljati fotosintezo tudi pri zelo majhnih količinah svetlobe, katere pa večina drugih rastlin ni sposobna izkoristiti (Brus, 2011).

2.7.2 Toplota

Od toplote so najbolj odvisne biokemične reakcije v celicah, zato rastlina v različnih fazah svojega življenjskega cikla potrebuje različne toplotne razmere. Rastline za opravljanje fotosinteze potrebujejo temperaturo zraka med 0 °C in 50 °C, vendar je optimalna temperatura med 20 °C in 30 °C. Za rast korenin in pretakanje sokov je dovolj že nekaj stopinj nad lediščem, rast debla in listov pa se začne pri 6 °C. Za rast zunanjih delov rastlin in odpiranje brstov pa ni dovolj samo temperatura zraka, ampak je potrebna tudi določena temperatura tal. Tako se začetni znaki rasti začnejo pri temperaturi zraka okrog 10 °C in temperaturi tal okrog 5 °C. Rastline lahko poškoduje nizka temperatura okolja, kadar nastopi hitro in nenadno. Pozna spomladanska ter zgodnja jesenska pozeba, pri občutljivih in slabo prilagojenih vrstah lahko povzroči pozebo in odmrtnje mladih rastlinskih delov. Za rastline pa ni nevarna samo nizka temperatura okolja, tudi previsoka temperatura okolja povzroči poškodbe, posebej pri mladih rastlinah, ter rastlinah s tanko skorjo. Po potrebi toplote razlikujemo rastline na več skupin. Termofilne vrste potrebujejo za rast velike količine toplote in velikokrat slabše prenašajo nizko temperaturo. Mezotermne vrste potrebujejo manj toplote za optimalno rast. Frigofilne vrste pa uspevajo na hladnejših rastiščih, oziroma v okolju, kjer je na razpolago zelo malo toplote (Brus, 2011).

2.7.3 Voda

Za rast in fotosintezo rastline nujno potrebujejo vodo. V rastlini se odvija transpiracija oz. izhlapevanje vode iz rastlin. Če je količina prejete vode manjša od količine oddane vode, pride do primanjkljaja vode in rastlina vene. Pomanjkanje vode pa pospešuje tudi premočna transpiracija, katero pa povzročijo suh zrak, močan veter in visoke temperature. Glede na potrebo po količini vode delimo rastline na več skupin. Higrofiti najbolje uspevajo v vlažnem okolju, kot so močvirja. V suhih razmerah pa večinoma ne rastejo. Mezofiti uspevajo tako v vlažnem, kot tudi v sušnem okolju. Kserofiti pa so prilagojeni na suho okolje (Brus, 2011).

2.7.4 Tla

Tla ali rastišče imenujemo zgornjo rodovitno plast zemeljske površine, ki nastane pod vplivom podnebja, rastlinskega in živalskega sveta, matične kamnine ter mikroorganizmov. V tleh so tudi rastlinam potrebni ioni, kateri vplivajo na pH vrednost tal. Če jih je dovolj, je prst bogata, sicer so tla revna. Mnogo vrst nimajo posebnih zahtev na pH zemlje in uspešno rastejo tako na kislih, bazičnih ali nevtralnih tleh (Brus, 2011).

2.7.5 Zrak

Za opravljanje fotosinteze rastline nujno potrebujejo tudi CO₂ iz zraka, v okolje pa sproščajo kisik, ki nastaja kot stranski produkt fotosinteze. V zadnjem času je problematično onesnaženje zraka, saj t.i. kisel dež povečuje kislost tal in s tem motnje pri oskrbi rastlin. Vse večji problem pa postaja zviševanje toplogrednih plinov v okolju, saj s tem počasi, a vztrajno narašča povprečna temperatura na zemlji (Brus, 2011).

2.8 EKOFIZIOLOŠKE ZAHTEVE RDEČEGA BORA

Rdeči bor spada med polsvetloljubne drevesne vrste, frigofilne, ki uspevajo na rastiščih, kjer je na razpolago zelo malo toplote. Ta drevesna vrsta nima posebnih zahtev po kislosti tal in raste tako na kislih, kot tudi na bazičnih tleh, uspešno pa raste tudi na osiromašenih tleh z malo hranilnimi snovmi. Po odpornosti na onesnaženje zraka pa rdeči bor uvrščamo med neodporne drevesne vrste (Brus, 2011).

3 MATERIALI IN METODE

3.1 RASTIŠČE MONCAYO

Vzorci za raziskavo nastajanja lesa rdečega bora (*Pinus sylvestris* L.) so bili odvzeti na dveh rastiščih gorovja Moncayo na severovzhodnem delu Španije. Rdeči bor je bil na tem rastišču umetno naseljen v 40–ih in 50–ih letih prejšnjega stoletja. Na rastišču rdečega bora se dandanes naseljuje bukev, ki izpodriva rdeči bor kot pionirsko vrsto.

Moncayo je približno 15 km dolgo in 7 km široko gorovje, ki leži med provincama Zaragoza in Sorio. Najvišje dele gorovja med oktobrom in majem prekrije sneg. Najvišji vrh gorovja Moncayo je San Miguel (2315 m. n. v.) (Gea 2000, 2008).

Vzorci lesa za raziskave so bili odvzeti na različnih nadmorskih višinah, in sicer na spodnjem rastišču in zgornjem rastišču. Spodnje rastišče se nahaja na nadmorski višini 1179 m. n. v. in ima koordinate 41°48'32.50" S geografske širine in 1°49'6.64" Z geografske dolžine. Zgornje rastišče pa ima koordinate 41°47'49.81" S in 1°49'22.31" Z ter leži na nadmorski višini 1562 m (slika 6).



Slika 6: Satelitska slika Španije z označenima rastiščema na gorovju Moncayo (vir: Google zemljevid 2013).

Za izdelavo klimograma smo uporabili podatke vremenskih postaj, ki sta postavljeni v bližini rastišč na podobnih nadmorskih višinah (slika 7).

Vremenski postaji merita dnevne temperature, zračno vlažnost, hitrost vetra ter dnevne padavine. Posebnosti rastišč so blaga in kratka poletja s pogostimi nevihtami ter dolge in mrzle zime.



Slika 7: Mikrolokacija rastišč ter vremenskih postaj (vir: Google zemljevid 2013)

3.2 ODVZEM IN FIKSACIJA VZORCEV

Vzorci so bili odvzeti na gorovju Mancayo v Španiji preko celotne rastne sezone 2011 na naključno izbranih drevesih v razmikih od 7 do 14 dni. Izbrana drevesa so morala biti ravna, zdrava ter brez mehanskih poškodb. Odvzem vzorcev je opravila ekipa iz Univerze Zaragoza. Iz vsakega drevesa so bili odvzeti po trije vzorci oz. mikro izvrtki. S pomočjo orodja Trephor. Takoj po odvzemu so jih vložili v fiksativ FAA (etanol, formalin ter očetna kislina CO_3COOH). Po tednu dni fiksacije so jih premestili v 70 % raztopino etanola, v kateri so bili shranjeni, ko so jih dostavili v laboratorij Oddelka za lesarstvo, BF.

3.2.1 Orodje Trephor

Orodje Trephor (slika 8) so razvili in patentirali raziskovalci na Univerzi Padova v Italiji, narejeno pa je italijanski tovarni Costruzioni Meccaniche Carabin C, z dolgo tradicijo in izkušnjami. Orodje je zasnovano za odvzem majhnih cilindričnih vzorcev tkiv iz živega drevesa, dolžine 15 mm in premera 2 mm. Odvzeti vzorci vsebujejo ličje, kambijevo cono

ter eno ali več branik lesa. Trephor omogoča hiter odvzem ter visoko kvaliteten vzorec z majhnimi poškodbami na drevesu. Inovativno rezilo in tehnične karakteristike materiala omogočajo visokokvalitetne mikro izvrtke tudi po številnih vzorčenjih. Orodje je majhno, kompaktno, lahko prenosljivo ter majhne teže (okoli 120 g). Lahko je zaščiteno s termoizolativno barvo ali prekrito s termo plastiko. Rezilo ima optimalno razmerje med trdoto in žilavostjo in je iz nerjavečega jekla (Rossi in sod., 2006).



Slika 8: Orodje "Trephor" za odvzem mikro izvrtkov, mikro izvrtke in posoda za fiksiranje takoj po odvzemu in shranjevanje (vir: www.tesaf.unipd.it/Sanvito/)

3.3 ŠTEVILČENJE VZORCEV

Vsak odvzeti vzorec je imel jasno definirano oznako, kot npr.: 1_PS_H_1:

- Prvo število pomeni zaporedni odvzem vzorčenja (1–20)
- PS pomeni drevesno vrsto, v našem primeru *Pinus sylvestris* L.
- H pomeni rastišče (H–zgornje rastišče ali L–spodnje rastišče)
- Zadnje število pomeni zaporedno številko drevesa (1–6)

V razpredelnici (preglednica 1), kamor smo vpisovali meritve, smo še dodali rastišče, kjer ML pomeni Moncayo low (spodnje rastišče) in MH pomeni Moncayo high (zgornje rastišče). V naslednjem polju je datum vzorčenja. Iz tabele je razvidno, da se je vzorčenje začelo 24. 3. 2011 ter končalo 23. 11. 2011. Poleg datuma je zapisano še zaporedni dan v letu (DVL).

Preglednica 1: Prikaz vzorčenja, ter datumi odvzema vzorcev

Odvzem	Rastišče	datum	DVL
1PSL1	ML	24. 3. 2011	83
2PSL1	ML	30. 3. 2011	89
3PSL1	ML	6. 4. 2011	96
4PSL1	ML	14. 4. 2011	104
5PSL1	ML	20. 4. 2011	110
6PSL1	ML	1. 5. 2011	121
7PSL1	ML	14. 5. 2011	135
8PSL1	ML	31. 5. 2011	151
9PSL1	ML	20. 6. 2011	171
10PSL1	ML	1. 7. 2011	182
11PSL1	ML	15. 7. 2011	196
12PSL1	ML	28. 7. 2011	209
13PSL1	ML	12. 8. 2011	224
14PSL1	ML	26. 8. 2011	238
15PSL1	ML	9. 9. 2011	252
16PSL1	ML	25. 9. 2011	268
17PSL1	ML	10. 10. 2011	283
18PSL1	ML	25. 10. 2011	298
19PSL1	ML	8. 11. 2011	312
20PSL1	ML	23. 11. 2011	327

Odvzem	Rastišče	datum	DVL
1PSH1	MH	24. 3. 2011	83
2PSH1	MH	30. 3. 2011	89
3PSH1	MH	6. 4. 2011	96
4PSH1	MH	14. 4. 2011	104
5PSH1	MH	20. 4. 2011	110
6PSH1	MH	1. 5. 2011	121
7PSH1	MH	14. 5. 2011	135
8PSH1	MH	31. 5. 2011	151
9PSH1	MH	20. 6. 2011	171
10PSH1	MH	1. 7. 2011	182
11PSH1	MH	15. 7. 2011	196
12PSH1	MH	28. 7. 2011	209
13PSH1	MH	12. 8. 2011	224
14PSH1	MH	26. 8. 2011	238
15PSH1	MH	9. 9. 2011	252
16PSH1	MH	25. 9. 2011	268
17PSH1	MH	10. 10. 2011	283
18PSH1	MH	25. 10. 2011	298
19PSH1	MH	8. 11. 2011	312
20PSH1	MH	23. 11. 2011	327

Na posameznem rastišču je bilo opravljenih 20 vzorčenj iz 6-ih dreves. Za vsako vzorčenje so naključno izbrali novih šest dreves na rastišču. V laboratoriju smo za vsak odvzem naredili 2 preparata, skupaj torej 240 preparatov za vsako rastišče.

3.4 PRIPRAVA ANATOMSKIH PREPARATOV ZA SVETLOBNO MIKROSKOPIJO S POMOČJO DRSNEGA MIKROTOMA

V laboratoriju Katedre za tehnologijo lesa smo vzorce sprali z vodo ter jih skrajšali po dolžini. Odstranili smo lubje in večji del floema, saj bi trdo sklerenhirano tkivo povzročalo težave pri rezanju. Prav tako smo odrezali del ksilema, in ohranili približno tri ksilemske branike. S tintnim svinčnikom smo označili prečni prerez za lažjo orientacijo vzorcev pri vklapljanju v parafin ter jih dali v kasete. Na kasete smo zapisali šifre vzorcev ter jih shranili v 70 % alkoholu do vklapljanja v parafin.

Infiltracijo s parafinom smo pripravili s tkivnim infiltratorjem Leica TP 1020 (slika 9). V košaro infiltratorja smo dali približno 50 vzorcev in pričeli postopek dehidracije z etanolom in bio-clearom (D-limonen) (bio-clear je komercialno ime za topilo na osnovi ksilena). Tkivni infiltrator ima 12 reagenčnih posod z različnimi raztopinami etanola, bio-clearom in parafinom. V vsaki reagenčni posodi je bila košara točno predviden čas. Zaporedja ter časi namakanja v posameznih posodah so podani v preglednici 2. Infiltracijo smo začeli s 70 % etanolom, nadaljevali z 90 %, 95 % ter na koncu s 100 % etanolom. Po dehidraciji v alkoholu je sledila dehidracija v bio-clearu in na koncu še prepajanje s parafinom.



Slika 9: Tkivni infiltrator Leica TP 1020 (foto: Vito Kac)

Preglednica 2: Zaporedje ter časi dehidracije z etanolom in bio-clearom ter prepajanja s parafinom (Rossi in sod., 2006).

Raztopina	Čas(min)
Etanol 70 %	120
Etanol 70 %	120
Etanol 90 %	90
Etanol 90 %	90
Etanol 95 %	90
Etanol 100 %	90
Etanol 100 %	90
Bio-clear	90
Bio-clear	90
Bio-clear	90
Parafin	120
Parafin	120

Celoten postopek infiltracije je trajal 20 ur. Pa končanem postopku smo s pomočjo parafinskega dispenzorja Leica EG 1120 (slika 10) pripravili parafinske bloke z vzorci (slika 11). Kasete z vzorci smo naložili na grelni ploščo dispenzorja in počakali, da se je parafin na kaseti stalil. Pokrov kasete smo zavrgli, iz spodnjega dela kasete pa smo naredili parafinske bloke. V posebno kovinsko posodo smo vlili nekaj staljenega parafina, v katerem smo lahko orientirali vzorec. Vzorec smo orientirali s pomočjo segrete pincete, pod kotom 45° glede na robove kovinske posode. Po orientaciji smo namočili dno posode v hladno vodo, da se je parafin strdil in obdržal vzorec v želenem položaju. Nato smo na posodico dali spodnji del kasete in jo do vrha napolnili s parafinom. Napolnjene posodice smo postavili na mizo, da se je parafin pri sobni temperaturi strdil. V nadaljevanju smo posodice za približno 20 min postavili v hladilnik, da smo parafinske bloke lažje odstranili iz posodic.



Slika 10: Parafinski dispensor Leica EG 1120 (foto: Vito Kac)

Končane parafinske bloke je bilo treba prikrojiti z nožem in sicer toliko, da je okoli vzorca ostalo še približno 1 – 2 mm parafina. Po končanem obrezovanju je bilo potrebno parafinske bloke poravnati na drsnem mikrotomu, tako da smo po celotni površini prišli do tkiva. Pred rezanjem smo vzorce čez noč namočili v vodo, saj se napojeni vzorci lažje režejo in ne nastanejo mikro razpoke.



Slika 11: Vzorec tkiv v parafinskem bloku (foto: Vito Kac)

Preparate smo rezali na polavtomatskem rotacijskem mikrotomu Leica RM 2245. Vsak vzorec smo odrezali dvakrat in sicer po dve različni debelini in pod dvema kotoma. Najprej smo rezali pod kotom 4° in debelino $7\ \mu\text{m}$, nato pa smo prestavili kot na 8° ter debelino $8\ \mu\text{m}$. Odrezan trak smo najprej prenesli v mrzlo vodo, ga skrajšali na dolžino v skladu z velikostjo objektnega stekla ter ga s pomočjo objektnega stekla prenesli v toplo vodo, da se je parafin raztegnil in poravnal. Iz tople vode, ki je bila segreta na $40\ ^\circ\text{C}$, smo ga nato prenesli na objektno steklo premazano s albuminom. Albumin pripomore, da se narezane rezine v sušilniku bolje prilepijo na objektno steklo. Ker smo delali serije po 10 preparatov, smo prve odrezane malenkost omočili, da se niso prehitro izsušile. Po končani seriji smo na objektna stekla napisali ustrezne šifre vzorcev in jih nato dali v sušilnik za približno pol ure na temperaturo $70\ ^\circ\text{C}$.

Pred barvanjem je bilo potrebno iz objektnega stekla očistiti parafin, kar je najlažje storiti s pomočjo etanola. Tako je sledila priprava preparatov na barvanje (slika 12) in sicer v vrstnem redu, kot to prikazuje preglednica 3. Kot barvilo smo uporabili mešanico barvil safranin in astro modro, deionizirajočo vodo in očetno kislino po recepturi Van der Werfove in sodelavcev (2007), kot sledi (povzeto po Željko, 2011):

- 0,20 g safranina
- 0,45 g astramodro
- 300 ml deionizirajoče vode
- 6 ml očetne kisline



Slika 12: Pripomočki in reagenti za barvanje preparatov (foto: Vito Kac)

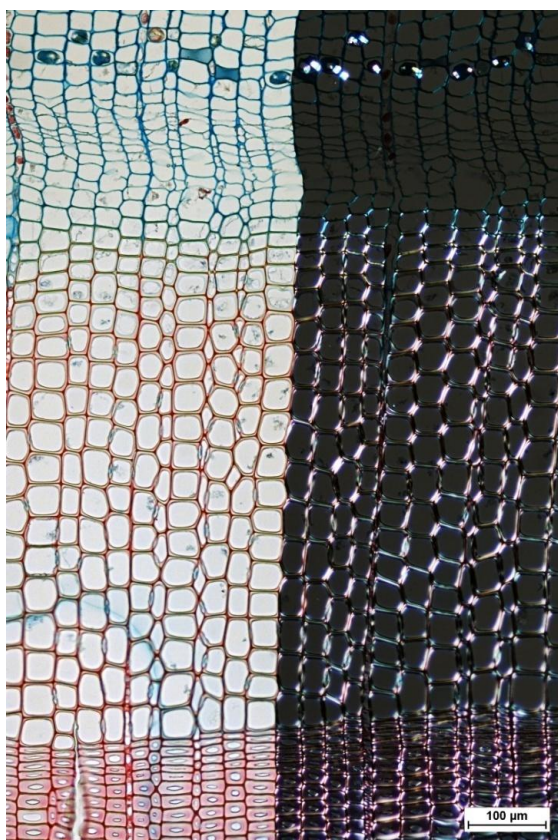
Preglednica 3: Postopek barvanja

Raztopina	Čas (min)
Bio – clear	10
Bio – clear	10
Etanol 95 %	15
Etanol 95 %	15
Mešanica barvil	vsaj 30
Etanol 99 %	10
Etanol 99 %	10

Celoten postopek barvanja je trajal približno 100 minut, po zaključenem barvanju pa smo preparate vklopili v euparal ter izdelali trajne preparate. Nato smo s pomočjo čopiča odstranili odvečen euparal ter z lesenim delom čopiča iztisnili mehurčke, ki so bili ujeti pod krovnim steklom. Preparat smo obtežili z 200 g utežmi in čez noč pustili, da se je euparal . Naslednji dan smo preparate shranili v škatli po vrstnem redu, glede na datum odvzema, tako da je bilo merjenje bolj pregledno.

3.5 MERITVE TER ANALIZA SLIKE

Meritve ter analizo trajnih preparatov smo opravili s pomočjo svetlobnega mikroskopa Nikon Eclipse E 800, digitalne kamere Nikon DS-fil nameščene na mikroskop ter računalnika in računalniškega programa NIS elements BR3. Računalniški program nam je omogočil enostavnejše in zanesljivo štetje celic v tkivih ter merjenje širin kambijeve cone in branik tekočega in predhodnih let. S pomočjo istega programa smo lahko tudi posneli potrebne fotografije. Mikroskop omogoča tudi uporabo polarizirane svetlobe. V polarizirani svetlobi lahko bolj zanesljivo ločimo PC in SW fazo diferenciacije, saj se celice ki vsebujejo le primarno celično steno ne svetijo, celice pri katerih pa se je začela odlagati sekundarna celična stena pa pod polarizirano svetlobo zasvetijo (slika 13). Za zajem slike smo največkrat uporabili objektivne s 4×, 10× in 20× povečavo ter okular z 10× povečavo. Mikroskop ima premično in vrtljivo objektno mizico, s katero lahko preparat orientiramo v različnih ravninah.



Slika 13: Prečni prerez nastajajoče branike v svetlem polju (levo) in v polarizirani svetlobi (desno) (foto: Vito Kac)

Na vsakem preparatu smo izbrali najkvalitetnejšo rezino, na kateri smo opravili meritve. Za merjenje smo morali najprej nastaviti ustrezno kalibracijo, ki je shranjena v sistemu za analizo slike za izbran objektiv na mikroskopu. Na vzorcih smo na osnovi morfoloških značilnosti celic ločili posamezne razvojne faze oz. stopnje diferenciacije.

1. Kambijeve celice (CC) z ozkimi radialnimi dimenzijami in tankimi primarnimi celičnimi stenami (modre barve).
2. PC celice s primarno celično steno, ki se obarvane modro in imajo povečane radialne dimenzije.
3. SW celice smo določili pod polarizirano svetlobo, kjer so se svetile. Celična stena postaja debelejša in z odlaganjem lignina iz zunanjih območij proti notranjim modro barvo nadomešča rdeča.
4. MT celice so imele popolnoma oblikovano lignificirano celično steno, ki je bila obarvana rdeče. Celice so odmrle, zato v lumnih ostankov citoplazme ni bilo več mogoče zaslediti.

Število posameznih celic smo zapisali v preglednico programa Microsoft Excel. Meritve smo vedno ponovili vzdolž 3 radialnih nizov.

3.6 STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV

Statistična obdelava podatkov je potekala v programu Microsoft Excel, v katerem je bila narejena normalizacija ter grafi posameznih razvojnih faz lesne branike za celotno rastno sezono 2011.

Ker širine branik variirajo po obodu drevesa, smo jih za primerjave normalizirali. V ta namen smo izmerili širine branik za pretekla 3 leta ter izračunali njihovo povprečje. Normalizacijo smo izvedli po naslednji formuli Rossi in sodelavci (2003):

$$nc_{ij} = n_{ij} \times \frac{am}{a_j} \quad \dots(1)$$

kjer je:

$$am = \frac{\sum_{j=1}^N a_j}{N} \quad \dots(2)$$

nc_{ij} – izračunana širina

n_{ij} – izmerjena širina

am – srednja širina predhodnih branik vseh j -vzorcev

a_j – povprečje širin predhodnih branik (2008, 2009, 2010) za vsako vzorčenje posebej

N – število j -vzorcev

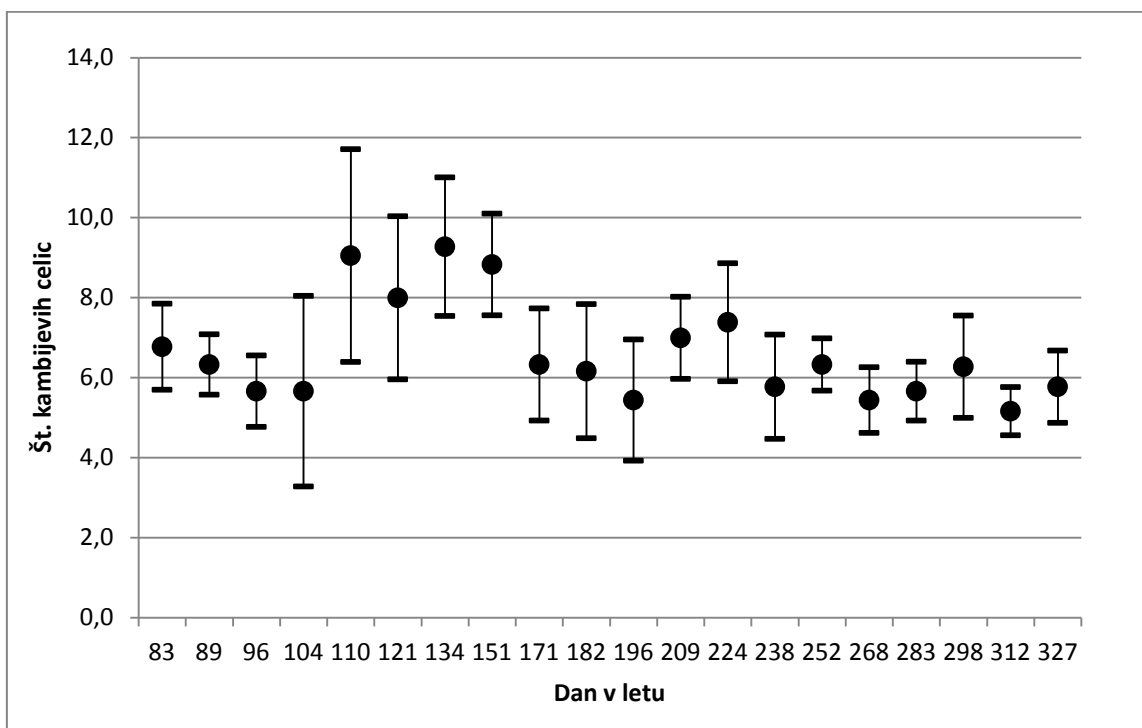
4 REZULTATI

4.1 NASTAJANJE LESNE BRANIKE 2011 NA SPODNJEM RASTIŠČU

Rezultati nastajanja lesne branike 2011 na spodnjem rastišču so opisani v nadaljevanju.

4.1.1 Kambijeva cona (CC)

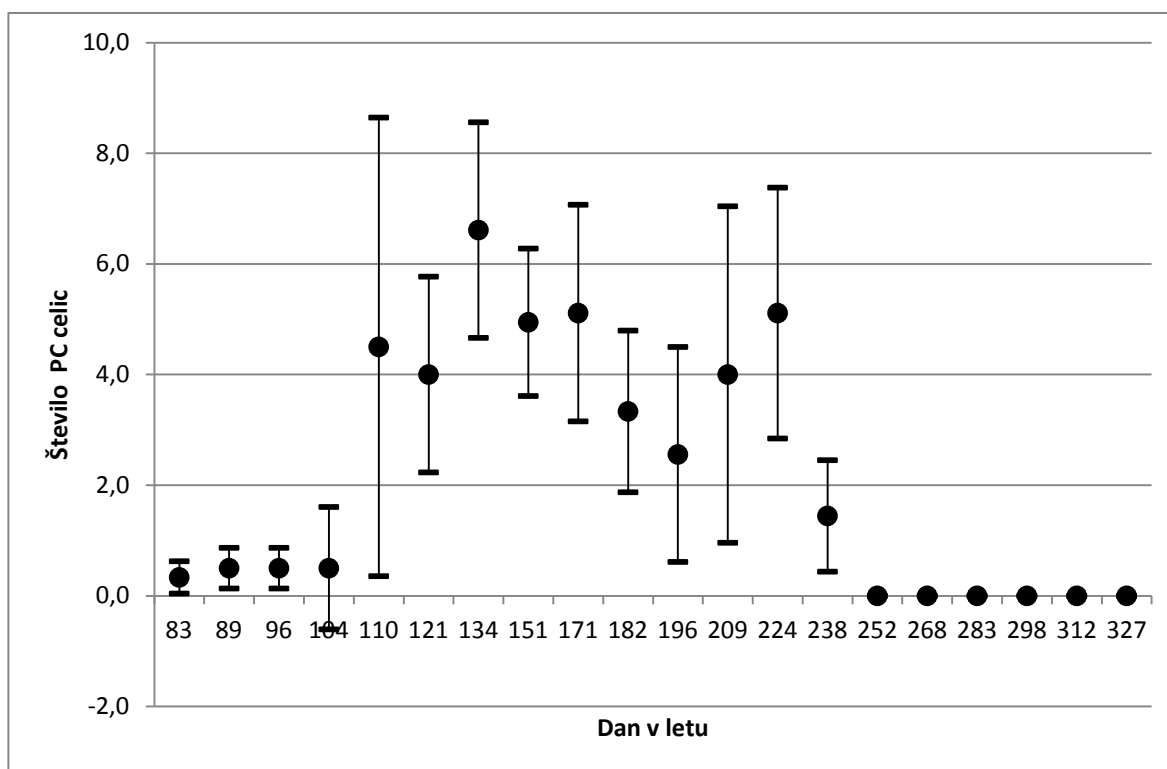
Začetek kambijeve produkcije določimo takrat, kadar opazimo porast števila kambijevih celic in pojav prvih celic v fazi postkambijalne rasti (PC). V našem primeru se je produktivnost kambija začela 24. 3. 2011 (83. DVL), ker pa smo pri prvem odvzemu zaznali tudi PC celice, se je kambij aktiviral že kakšen teden ali dva pred tem datumom. Dormanten kambij je imel 4 do 7 slojev celic, v drevesih, ki so imela v preteklih letih širše branike (nad 2500 μm) pa lahko tudi do 10 celic. Aktiven kambij je imel v splošnem 7 do 15 celic. Kambijeva aktivnost se je v našem primeru pri vseh drevesih na spodnjem rastišču zaključila 26. 8. 2011 (238. DVL). Ker so bila na vsak datum vzorčena druga naključno izbrana drevesa, je nemogoče določiti natančen datum začetka in konca delovanja kambija, saj se lahko to pri drevesih z različnimi širinami branik zelo razlikuje. Ravno tako zelo variira tudi število celic v dormantnem in aktivnem kambiju pri drevesih z različno širokimi prirastki. V našem primeru je imelo nekaj dreves z dormantnim kambijem na začetku vzorčenja 24. 3. 2011 (83. DVL) in na koncu vzorčenja 23. 11. 2011 (327. DVL) večje število kambijevih celic, kot pa na primer drevo 5PSL5 (3 celice) na dan 20. 4. 2011 (110. DVL) ali drevo 6PSL5 (4 celice) na dan 1. 5. 2011 (121. DVL), čeprav smo na omenjena datuma zabeležili v povprečju največ celic. Prav zaradi tega je v tem obdobju tudi največja variabilnost v številu celic v kambijevi coni, in sicer med 3 in 14 celic. Iz slike 14 lahko razberemo trend števila celic. Število celic v kambijevi coni je na začetku in koncu rastne sezone približno enako, v povprečju 6 celic, na višku kambijeve aktivnosti med 20. 4. 2011 in 31. 5. 2011 je v kambijevi coni največ celic, to je v povprečju med 8 in 11 celicami.



Slika 14: Povprečno število kambijevih celic in standardni odklon na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na spodnjem rastišču

4.1.2 Postkambijalna rast (PC)

Postkambijalna rast traheid se je začela 14. 4. 2011 (104. DVL), ko so bile prisotne v povprečju med 2 in 4 PC celice. Pri nekaterih drevesih so bile PC celice opazne že 24. 3. 2011 (83. DVL), pri drevesu 6PSL5 pa smo 1. 5. 2011 (121. DVL) zaznali komaj kakšno PC celico. Rast PC celic se je zaključila 9. 9. 2011 (252. DVL), pri nekaterih drevesih z manjšimi letnimi prirastki je bila na dan 15. 7. 2011 (196. DVL) prisotna samo še 1 PC celica. Največje število PC celic je bilo pri drevesu 5PSL2 in sicer 14. Tudi iz slike 15 lahko razberemo, da je bila 20. 4. 2011 največja variabilnost PC celic med odvzetimi vzorci. Prav zaradi tega drevesa je na ta dan nesorazmerno veliko povprečno število PC in prav tako tudi kambijevih celic, kar je vidno na slikah 14 in 15. Veliko variacijo v številu PC celic opazimo tudi med 28. 7. 2011 in 12. 8. 2011, kjer imata drevesi 12PSL5 in 13PSL6 11 in 10 PC celic, medtem ko je imajo ostala drevesa pri tem vzorčenju povprečno med 5 in 8 PC celic. Iz slike 15 je razviden zvonast potek krivulje rasti in upada PC celic.

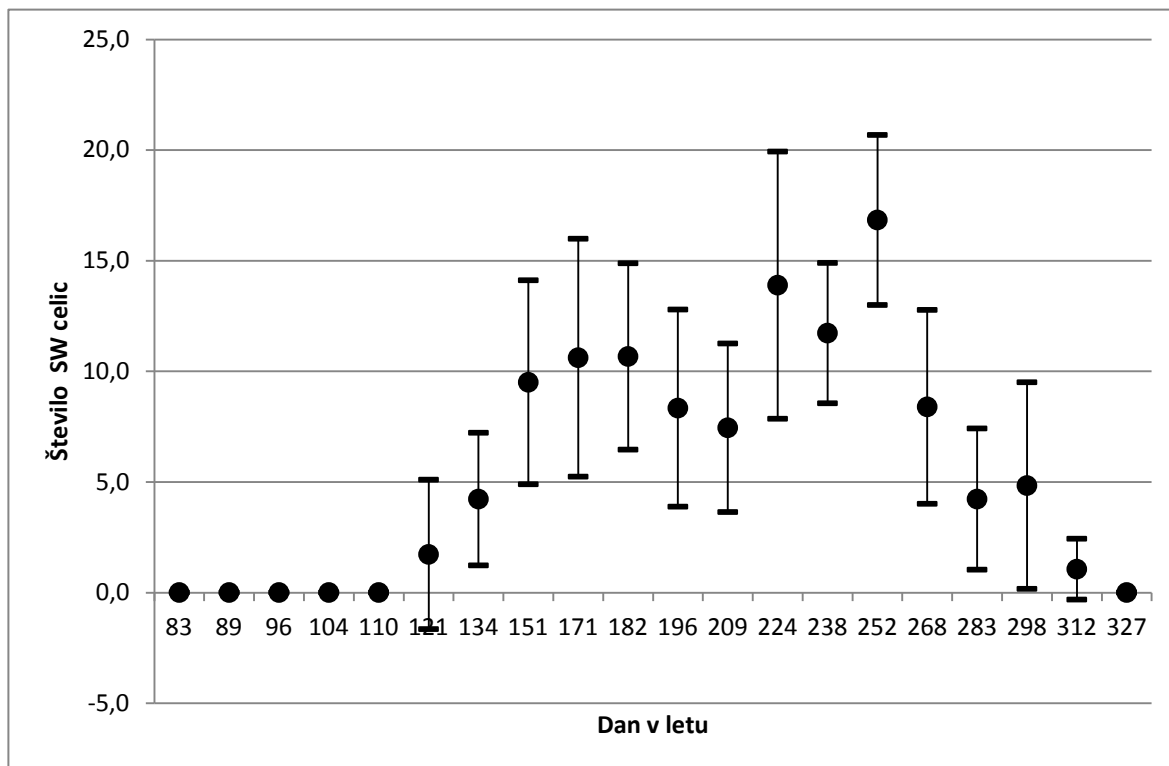


Slika 15: Povprečno število in standardni odklon postkambijalnih celic (PC) na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na spodnjem rastišču

4.1.3 Odlaganje in lignifikacija sekundarne celične stene (SW)

Prve celice v fazi odlaganja in lignifikacije sekundarne celične stene (SW), smo zaznali dne 1. 5. 2011 (121. DVL), vendar se šele na dan 31. 5. 2011 (151. DVL) pojavijo pri vseh vzorčenih drevesih. Trend upadanja SW celic opazimo po 12. 8. 2011 z izjemo 9. 9. 2011. Te celice so prisotne v večini dreves do 25. 10. 2011 (298. DVL), pri nekaterih tudi do 8. 11. 2011 (312. DVL). Po tem datumu pa celice niso več opazne, saj so se celice že izoblikovale v zrele celice (MT). Po nastanku celic v SW fazi izstopata drevesi 6PSL2 in 16PSL4. Pri prvem drevesu so bile opazne SW celice že 1. 5. 2011 (121. DVL), kar predstavlja prve celice SW, pri drugem drevesu pa so celice popolnoma dozorele že 25. 8. 2011 (268. DVL), torej ta datum pa predstavlja prvo izoblikovano braniko 2011. Kot vidimo na sliki 16, iz poteka grafa najbolj izstopa dan 9. 9. 2011 s povprečno 17 SW celicami, ker so na ta dan bila vzorčena drevesa z večjimi letnimi ksilemskimi prirastki, kar posledično pomeni tudi večje skupno število celic. Po številu celic najbolj izstopa drevo 15PSL1, saj branika še ni dokončno izoblikovana in pri njej naštejemo skupno 55 slojev

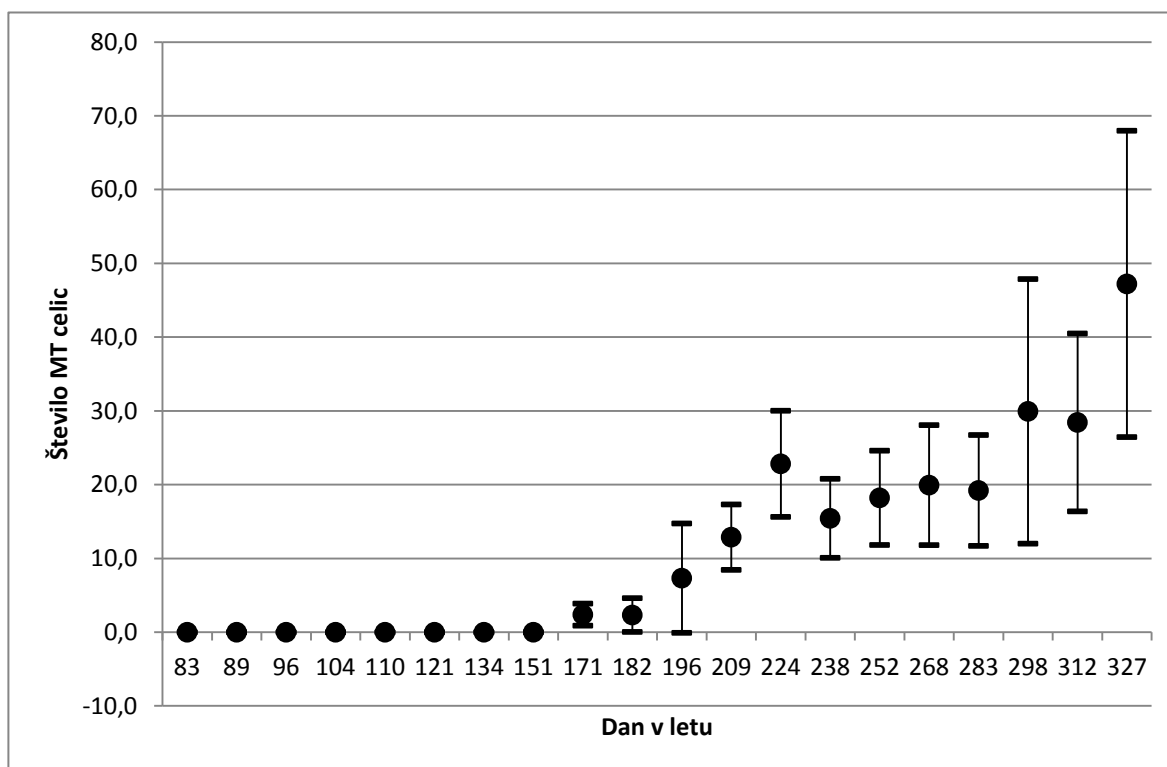
celic, medtem ko pri drevesu 19PSL4 izoblikovano braniko sestavlja le 4 ali 5 slojev celic lesa.



Slika 16: Povprečno število in standardni odklon celic v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na spodnjem rastišču

4.1.4 Zrele celice (MT)

Iz slike 17 lahko razberemo, da so se prve celice dokončno izoblikovale 20. 6. 2011 (171. DVL). Celice so v povprečju bile dokončno izoblikovane med 25. 10. 2011 (298. DVL) in 8. 11. 2011 (312. DVL). Pri zrelih MT celicah lepo vidimo stalen trend naraščanja njihovega števila. Odstopanje od trenda opazimo na dan 12. 8. 2011, ki je posledica tega, da so bila na ta dan vzorčena drevesa, ki imajo večji letni prirastek tudi nad 2000 μm .

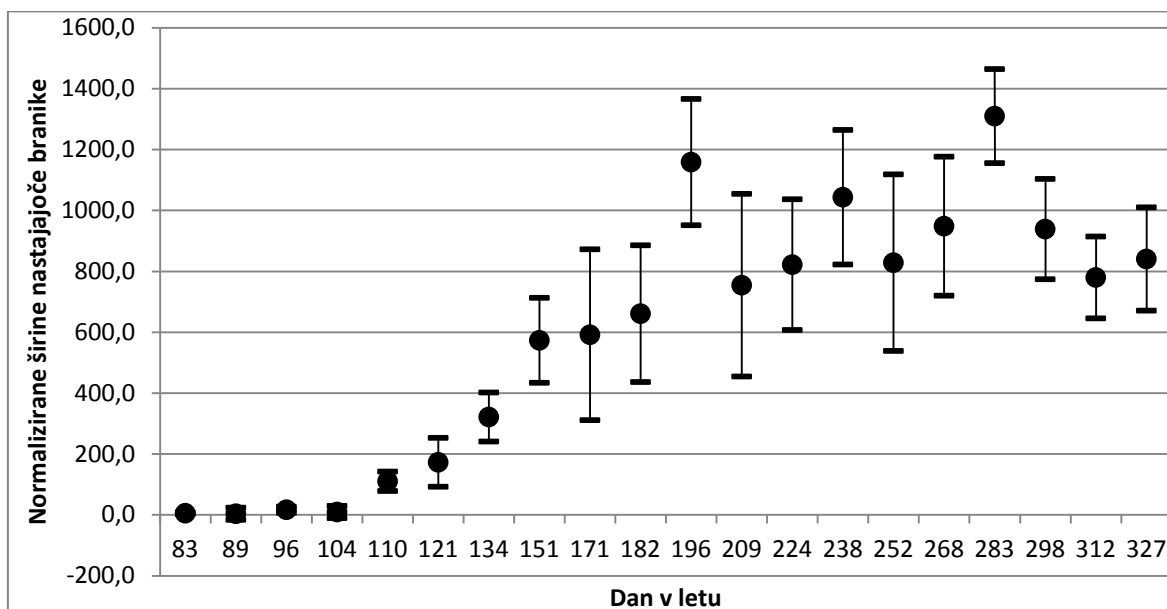


Slika 17: Povprečno število in standardni odklon zrelih celic MT na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na spodnjem rastišču

4.1.5 Celotna ksilemska branika (XY)

Na sliki 18 vidimo sigmoidno krivuljo priraščanja lesa skozi rastno sezono 2011. V širino nastajajoče branike (XY) so na začetku zajete celice postkambialne rasti PC, nato se tem celicam pridružijo celice v fazi SW in še zrele ksilemske celice MT, ki predstavljajo celotno širino branike novo nastale branike na koncu rastne sezone. Širina nastajajoče branike se je vidno začela večati dne 20. 4. 2011; povečevanje se je končalo okoli 12. 8. 2011 s prenehanjem nastajanja novih PC celic. Po tem je širina novo nastale branike konstantna, vsa variabilnost pa je posledica razlik po obodu posameznega drevesa in

variabilnost med kambijevo celično produkcijo na ksilemsko stran pri naključno vzorčenih drevesih.



Slika 18: Povprečne vrednosti normaliziranih širin nastajajoče branike 2011 (XY) in standardni odkloni v odvisnosti od časa na spodnjem rastišču Moncayo

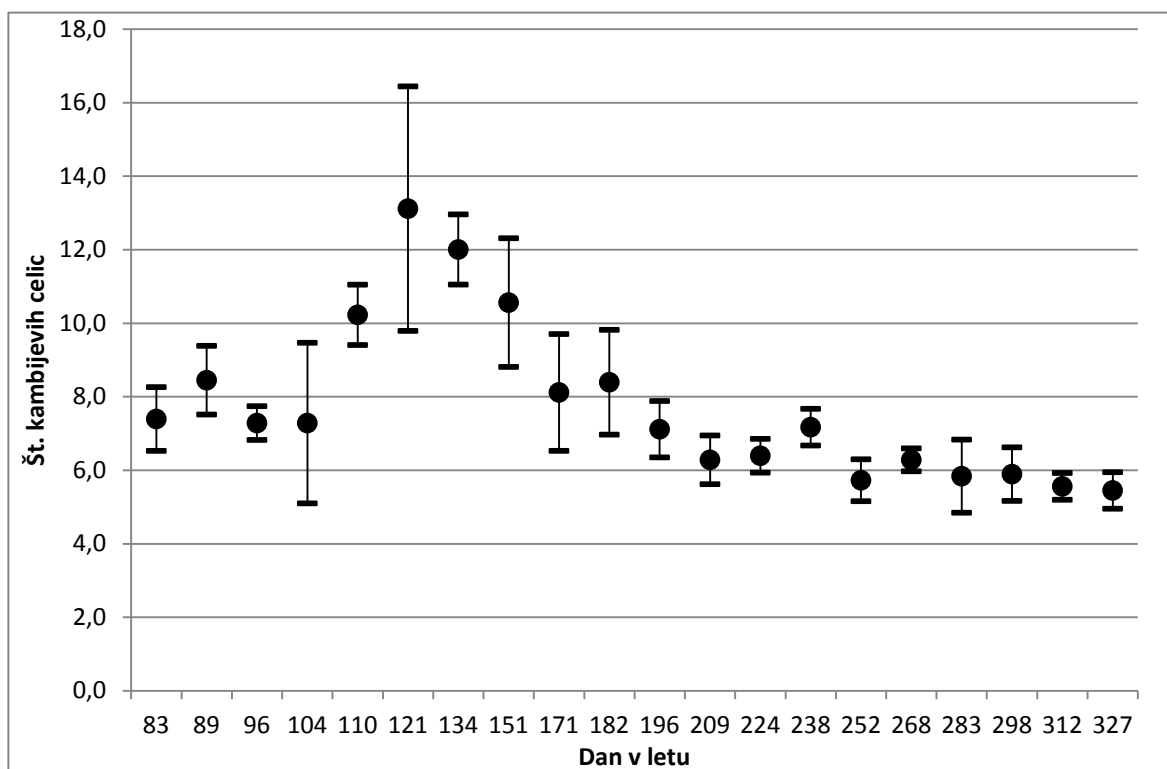
4.2 NASTAJANJE LESNE BRANIKE 2011 NA ZGORNJEM RASTIŠČU

V nadaljevanju so opisani rezultati nastajanja lesne branike na zgornjem rastišču v rastni sezoni 2011.

4.2.1 Kambijeva cona (CC)

Na zgornjem rastišču opazimo povečanje števila kambijevih celic konec marca 24. 3. 2011 (83. DVL), izjemoma pri nekaterih drevesih, ko se je pričela že pred prvim vzorčenjem. Na tem rastišču je imel dormanten kambij 4 – 8 slojev celic, aktiven kambij pa do 17 slojev celic. Iz slike 19 lahko odčitamo, da je bil kambijeva cona najširša 1. 5. 2011 med 10 in 20 slojev celic, prav tako pa lahko razberemo tudi, da je na ta dan največja variabilnost med vsemi meritvami, saj drevo 6PSH6 z 20 slojev celic izstopa iz povprečja. To drevo je imelo zelo široke branike (leta 2010, 2600 μm). Prav tako kot na spodnjem rastišču, je tudi na

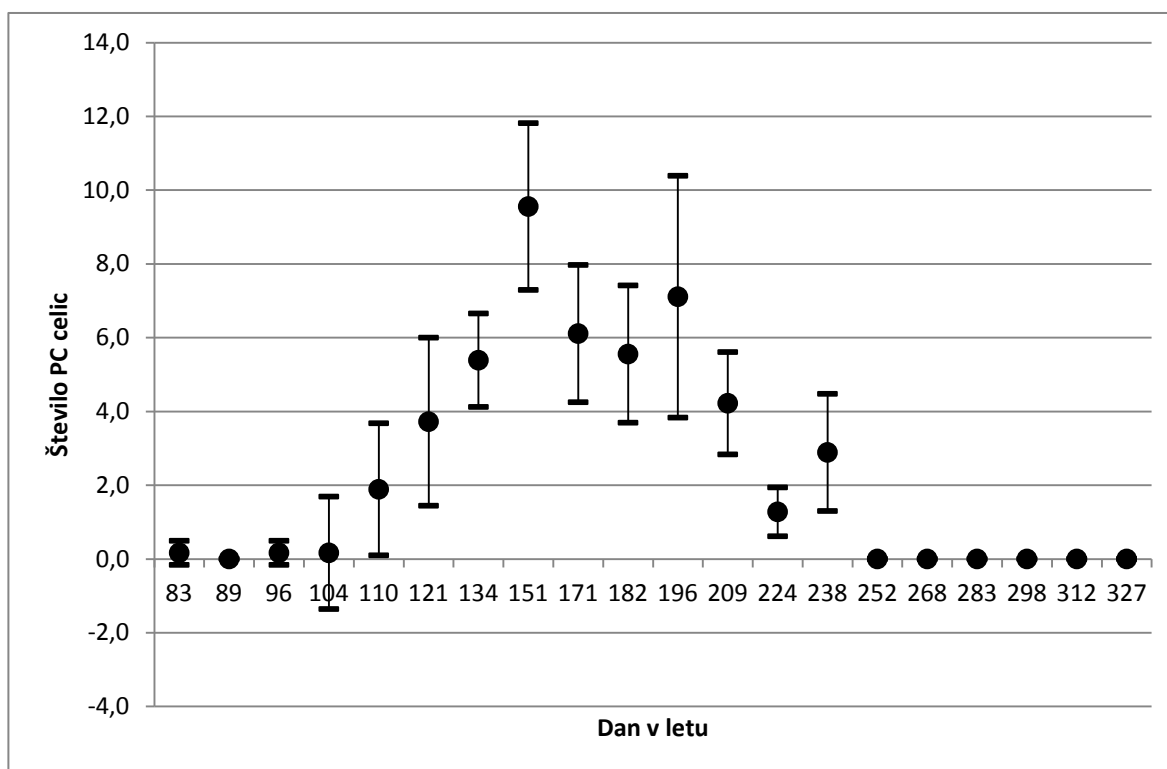
zgornjem rastišču bila kambijeva cona najbolj aktivna med 20. 4. 2011 in 31. 5. 2011. Kambijeva aktivnost se je zaključila konec avgusta, in sicer 26. 8. 2011.



Slika 19: Povprečno število kambijevih celic in standardni odklon na dan vzorčenja skozi celotno obdobje na zgornjem rastišču

4.2.2 Postkambijalna rast (PC)

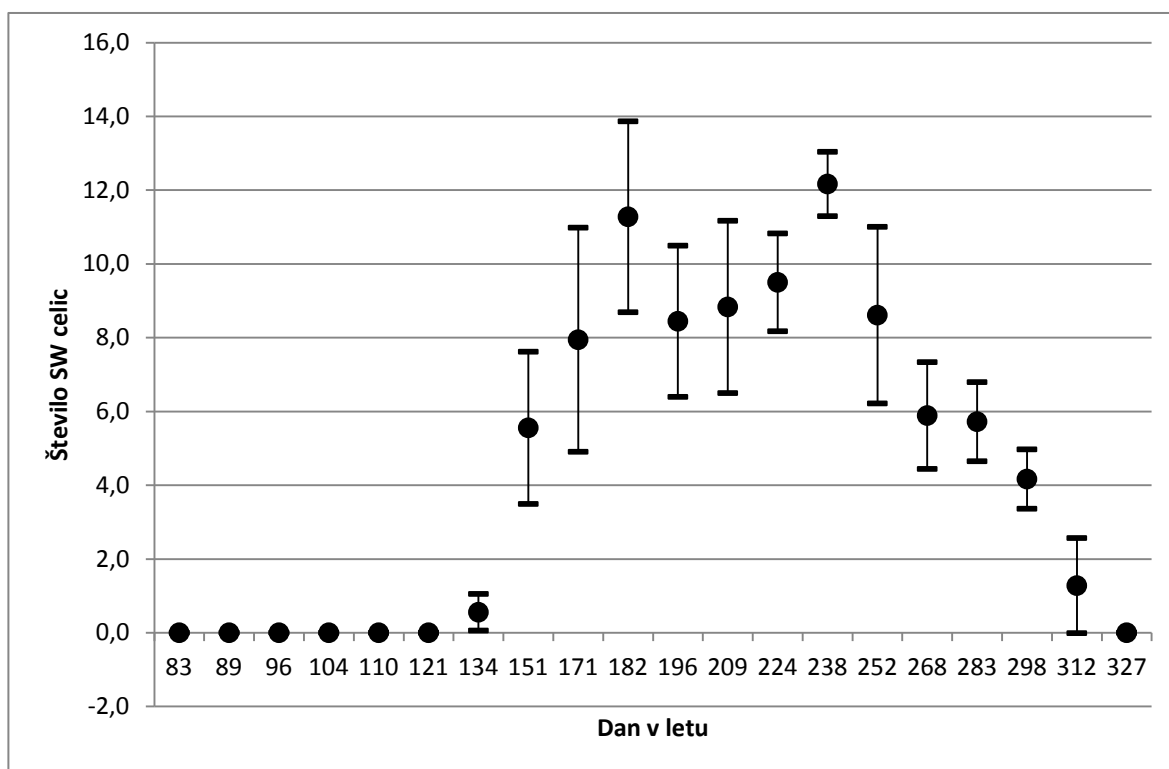
Celice v PC fazi so se pojavile 20. 4. 2011 (110. DVL), pri posameznih drevesih pa so se delitve v kambiju začele že 24. 3. 2011. Kot je razvidno iz slike 20, smo največ PC celic našli 31. 5. 2011 (151. DVL) in sicer med 8 in 15 PC celic, kar predstavlja čas najintenzivnejše kambijeve celične produkcije na ksilemsko stran. Največja variabilnost je bila izmerjena na dan 15. 7. 2011 (196. DVL), kjer je bila razlika med drevesom z največ in drevesom z najmanj celic postkambialne rasti med 1 in 12 PC celicami. PC rast se prav tako, kot na spodnjem rastišču, zaključi dne 9. 9. 2011 (252. DVL).



Slika 20: Povprečno število in standardni odklon postkambijalnih celic (PC) na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na zgornjem rastišču

4.2.3 Odlaganje in lignifikacija sekundarne celične stene (SW)

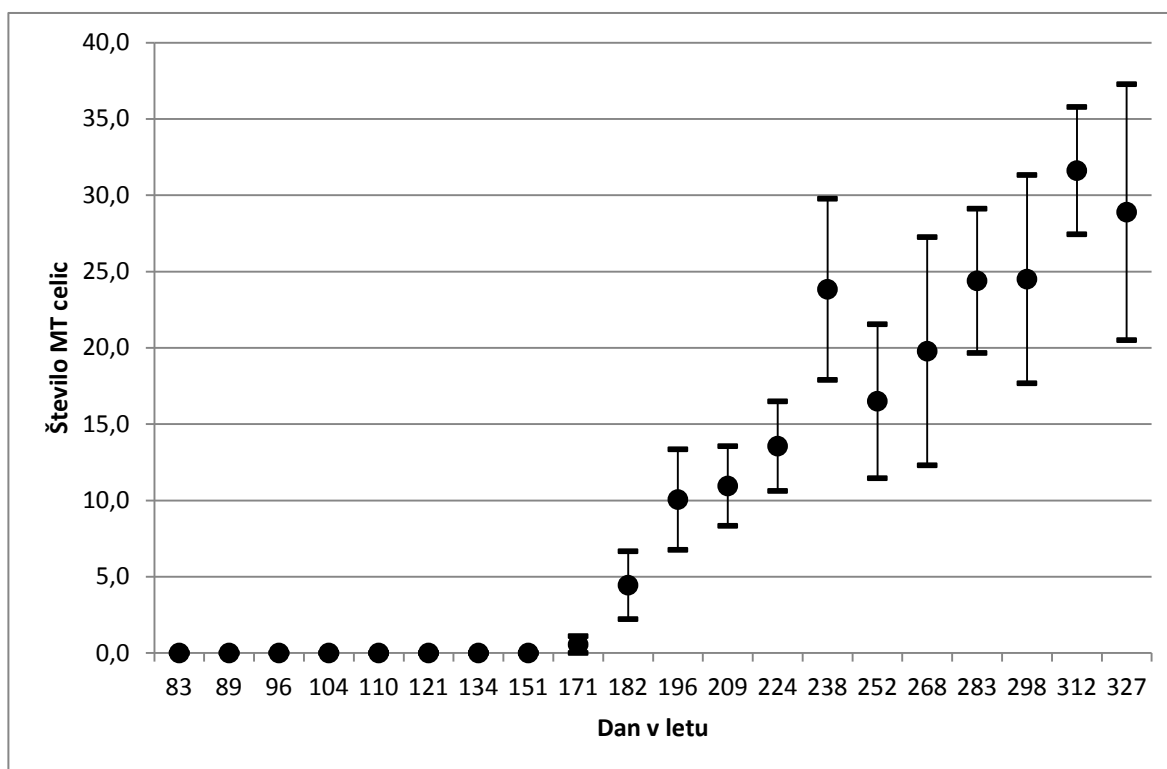
Celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene se v večjem številu pojavijo 31. 5. 2011 (151 DVL), ko zaznamo med 4 in 10 SW celic, vendar pa se pri posameznih drevesih pojavijo že 14 dni pred tem datumom. Največja aktivnost rasti SW celic je med 20. 6. 2011 (171 DVL) in 9. 9. 2011 (252 DVL), ko je v povprečju med 7 in 15 slojev celic. Kot lahko razberemo iz slike 21, najbolj izstopata datuma 1. 7. 2011 (182 DVL) ter 26. 8. 2011 (238 DVL). Največ SW celic je na dan 26. 8. 2011 (238 DVL) in sicer v povprečju 12 slojev celic, po tem datumu število celic zmanjšuje oz. SW celice dozoriijo v zrele celice lesa. Na dan 8. 11. 2011 (312 DVL) so SW celice prisotne le še pri nekaterih drevesih, zato se s tem datumom tudi konča lignifikacija celične stene na tem rastišču. Po tem datumu je diferenciacija ksilemskih traheid kasnega lesa zaključena.



Slika 21: Povprečno število in standardni odklon celic v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na zgornjem rastišču

4.2.4 Zrele celice (MT)

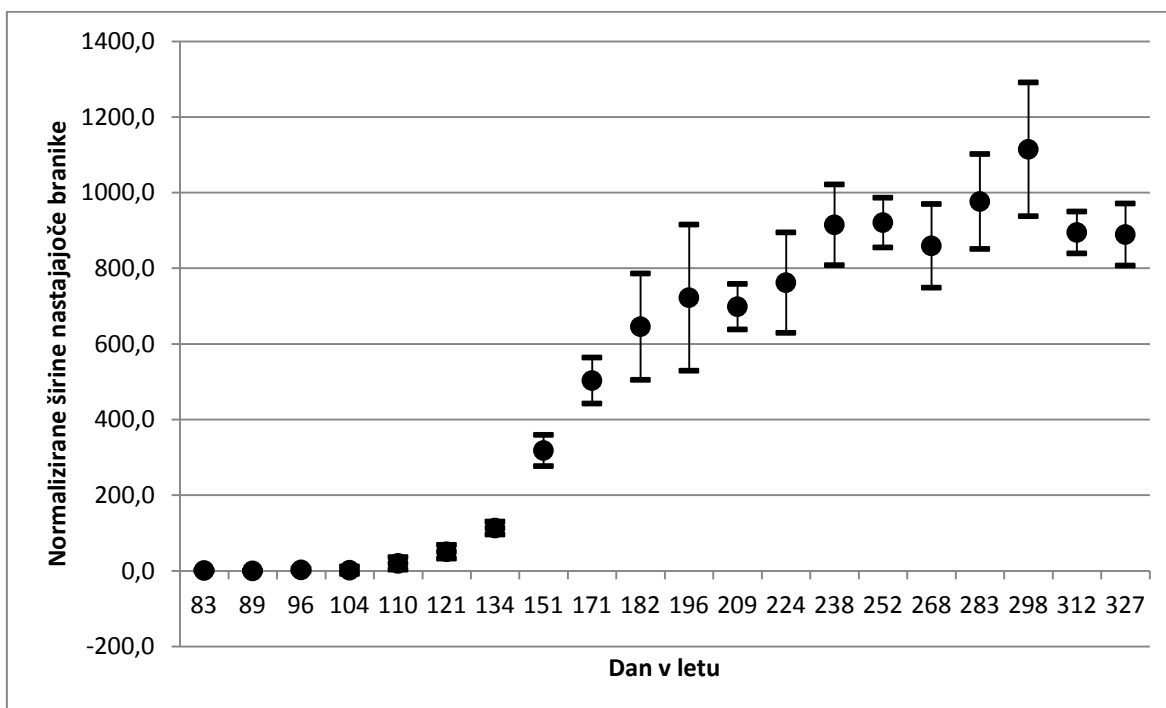
Podobno kot na spodnjem rastišču so se tudi na zgornjem rastišču pojavile prve zrele oz. popolnoma diferencirane celice lesa dne 20. 6. 2011 (171. DVL), v večjem številu med 3 in 7 slojev celic, pa se pojavijo teden kasneje. Kot smo videli pri prejšnjih grafih, tudi na sliki 22 opazimo izstopanje na datum 26. 8. 2011 (238. DVL). Na ta dan opazimo približno 10 zrelih celic več, kot narekuje trend rasti krivulje grafa. Iz podatkov je razvidno, da se diferenciacija ksilemskih celic branik 2011, na tem rastišču konča okoli datuma 8. 11. 2011 (312 DVL), saj za tem datumom ni zaznati več SW celic, ampak so samo še zrele celice lesa. Z izjemo dneva 26. 8. 2011 (238. DVL) vidimo lep naraščajoč trend rasti števila zrelih celic v rastni sezoni 2011.



Slika 22: Povprečno število in standardni odklon zrelih celic MT na dan vzorčenja skozi celotno obdobje 2011 na zgornjem rastišču

4.2.5 Celotna ksilemska branika (XY)

Pri večini vzorčenih dreves je les začel nastajati 20. 4. 2011 (110. DVL). Krivulja rasti branike 2011 je sigmoidne oblike. Iz slike 23 vidimo rast branike na zgornjem rastišču skozi celotno sezono 2011. Celotna branika pa je pri večini dreves izoblikovana do konca oktobra oz. v začetku novembra. Povprečna širina izoblikovanih branik je 997 μm in variira med 496 μm in 1629 μm .



Slika 23: Povprečne vrednosti normaliziranih širin nastajajoče branike 2011 (XY) in standardni odkloni v odvisnosti od časa na zgornjem rastišču Moncayo

4.3 PRIMERJAVA NASTAJANJA LESA NA SPODNJEM IN ZGORNJEM RASTIŠČU

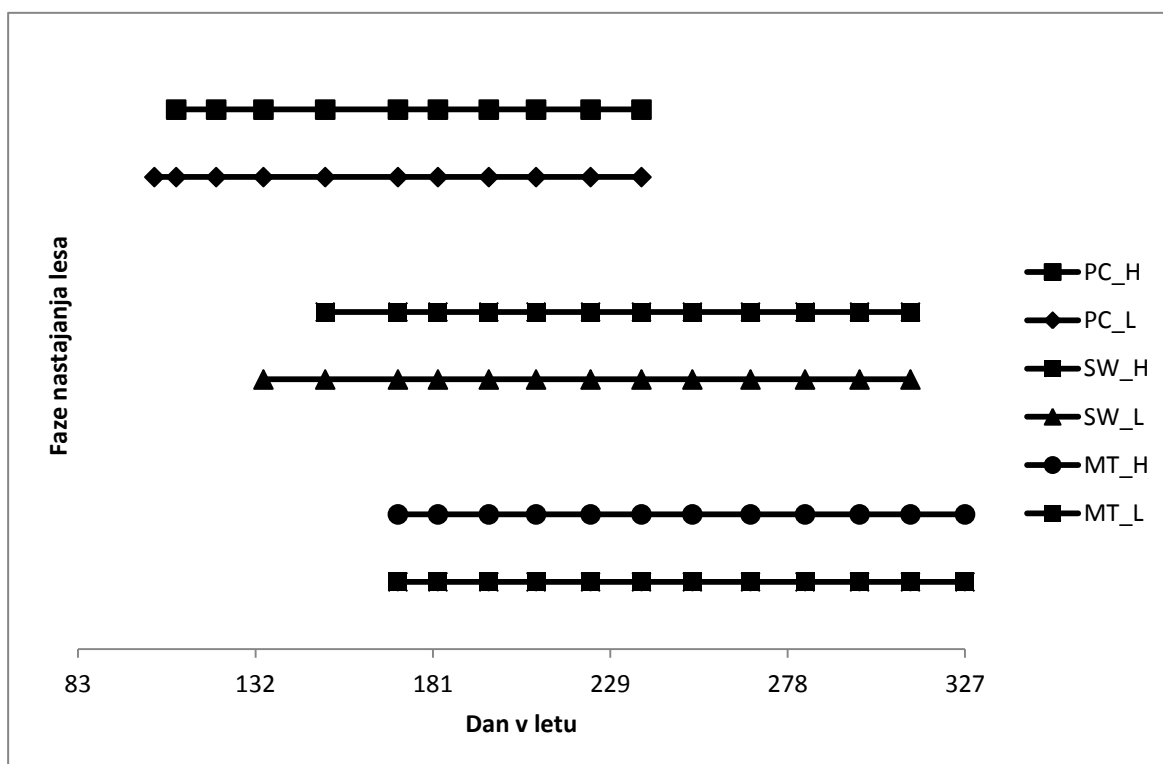
Rastišči sta bili izbrani dokaj blizu, saj sta obe na isti strani gore Moncayo v razdalji 1,5 km zračne črte, razlika v nadmorski višini pa je okoli 400 m. Glede na njuno sorazmerno bližino, bi pričakovali, da na morebitne razlike v času in dinamiki nastajanja lesa vpliva nadmorska višina.

Iz rezultatov je razvidno, da se je kambij na obeh rastiščih aktiviral istočasno, in sicer v drugi polovici marca oz. pri nekaterih drevesih nekoliko prej. Povprečna širina kambijeve cone na spodnjem rastišču v dormantnem stanju je bila 5,6 celic v aktivnem stanju pa 7,4 celice. Na zgornjem rastišču pa je kambijeva cona v dormantnem stanju bila široka 6,4 celice, v aktivnem stanju pa 9 celic. Prve celice v fazi postkambialne rasti smo na spodnjem rastišču zabeležili 14. 4. 2011 (104. DVL), na zgornjem pa 20. 4. 2011 (110. DVL), kar je 6 dni kasneje kot na spodnjem. Pregled posameznih podatkov kaže, da so na obeh rastiščih pri posameznih drevesih posamične PC celice bile prisotne že pri prvem odvzemu 24. 3. 2011 (83. DVL). Za natančnejše rezultate bi potrebovali pogostejše

(vsakodnevne) odvzeme tkiv, kar pa iz tehničnih razlogov ni bilo izvedljivo. PC celic ni več zaznati po 26. 8. 2011 (238. DVL), kar pomeni, da kambij ni bil več delitveno aktiven. Na dan 26. 8. 2011 so bile na obeh rastiščih PC celice še prisotne skoraj pri vseh merjenih drevesih, pri naslednjem odvzemu na dan 9. 9. 2011 (252. DVL) in kasneje pa teh celic nismo opazili.

Odlaganje sekundarne celične stene in lignifikacija se je pri posameznih drevesih na spodnjem rastišču pričela 1. 5. 2011 (121. DVL) na zgornjem rastišču pa 14. 5. 2011 (134. DVL). SW celice so prisotne pri skoraj vseh drevesih od 14. 5. 2011 (134. DVL) na spodnjem rastišču, na zgornjem od vključno 31. 5. 2011 (151. DVL) naprej. Največ SW celic je bilo na spodnjem rastišču 9. 9. 2011 (252. DVL), na zgornjem rastišču pa 26. 8. 2011 (238. DVL). Zadnje celice v fazi odlaganja sekundarne celične stene smo na obeh rastiščih zaznali 8. 11. 2011 (312. DVL), vendar se je pri posameznih drevesih z ožjimi ksilemskimi branikami na spodnjem rastišču branika dokončno izoblikovala že nekoliko prej. Prve zrele celice lesa se pojavijo 20. 6. 2011 (171. DVL) in sicer na obeh rastiščih.

Zabeležili smo razliko v začetku postkambialne rasti in debelitve ter lignificiranja celične stene (slika 24). Obe fazi rasti se začneta prej na spodnjem rastišču in sicer postkambialna rast se začne približno 1 teden prej kot na zgornjem rastišču, SW faza pa približno 14 dni prej kot na zgornjem rastišču. Prve zrele celice se pojavijo na obeh rastiščih približno istočasno. Izoblikovane ksilemske branike so bile v povprečju na spodnjem rastišču širše kot na zgornjem, prav tako pa je tudi bolj variirala širina branik. Na spodnjem rastišču je bila povprečna širina ksilemske branike široka 1086 μm in je variirala med 119 μm in 2701 μm . Na zgornjem pa je bila izoblikovana ksilemska branika v povprečju široka 997 μm ter je variirala med 496 μm in 1629 μm .

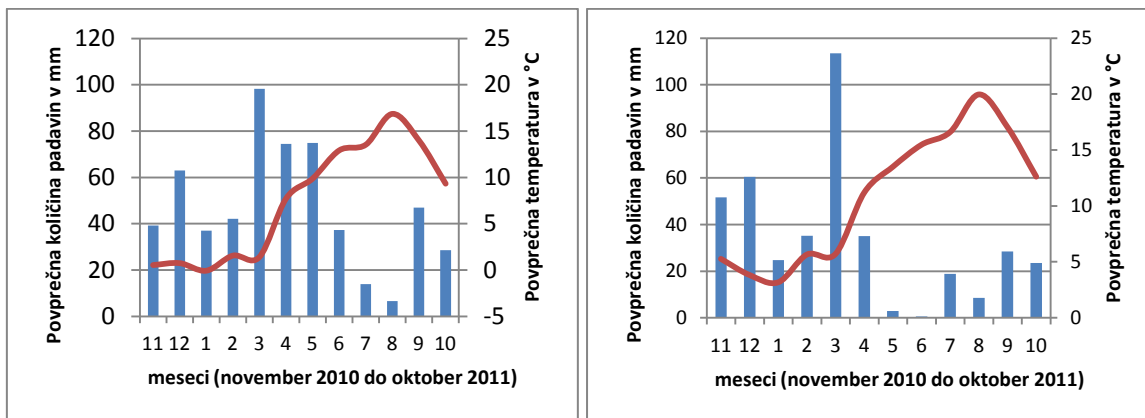


Slika 24: Dinamika nastajanja lesa v rastni sezoni 2011 glede na posamezne razvojne faze. Črka L za fazo nastanka pomeni spodnje rastišče, črka H pa zgornje rastišče. PC - postkambialna rast traheid, SW - odlaganje in lignifikacija celične stene, MT – zrele celice lesa.

Klimatske dejavnike za spodnje rastišče smo pridobili s pomočjo vremenske postaje Agramonte, ki leži na nadmorski višini 1091 m. Iz podatkov smo izračunali povprečne mesečne temperature ter mesečne količine padavin (slika 25). Povprečna letna temperatura leta 2011 je bila 10,8 °C, skupna količina padavin pa 403,5 mm. Najvišja povprečna mesečna temperatura je bila meseca avgusta in sicer 20 °C, najnižja pa meseca januarja 3,2 °C. Najbolj deževen mesec je bil marec s 113,5 mm padavin, najbolj suh pa junij z 0,6 mm padavin.

S pomočjo vremenske postaje Majada smo pridobili klimatske podatke za zgornje rastišče (slika 25). Majada leži na nadmorski višini 1798 m. V letu 2011 je bilo 562,4 mm padavin, povprečna letna temperatura pa je bila 7,4 °C. Najtoplejši in najhladnejši mesec sta tako kot na spodnjem rastišču, avgust in januar, le da so tu temperature nekoliko nižje. Povprečna mesečna temperatura je bila avgusta 16,9 °C, januarja pa -0,1 °C. Trend temperature po mesecih je skoraj identičen na obeh merilnih postajah, padavine pa se zelo

razlikujejo. Največ padavin je bilo v marcu, in sicer 98,2 mm, najmanj pa v avgustu 6,7 mm.



Slika 25: Klimogram za vremensko postajo Majada levo, ki prikazuje podatke za zgornje rastišče, ter klimogram za vremensko postajo Agramonte desno, ki prikazuje podatke za spodnje rastišče.

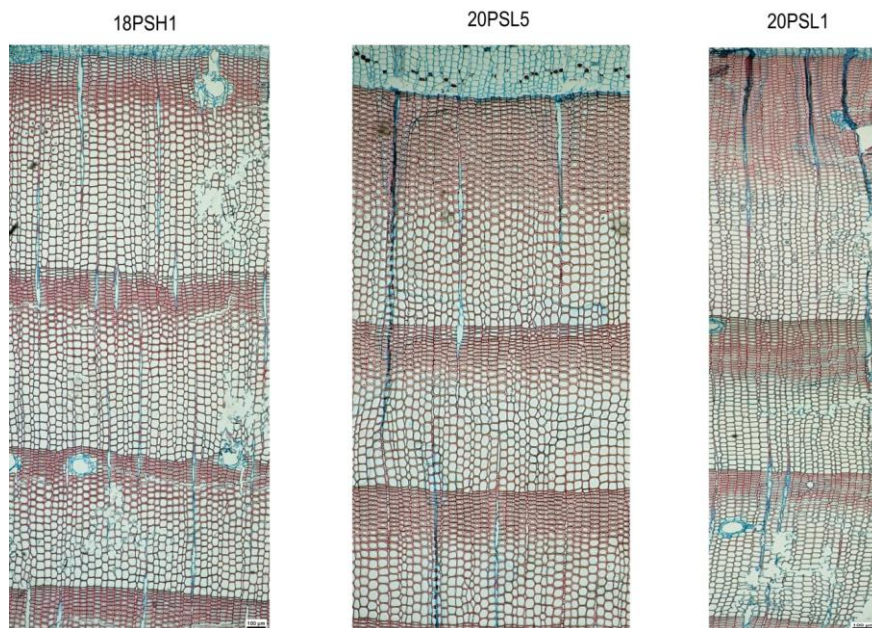
S pomočjo podatkov iz vremenskih postaj smo pridobili meteorološke podatke o dnevni temperaturah ter količini padavin saj sta to najpomembnejša dejavnika za rast dreves.

Iz pridobljenih rezultatov smo ugotovili, da nadmorska višina rastišča nekoliko vpliva na začetek in konec rastne sezone, še bolj pa na pojav prvih PC in SW celic.

4.4 PRIMERJAVA PRIRASTKOV LETA 2011 S PRIRASTKI IZ LETA 2010, 2009 TER 2009

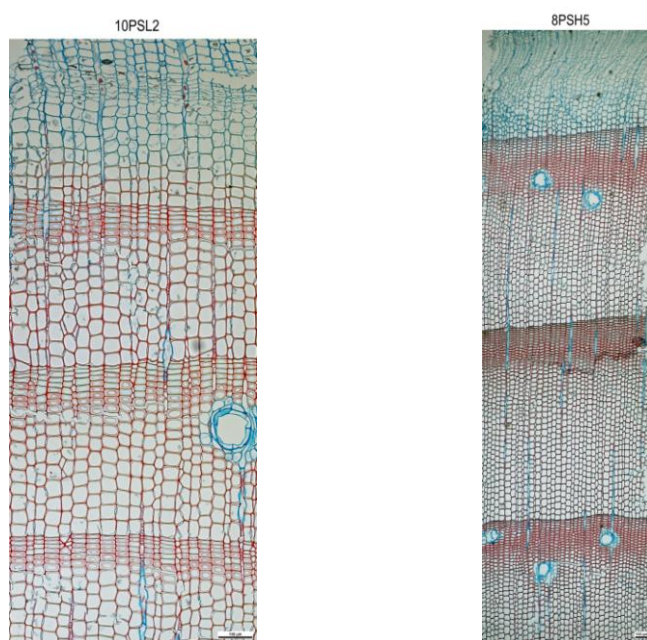
Pri večini dreves (okoli 75 %) na obeh rastiščih je bila ksilemska branika v letu 2011 širša kot branike nastale v letu 2010 ali prej, kar nakazuje da so bile specifične razmere za rast dreves v rastni sezoni 2011, ki smo jo ilustrirali tudi s klimogrami za obe rastišči, boljše kot v sezoni 2010 in prej. Nekaj primerov je prikazanih na sliki 26.

Na spodnjem rastišču je bila povprečna širina ksilemskih branik leta 2011 1086 μm , leta 2010 819 μm , leta 2009 pa 847 μm . Na zgornjem rastišču pa je zaradi izbora dreves povprečna širina ksilemske branike leta 2011 bila ožja, kot prejšnji leti. Leta 2011 je bila povprečna širina 997 μm , leta 2010 1116 μm , leta 2009 pa 1018 μm , čeprav je približno 75 % širin izoblikovanih ksilemskih branik širših, kot prejšnje leto, pa na rezultat vplivajo podatki iz spomladanskega obdobja vzorčenja, ko tekoče branike še niso bile izoblikovane.



Slika 26: Primeri širokih branik v letu 2011 (zgornja branika) in v predhodnih letih (foto: Vito Kac)

Pri nekaterih vzorcih smo opazili, da branike iz preteklih let niso dokončno izoblikovane. Nekatere branike so imele tipično gostotno variacijo v zaključnem delu branike, ko je kasnemu lesu sledilo nekaj celic s tanjšo celično steno. Tankostene celice ob zaključku branike so se največkrat pojavile v letu 2010, pojavijo pa se tudi v letu 2009 in 2008 (slika 27).



Slika 27: Tankostene celice ob zaključku branike v letu 2010 in 2009 (levo) ter tankostene celice v braniki leta 2010 in 2008 (desno). V obeh primerih branika 2011 še nastaja. (foto: Vito Kac)

5 RAZPRAVA

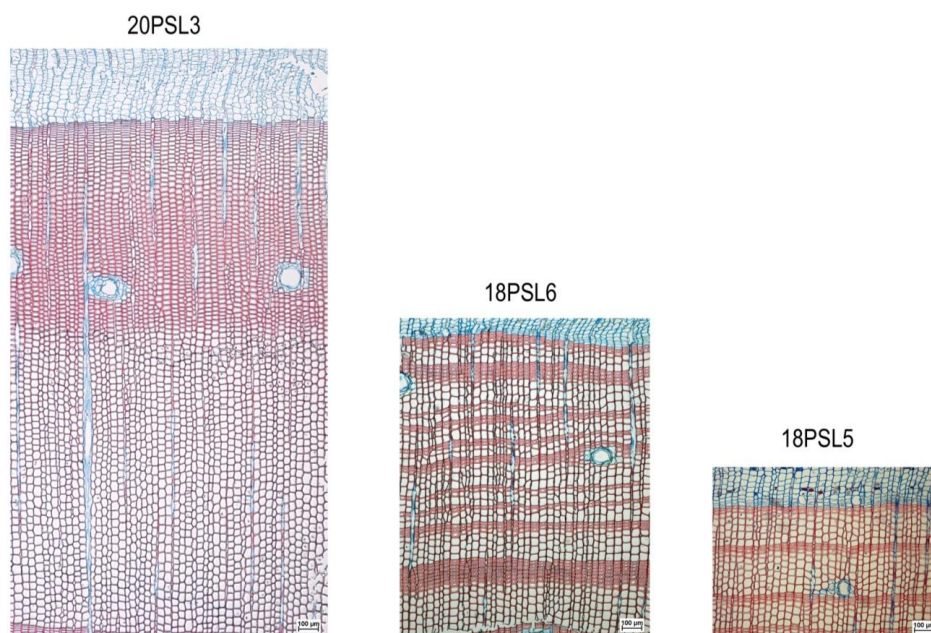
Za raziskavo sezonske dinamike ksilemske branike je mikro vzorčenje z orodjem Trephor ena izmed primernejših metod za odvzem vzorcev tkiv, saj je bilo orodje namensko razvito za tovrstne raziskave. Poškodba, ki nastane na drevesu zaradi odvzema izvrtka, je majhna, iz izvrtkov širokih 2 mm pa smo po vklapljanju v parafin lahko naredili kvalitetne preparate tkiv, kjer smo lahko prepoznali in ovrednotili faze nastajanja lesa.

S pomočjo vremenskih postaj, smo pridobili meteorološke podatke med katerimi sta za nas pomembni temperatura ter količina padavin, saj sta poleg dolžine dneva to pomembna dejavnika za rast lesnatih rastlin.

Točnega datuma začetka kambijeve produkcije pri nekaterih drevesih nismo mogli določiti, saj so prvi vzorci bili odvzeti 24. 3. 2011 (83. DVL). Takrat je kambij pri mnogih drevesih že prišel iz dormantnega v aktivno stanje. Prve PC celice so se pojavile v glavnem v drugi polovici aprila, vendar so pri posameznih drevesih prisotne že konec marca. Prve SW celice smo na spodnjem rastišču zaznali v prvi polovici maja, na zgornjem rastišču pa v drugi polovici maja. Največ SW celic oz. njihovo najintenzivnejše nastajanje je od konca avgusta do prve polovice septembra. V prvi polovici novembra ni več zaznati SW celic, kar pomeni, da so bile ksilemske branike 2011 takrat že popolnoma izoblikovane. Širina nastajajoče ksilemske branike je začela intenzivneje naraščati v drugi polovici aprila in je naraščala do sredine avgusta. Najintenzivnejše priraščanje smo zasledili med koncem maja in začetkom junija. Rastna sezona (od nastanka prvih PC celic, do prenehanja rasti PC celic) je trajala približno 5 mesecev in sicer od konca marca, do konca avgusta.

V projektu El Parque Natural del Moncayo como observatorio de Cambio Global (GA-LC-031/2010) je potekala tudi raziskava navadne bukve (*Fagus sylvatica*) na istih rastiščih. Pri navadni bukvi je rastna sezona trajala od začetka maja (na spodnjem rastišču) oz. od začetka do sredine maja na zgornjem rastišču in se je zaključila konec avgusta, ko je bila končana diferenciacija celic (Majer, osebna komunikacija). Pri smrekah v Sloveniji je v sušnem letu 2003 na Sorškem polju (350 m.n.v.) rastna sezona v povprečju trajala 3 mesece od začetka maja do konca julija. Pri smrekah na Pokljuki (1300 m.n.v.) je rastna sezona v povprečju trajala 3,5 mesece od začetka maja do sredine avgusta. Pri jelkah na Ravniku (500 – 700 m.n.v.) pa je rastna sezona v povprečju trajala 4 mesece med koncem aprila in koncem avgusta (Gričar in Čufar, 2008).

Kot navaja Sivec (2011) v svoji diplomski nalogi, se je na nižje ležečih in veliko bolj suhih rastiščih v Španiji Jarafuel (700 m.n.v.) in Maigmo (400 m.n.v.) rast alepskega bora (*Pinus halepensis*) v različnih rastnih sezonah pričela na različne datume. Leta 2006 se je aktivacija kambija pričela v prvi polovici februarja, medtem ko se je leta 2005 aktivacija kambija pričela v drugi polovici marca oziroma v začetku aprila. Je pa zanimivo, da so tam prve SW celice nastale ob koncu aprila oz. začetku maja, ne glede na to, kdaj se je aktiviral kambij. Pri zadnjem odvzemu na rastišču Maigmo v decembru 2006 je bil kambij še vedno aktiven, saj so še vedno zaznali PC in SW celice. Medtem ko na rastišču Jarafuel kambij ni bil več aktiven v začetku decembra 2006. Na dolžino oz. sezonsko dinamiko posameznih procesov nastanka lesa vplivajo številni dejavniki: starost, drevesna vrsta, vremenske razmere, itd. Ker so se kolegi iz Španije odločili, da za na vsak vzorčni dan slučajnostno izberejo 6 dreves, je variabilnost pojava zaradi variabilnosti med drevesi večja, kot če bi vzorčenja opravili vedno na istih 6 drevesih. To metodo so uporabili zato, ker so se želeli izogniti prevelikemu poškodovanju testnih dreves na rastiščih, ki se nahajata v narodnem parku. Naše raziskave so pokazale, da ima ta metoda tudi pomanjkljivosti in menimo, da bi bilo za natančnejše spremljanje dinamike kambija in nastajanja lesa bolje spremljati vedno ista drevesa. Razlog za to je velika variabilnost širine branike po obodu istega drevesa, kakor tudi variabilnost med drevesi. Ker so bila vzorčena različna drevesa, nismo mogli določiti točnega trajanja rastne sezone posameznih dreves, lahko pa smo ugotovili dinamiko priraščanja na posameznem rastišču. V prilogi 1 in prilogi 2 so podane vse meritve in kot lahko vidimo, so precejšnje razlike v številu celic oz. širini tekočih branik. Največje odstopanje opazimo na zgornjem rastišču na dan 26. 8. 2011 (238. DVL), saj odstopanje zaradi velikih prirastkov vpliva na vse faze oblikovanja celic. Povprečno število vseh celic v tekočem nizu ksilemske branike na 224. DVL je bilo 73, pri odvzemu na 238. DVL je bilo povprečno 117 celic v izmerjenem nizu, pri odvzemu na 252. DVL pa 75 celic v nastajajočem radialnem nizu. Prav tako se opazi razlika na spodnjem rastišču, ko smo ob koncu rastne sezone pri drevesu 20PSL3 našli tudi preko 90 celic lesa in izmerili širino branike 2701 μm , pri drevesih 18PSL6 in 19PSL5 pa le štiri ali pet celic ter braniko široko le 119 μm (slika 28). Prav zaradi teh odstopanj so rezultati zelo variabilni, variabilnost pa smo le nekoliko omilili z normalizacijo podatkov.



Slika 28: Različno široke branike nastale v letu 2011 iz različnih dreves spodnjega rastišča. Zelo široka branika (levo), zelo ozke in izklinjene branike (sredina), ozke branike (desno) (foto: Vito Kac)

Za natančnejši vpliv klime na rast dreves, bi lahko uporabili dendroklimatološko analizo, kot na primer De Luis in sodelavci (2011). Za to bi morali spremljati isto drevo od začetka do konca rastne sezone.

6 SKLEPI

Na spodnjem rastišču je imela mirujoča kambijeva cona med 4 in 8 kambijevih celic, aktivna pa med 5 in 13. Na zgornjem rastišču je imela mirujoča kambijeva cona 4 do 8 celic, aktivna pa med 7 in 21 celic. Kambijeva cona je bila najširša na obeh rastiščih v mesecu maju.

Kambijeva produkcija in nastanek prvih celic v fazi postkambialne rasti (PC) se je pričela na spodnjem rastišču v sredini aprila pri posameznih drevesih pa že ob koncu marca. Na zgornjem rastišču smo PC celice v večini zaznali v drugi polovici aprila, pri nekaterih drevesih tudi nekoliko prej. Na obeh rastiščih so bile PC celice prisotne konca avgusta. Celice v fazi odlaganja in lignifikacije sekundarne celične stene (SW) so se na spodnjem rastišču pojavile nekaj dni prej, kot na zgornjem rastišču. Na spodnjem rastišču smo jih zasledili že v začetku maja, na zgornjem pa v sredini maja. Največje število SW celic na

obeh rastiščih je bilo med sredino avgusta in prvo polovico septembra. SW celice so bile vidne na obeh rastiščih do sredine novembra, kasneje pa so bile vse celice v lesu zrele (MT).

Prve MT celice smo na obeh rastiščih zaznali v drugi polovici junija. Povprečna širina izoblikovane branike 2011 je bila na spodnjem rastišču 1086 μm in na zgornjem 997 μm . Pri večih drevesih v letu 2011 so bile tekoče ksilemske branike širše, kot v prejšnjih letih. Na spodnjem rastišču je bila povprečna širina ksilemskih branik leta 2010 819 μm , leta 2009 pa 847 μm . Na zgornjem rastišču pa je zaradi izbora dreves povprečna širina ksilemske branike leta 2011 bila ožja, kot prejšnji leti. Leta 2010 je bila povprečna širina 1116 μm , leta 2009 pa 1018 μm , čeprav je približno 75 % širin izoblikovanih ksilemskih branik širših, kot prejšnje leto.

Gostotna variacija ob zaključku branike s tankostenimi celicami se večkrat pojavijo v letu 2010, pojavijo pa se tudi v letu 2009 ter 2008. Tankostene celice v kasnem lesu zaznamo na obeh rastiščih. V letu 2011 pa teh gostotnih variacij nismo zaznali.

Klimatski dejavniki vplivajo na rast dreves, saj smo zaradi ugodnejših razmer na spodnjem rastišču ob začetku vzorčenja tam zabeležili večje število PC celic kot na zgornjem rastišču.

7 POVZETEK

V opravljeni raziskavi smo analizirali nastajanje lesa rdečega bora (*Pinus sylvestris*) z dveh rastišč na različnih nadmorskih višinah na gori Moncayo v Španiji. Vzorčenj je bilo 20 in v vsakem vzorčenju so bili vzorci vzeti na šestih drevesih na posameznem rastišču.

Vzorčenje je opravila ekipa iz Univerze Zaragoza iz Španije, s katerimi smo sodelovali v tem projektu. Za vzorčenje so vsakič naključno izbrali šest dreves, na katerih so opravili mikro vzorčenje. Takoj po odvzemu so bili vzorci vloženi v fiksativ FFA, nato pa shranjeni v 70 % raztopino etanola in pripeljani v laboratorij oddelka za lesarstvo.

Nato smo naredili celoten postopek za vklapljanje vzorcev v parafin, ter naredili parafinske bloke za rezanje rezin z drsnim mikrotomom. Vzorce smo obarvali z mešanico barvil safranina in astromodro ter jih s pomočjo smole euparal vklopili v trajne preparate. Izdelali smo 480 trajnih preparatov in sicer v dveh debelinah 7 μm in 8 μm za vsak odvzem.

Na spodnjem rastišču je imela mirujoča kambijeva cona med 4 in 8 kambijevih celic, aktivna pa med 5 in 13. Na zgornjem rastišču je imela mirujoča kambijeva cona 4 do 8 celic, aktivna pa med 7 in 21 celic. Kambijeva cona je bila najširša na obeh rastiščih v mesecu maju.

Kambijeva produkcija in nastanek prvih celic v fazi postkambialne rasti (PC) se je pričela na spodnjem rastišču v sredini aprila pri posameznih drevesih pa že ob koncu marca. Na zgornjem rastišču smo PC celice v večini zaznali v drugi polovici aprila, pri nekaterih drevesih tudi nekoliko prej. Na obeh rastiščih so bile PC celice prisotne konca avgusta. Celice v fazi odlaganja in lignifikacije sekundarne celične stene (SW) so se na spodnjem rastišču pojavile nekaj dni prej, kot na zgornjem rastišču. Na spodnjem rastišču smo jih zasledili že v začetku maja, na zgornjem pa v sredini maja. Največje število SW celic na obeh rastiščih je bilo med sredino avgusta in prvo polovico septembra. SW celice so bile vidne na obeh rastiščih do sredine novembra, kasneje pa so bile vse celice v lesu zrele (MT).

Prve MT celice smo na obeh rastiščih zaznali v drugi polovici junija. Povprečna širina izoblikovane branike 2011 je bila na spodnjem rastišču 1086 μm in na zgornjem 997 μm . Pri večjih drevesih v letu 2011 so bile tekoče ksilemske branike širše, kot v prejšnjih letih. Na spodnjem rastišču je bila povprečna širina ksilemskih branik leta 2010 819 μm , leta 2009 pa 847 μm . Na zgornjem rastišču pa je zaradi izbora dreves povprečna širina

ksilemske branike leta 2011 bila ožja, kot prejšnji leti. Leta 2010 je bila povprečna širina 1116 μm , leta 2009 pa 1018 μm , čeprav je približno 75 % širin izoblikovanih ksilemskih branik širših, kot prejšnje leto.

Gostotna variacija ob zaključku branike s tankostenimi celicami se večkrat pojavijo v letu 2010, pojavijo pa se tudi v letu 2009 ter 2008. Tankostene celice v kasnem lesu zaznamo na obeh rastiščih. V letu 2011 pa teh gostotnih variacij nismo zaznali.

Klimatski dejavniki vplivajo na rast dreves, saj smo zaradi ugodnejših razmer na spodnjem rastišču ob začetku vzorčenja tam zabeležili večje število PC celic kot na zgornjem rastišču.

8 VIRI

- Bogino S., Nieto F. M. J., Bravo F. 2009. Climate effect on radial growth of *Pinus sylvestris* at its southern and western distribution limits. *Silva Fennica*, 43, 4: 609–623
- Brus R. 2011. Dendrologija za gozdarje. Univerzitetni učbenik. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive vire: 408 str.
- Čufar K. 2006. Anatomija lesa. Univerzitetni učbenik. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 185 str.
- Gričar J., Čufar K. 2008. Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russian J. Plant Physiol.*, 55: 538–543
- Gričar J. 2007. Ksilo in floemogeneza pri beli jelki (*Abies alba* Mill.) in navadni smreki (*Picea abies* (L.) Karst.). Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije. 105 str.
- Rossi, S., Deslauriers A., Morin H. 2003. Application of the Gompertz equation for the study of the xylem cell development. *Dendrochronologia* 21: 33–39.
- Rossi S., Anfodillo T., Menardi R., 2006, Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal*, 27 (1): 89–97.
- Schweingruber F. H. 1990. Anatomie europäischer Hölzer – Anatomy of European woods. WSL, FNP Haupt.: 800 str.
- Sivec N. 2011. Nastajanje lesa pri alepskem boru z rastišča Maigmo in Jarafuel v rastni sezoni 2006. Diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 37 str.
- Torelli N. 1991. Makroskopska in mikroskopska identifikacija lesa (ključi). Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 121 str.

Werf van der G. W., Sass-Klaassen U., Mohren, G.M.J. 2007. The impact of the summer drought in 2003 on the intra-annual growth pattern of Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia*, 25, 2: 103-112

Željko, M. 2011. Nastajanje lesa pri alepskem boru z dveh rastišč v Španiji v rastni sezoni 2005. Diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 61 str.

8.1 INTERNETNI VIRI

European Forest Genetic Resources Programme. 2012. Euforgen 2012.

http://www.euforgen.org/distribution_maps.html (5.5.2012)

Trephor

<http://www.tesaf.unipd.it/Sanvito/TREPHORtool.pdf> (15.7.2012)

Gea 2000. 2008. Moncayo. GEA (Gran Enciclopedia Aragonesa).

http://www.enciclopedia-aragonesa.com/voz.asp?voz_id=8921&voz_id_origen=10549

(2.5.2012)

Google zemljevidi. 2012.

<https://maps.google.si/> (7.5.2012)

ZAHVALA

Iskreno se zahvaljujem mentorici prof. dr. Katarini Čufar ter somentorici doc. dr. Jožici Gričar za vso pomoč, vodenje ter nasvete pri izdelavi magistrskega dela, prav tako pa tudi prof. dr. Mihi Humarju za strokovno recenzijo magistrskega dela.

Zahvala gre tudi vsem zaposlenim na Katedri za tehnologijo lesa ter Marku Željku za pomoč pri eksperimentalnem delu.

Zahvalil bi se tudi vsem svojim najbližjim za pomoč in podporo v celotnem trajanju študija.

PRILOGA 1: povprečno število celic v kambiju (CC) in v različnih fazah nastanka celic v ksilemski braniki 2011 (PC–celice v fazi postkambialne rasti, SW–celice v fazi odlaganja in lignificiranja celične stene, MT–zrele celice) ter povprečne širine tekoče branike 2011 (XR1) in branik nastalih v letih 2010, 2009, 2008 (XR100, XR90, XR80). Podatki so bili izmerjeni vzdolž 3 radialnih nizov in veljajo za rdeči bor na rastišču Moncayo, spodnje rastišče.

	CC	PC	SW	MT	XR1	XR100	XR90	XR80
1PSL1	5,3	0,0	0,0	0,0	0,0	412,7	480,3	796,4
1PSL2	8,3	0,7	0,0	0,0	7,9	988,7	987,3	1403,0
1PSL3	6,7	0,7	0,0	0,0	9,4	645,8	689,8	974,5
1PSL4	8,3	0,7	0,0	0,0	9,7	1583,1	1840,4	
1PSL5	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	314,4	321,0	498,9
1PSL6	5,3	0,0	0,0	0,0	0,0	386,5	365,8	275,3
2PSL1	5,7	0,7	0,0	0,0	8,9	668,0	540,9	757,5
2PSL2	7,3	1,0	0,0	0,0	13,2	1197,0	1397,4	1247,5
2PSL3	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	1761,6	1620,4	
2PSL4	5,0	1,0	0,0	0,0	17,9	114,0	336,4	239,1
2PSL5	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1463,4	1629,1	1822,3
2PSL6	7,3	0,3	0,0	0,0	4,7	1849,1	1695,0	1840,7
3PSL1	6,7	1,0	0,0	0,0	10,9	676,9	546,4	747,1
3PSL2	4,0	0,3	0,0	0,0	5,6	228,1	463,7	
3PSL3	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	855,9	864,2	1001,2
3PSL4	4,7	0,0	0,0	0,0	0,0	210,0	363,8	336,6
3PSL5	6,3	1,0	0,0	0,0	13,6	267,6	346,4	356,4
3PSL6	5,7	0,7	0,0	0,0	9,9	543,7		
4PSL1	8,7	1,0	0,0	0,0	8,4	384,9	328,1	505,7
4PSL2	12,3	2,3	0,0	0,0	39,3	944,3	1127,1	1045,7
4PSL3	13,0	4,0	0,0	0,0	82,1	838,3	989,4	945,1
4PSL4	9,3	1,0	0,0	0,0	13,5	709,3	725,3	860,6
4PSL5	5,3	0,0	0,0	0,0	0,0	201,9	355,1	437,6
4PSL6	7,0	1,7	0,0	0,0	24,1	631,8	790,1	778,2
5PSL1	11,0	4,7	0,0	0,0	40,6	689,9	296,2	
5PSL2	12,7	14,7	0,0	0,0	329,5	2336,6	2431,0	
5PSL3	9,3	2,3	0,0	0,0	41,7	637,8	874,0	
5PSL4	10,7	3,3	0,0	0,0	62,8	423,6	447,1	430,6
5PSL5	3,3	0,7	0,0	0,0	7,3	113,4	166,0	165,0
5PSL6	7,3	1,3	0,0	0,0	16,8	611,1	577,3	548,5
6PSL1	7,0	5,7	0,0	0,0	102,4	556,6	515,5	0,0
6PSL2	11,0	2,7	10,3	0,0	397,5	1966,5	1684,6	2141,6
6PSL3	6,7	4,0	0,0	0,0	67,7	286,0	366,5	
6PSL4	10,7	5,0	0,0	0,0	153,8	1432,3	1311,6	
6PSL5	4,3	0,3	0,0	0,0	5,6	132,7	195,0	194,0
6PSL6	8,3	6,3	0,0	0,0	274,5	804,2	690,3	704,9
7PSL1	12,3	5,0	9,3	0,0	444,2	1240,7	1260,6	1774,5
7PSL2	8,3	5,3	5,0	0,0	288,1	908,1	841,1	898,8
7PSL3	9,7	8,0	4,0	0,0	358,3	894,9	922,6	1084,5

7PSL4	8,7	5,0	0,0	0,0	96,8	306,0	284,1	323,3
7PSL5	6,0	5,3	0,0	0,0	118,6	268,0	417,8	477,9
7PSL6	10,7	11,0	7,0	0,0	556,5	1019,2	950,5	724,4
8PSL1	10,3	6,3	7,0	0,0	412,6	601,4	883,3	1295,1
8PSL2	10,7	5,0	17,7	0,0	752,8	688,8	848,5	1076,2
8PSL3	9,0	7,0	15,3	0,0	773,8	917,9	883,2	672,0
8PSL4	6,7	3,0	3,3	0,0	161,1	313,1	331,0	298,7
8PSL5	9,0	5,3	8,7	0,0	576,9	989,7	1182,0	1435,7
8PSL6	7,3	3,0	5,0	0,0	243,4	477,3	406,9	385,6
9PSL1	8,3	6,3	12,3	3,3	882,3	1007,2	898,8	1052,6
9PSL2	6,7	6,3	7,3	3,3	612,3	1122,3	1313,0	1238,0
9PSL3	6,3	2,7	9,3	3,7	559,7	962,4	1144,4	1568,6
9PSL4	7,7	8,7	21,3	0,0	1140,4	1317,2	1666,3	
9PSL5	3,3	2,3	1,0	0,0	73,1	50,6	71,3	134,8
9PSL6	5,7	4,3	12,3	4,0	742,5	498,7	417,6	445,8
10PSL1	2,0	1,0	2,0	0,0	87,1	126,9	188,5	189,7
10PSL2	6,3	1,3	7,7	0,0	309,9	462,0	500,5	520,7
10PSL3	7,7	4,0	15,7	7,0	951,5	1462,6	1436,6	
10PSL4	6,7	5,3	16,0	0,0	996,6	1124,8	1087,5	1368,5
10PSL5	7,0	5,0	11,3	3,3	805,1	881,9	1278,1	1740,9
10PSL6	7,3	3,3	11,3	3,7	699,6	496,0	496,3	460,5
11PSL1	6,0	3,3	11,0	4,3	711,7	565,0	560,5	702,0
11PSL2	7,7	5,3	15,3	2,7	696,8	633,3	815,9	980,9
11PSL3	7,3	5,3	13,3	26,0	1632,6	1883,3	1488,4	
11PSL4	3,3	0,7	2,3	1,7	141,7	158,0	97,2	126,0
11PSL5	5,0	0,3	3,7	6,0	336,5	365,0	658,8	796,1
11PSL6	3,3	0,3	4,3	3,3	240,2	167,3	144,9	172,5
12PSL1	6,7	1,0	8,3	9,7	603,2	452,5	371,0	436,9
12PSL2	7,0	2,7	4,7	10,3	488,3	472,1	406,6	
12PSL3	9,0	3,3	10,3	19,0	1402,8	1265,7	1480,8	1693,8
12PSL4	7,0	4,3	4,3	13,7	731,0	585,7	409,6	389,0
12PSL5	7,3	11,3	15,0	19,3	1299,6	1218,1	1247,7	1830,6
12PSL6	5,0	1,3	2,0	5,3	207,9	588,4	464,1	1031,2
13PSL1	7,0	6,3	26,7	22,3	1628,7	1224,4	1270,8	
13PSL2	8,3	5,3	10,3	24,7	1336,6	774,5	782,3	709,7
13PSL3	8,3	5,0	16,0	29,0	1636,6	2153,4	2136,2	
13PSL4	4,3	1,7	5,0	6,3	321,0	222,3	191,0	424,7
13PSL5	6,7	2,7	9,3	22,3	1177,9	885,9	876,5	870,1
13PSL6	9,7	9,7	16,0	32,3	2092,8	1577,2	1855,4	
14PSL1	4,7	0,7	5,7	8,3	423,0	379,6	380,3	362,9
14PSL2	7,3	3,7	16,0	25,3	1448,1	1447,5	1614,9	
14PSL3	4,7	1,7	9,0	12,3	679,0	314,0	394,2	380,6
14PSL4	5,0	0,0	11,0	11,0	647,9	444,4	537,1	692,1
14PSL5	4,7	1,0	13,3	13,7	833,9	844,1	771,7	864,0
14PSL6	8,3	1,7	15,3	22,0	1377,2	1237,3	1164,0	1210,3
15PSL1	7,0	0,0	22,0	31,3	1855,6	1430,4	1401,7	
15PSL2	5,7	0,0	15,7	16,7	1085,4	1427,4	1612,6	
15PSL3	5,7	0,0	20,7	8,7	1205,7	636,4	629,0	501,2
15PSL4	6,0	0,0	10,3	11,7	735,0	534,5	554,3	
15PSL5	7,7	0,0	20,0	20,3	1507,9	1322,9	1447,1	
15PSL6	6,0	0,0	12,3	20,7	1013,0	840,9	960,0	799,8
16PSL1	5,7	0,0	15,7	26,0	1258,9	1234,8	1324,8	1084,2

16PSL2	6,0	0,0	12,3	25,0	1208,3	1313,6	1387,0	1480,4
16PSL3	5,7	0,0	7,0	12,0	560,6	582,9	548,3	516,8
16PSL4	3,7	0,0	0,0	6,0	179,9	156,0	105,6	166,9
16PSL5	6,7	0,0	5,7	33,7	1091,8	838,3	655,7	1013,5
16PSL6	5,0	0,0	9,7	17,0	780,4	444,9	401,1	
17PSL1	4,3	0,0	3,7	19,3	790,9	621,6	668,7	595,2
17PSL2	7,0	0,0	10,3	37,7	1807,8	1589,9	1526,2	
17PSL3	5,7	0,0	0,0	15,0	498,5	388,9	321,4	299,1
17PSL4	6,0	0,0	4,7	16,0	673,7	484,2	525,7	
17PSL5	5,0	0,0	0,0	11,3	324,1	221,1	360,9	614,3
17PSL6	6,0	0,0	6,7	16,0	750,6	669,5	804,0	676,1
18PSL1	8,0	0,0	9,3	62,7	2364,9	2333,3		
18PSL2	8,0	0,0	14,3	42,7	2285,1	1670,9	2006,6	
18PSL3	7,0	0,0	1,3	24,7	1064,1	683,6		
18PSL4	5,3	0,0	4,0	38,3	1504,6	1502,3	1497,5	
18PSL5	5,0	0,0	0,0	6,7	188,8	255,5	172,3	
18PSL6	4,3	0,0	0,0	4,7	118,9	207,2	47,3	116,2
19PSL1	5,0	0,0	0,0	20,0	587,7	682,7	598,0	553,8
19PSL2	6,3	0,0	4,0	41,0	1463,8	723,6	1124,4	1750,2
19PSL3	5,0	0,0	2,3	28,3	992,2	902,3	612,5	800,5
19PSL4	4,0	0,0	0,0	4,3	149,2	125,5	210,9	168,2
19PSL5	5,3	0,0	0,0	30,7	950,0	1104,4	1117,8	
19PSL6	5,3	0,0	0,0	46,3	1195,6	1195,3	1423,9	1889,7
20PSL1	6,3	0,0	0,0	68,0	2230,6	1278,2	1232,6	
20PSL2	4,7	0,0	0,0	35,0	1142,9	1054,1	907,3	781,5
20PSL3	7,3	0,0	0,0	88,3	2701,2	1933,2	1901,7	
20PSL4	4,3	0,0	0,0	17,7	480,6	396,5		
20PSL5	5,7	0,0	0,0	34,0	1051,2	712,5	602,0	802,3
20PSL6	6,3	0,0	0,0	40,3	1297,7	968,6	1337,5	1442,6

PRILOGA 2: povprečno število celic v kambiju (CC) in v različnih fazah nastanka celic v ksilemski braniki 2011 (PC–celice v fazi postkambialne rasti, SW–celice v fazi odlaganja in lignificiranja celične stene, MT–zrele celice) ter povprečne širine tekoče branike 2011 (XR1) in branik nastalih v letih 2010, 2009, 2008 (XR100, XR90, XR80). Podatki so bili izmerjeni vzdolž 3 radialnih nizov in veljajo za rdeči bor na rastišču Moncayo, zgornje rastišče.

	CC	PC	SW	MT	XR1	XR100	XR90	XR80
1PSH1	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	1419,3	1317,6	1631,8
1PSH2	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1791,3	1291,8	1552,7
1PSH3	8,7	1,0	0,0	0,0	12,1	2494,4	1841,0	1652,3
1PSH4	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	3335,4	2010,4	
1PSH5	6,0	0,0	0,0	0,0	0,0	859,1	801,3	847,5
1PSH6	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	1215,3	1048,6	1305,5
2PSH1	7,7	0,0	0,0	0,0	0,0	2166,6	1792,5	1851,3
2PSH2	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	1247,2	1044,8	1297,6
2PSH3	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1408,7	1510,8	
2PSH4	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2923,1	2164,0	0,0
2PSH5	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	1285,4	1014,1	1442,3
2PSH6	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1307,5	1371,3	1869,0
3PSH1	7,3	1,0	0,0	0,0	16,4	1649,1	1556,3	0,0
3PSH2	7,0	0,0	0,0	0,0	0,0	907,9	945,0	
3PSH3	6,3	0,0	0,0	0,0	0,0	696,1	616,6	1080,2
3PSH4	7,3	0,0	0,0	0,0	0,0	666,7	641,1	692,9
3PSH5	7,7	0,0	0,0	0,0	0,0	716,4	684,5	711,3
3PSH6	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0	856,1		
4PSH1	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0	796,0	574,0	478,5
4PSH2	14,7	4,7	0,0	0,0	79,3	1963,8	2344,4	2211,0
4PSH3	8,3	0,0	0,0	0,0	0,0	882,0	652,0	1028,5
4PSH4	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	727,5	912,0	1066,5
4PSH5	8,7	0,0	0,0	0,0	0,0	1588,9	1346,6	1781,3
4PSH6	10,3	0,0	0,0	0,0	0,0	1416,8	929,3	1196,2
5PSH1	8,7	0,0	0,0	0,0	0,0	849,3	713,1	
5PSH2	10,3	0,0	0,0	0,0	0,0	932,0	1029,4	
5PSH3	11,3	6,0	0,0	0,0	101,8	1701,1	1323,2	
5PSH4	9,7	2,3	0,0	0,0	32,8	1503,9	1617,4	1953,8
5PSH5	10,0	1,0	0,0	0,0	14,9	1295,9	921,9	1523,5
5PSH6	11,3	2,0	0,0	0,0	30,1	1074,6	1084,6	1157,5
6PSH1	11,7	1,3	0,0	0,0	19,6	1219,8	965,8	0,0
6PSH2	9,7	1,3	0,0	0,0	19,7	508,1	570,1	613,2
6PSH3	15,0	3,3	0,0	0,0	51,2	1533,0	1277,9	
6PSH4	10,0	2,3	0,0	0,0	35,0	926,6	972,7	
6PSH5	11,7	5,3	0,0	0,0	124,9	1653,8	1329,1	1615,0
6PSH6	20,7	8,7	0,0	0,0	221,2	2634,5	2352,7	2290,6
7PSH1	13,0	6,0	1,3	0,0	183,9	1427,2	1120,1	1087,1
7PSH2	11,0	5,0	0,0	0,0	99,6	878,4	741,5	684,6
7PSH3	13,3	3,7	0,0	0,0	104,6	1214,7	1032,3	889,4
7PSH4	12,7	3,7	1,0	0,0	130,9	1209,3	1030,4	1081,2

7PSH5	11,7	6,3	0,0	0,0	145,8	958,5	915,8	1001,8
7PSH6	10,3	7,7	1,0	0,0	175,2	1203,8	801,8	1069,9
8PSH1	9,7	8,0	3,7	0,0	334,3	969,5	1014,0	1309,2
8PSH2	10,0	7,3	4,0	0,0	380,9	1202,6	1092,3	1156,5
8PSH3	7,0	8,7	4,0	0,0	343,2	896,9	652,3	912,4
8PSH4	11,7	11,0	10,3	0,0	672,3	1805,7	1643,9	1961,8
8PSH5	11,7	14,7	6,7	0,0	744,0	1489,3	1565,1	1598,8
8PSH6	13,3	7,7	4,7	0,0	422,6	1103,8	1056,5	1095,6
9PSH1	7,7	7,0	9,0	0,0	471,8	750,3	934,0	1165,9
9PSH2	6,3	5,7	6,3	0,0	459,6	990,7	861,0	0,0
9PSH3	7,3	4,3	3,0	0,0	235,1	240,6	291,4	432,2
9PSH4	7,3	5,3	6,3	1,0	423,5	636,4	707,8	
9PSH5	8,0	4,0	8,7	1,7	548,6	903,0	753,5	938,7
9PSH6	12,0	10,3	14,3	0,7	746,8	1325,6	1124,0	1346,6
10PSH1	6,3	6,0	11,0	6,0	939,6	1238,2	981,3	1303,4
10PSH2	7,0	1,7	5,7	0,7	262,3	382,5	488,8	641,8
10PSH3	9,3	8,3	15,3	5,0	1086,1	1258,8	1019,7	
10PSH4	7,3	4,7	11,3	3,7	621,8	1246,0	1256,2	1295,7
10PSH5	9,3	7,3	13,3	8,7	1103,5	1072,5	1034,1	1214,6
10PSH6	11,0	5,3	11,0	2,7	748,1	871,6	933,7	997,9
11PSH1	7,7	11,3	8,0	14,7	1443,5	1871,2	1638,0	2005,9
11PSH2	7,3	12,3	4,7	4,7	683,0	781,4	923,8	962,5
11PSH3	6,3	5,3	12,0	7,0	903,5	1116,2	1137,2	
11PSH4	5,7	1,3	7,0	7,7	585,2	853,3	893,9	1014,7
11PSH5	8,3	5,7	10,3	13,3	1174,6	1023,6	1387,8	0,0
11PSH6	7,3	6,7	8,7	13,0	1174,2	1223,3	1125,8	1338,9
12PSH1	7,3	2,0	6,3	10,0	668,0	798,4	747,5	692,9
12PSH2	6,7	4,3	9,0	6,3	664,0	778,2	747,3	
12PSH3	6,7	6,0	13,0	14,7	1345,5	1494,3	966,9	1629,0
12PSH4	5,0	2,3	6,7	8,7	689,2	803,3	840,6	1099,4
12PSH5	6,3	6,0	11,7	11,7	1039,7	1276,4	1048,5	1145,8
12PSH6	5,7	4,7	6,3	14,3	1066,6	1304,2	1173,1	1768,7
13PSH1	5,7	0,3	11,0	13,7	931,6	784,4	667,9	
13PSH2	6,3	2,0	8,7	10,3	730,9	521,9	784,6	766,1
13PSH3	6,0	0,3	6,7	12,0	767,3	889,4	1210,6	
13PSH4	6,3	2,0	10,7	11,7	923,7	903,6	829,3	1027,8
13PSH5	7,3	2,0	10,7	20,7	1086,6	1411,3	1160,6	1216,1
13PSH6	6,7	1,0	9,3	13,0	709,6	1055,0	708,3	
14PSH1	6,7	3,7	12,0	22,0	1326,4	829,5	1048,2	1166,5
14PSH2	7,0	0,7	11,0	18,3	1126,3	939,3	829,1	
14PSH3	7,0	2,3	13,7	14,7	1018,2	957,5	988,9	1316,9
14PSH4	6,7	3,7	13,3	24,3	1405,5	1258,7	1557,5	1654,0
14PSH5	7,3	1,0	11,7	28,0	1754,3	1549,0	1291,2	1651,9
14PSH6	8,3	6,0	11,3	35,7	1869,6	1670,5	1598,1	1409,4
15PSH1	6,3	0,0	11,0	23,7	1220,7	888,9	1159,1	
15PSH2	5,3	0,0	4,7	11,0	495,9	402,1	454,9	
15PSH3	4,7	0,0	6,0	8,0	449,6	400,2	463,8	422,1
15PSH4	5,3	0,0	7,3	15,0	765,8	701,9	815,5	
15PSH5	6,3	0,0	11,0	18,7	1009,9	1034,8	1031,5	
15PSH6	6,3	0,0	11,7	22,7	1193,4	915,5	935,1	1109,2
16PSH1	6,0	0,0	9,0	27,0	1290,0	938,6	1061,5	1272,6
16PSH2	7,0	0,0	3,7	33,7	1517,5	1296,2	938,8	1403,2

16PSH3	6,0	0,0	4,7	10,3	451,0	480,5	419,4	621,6
16PSH4	6,3	0,0	6,0	21,3	977,6	830,1	1005,2	1216,0
16PSH5	6,3	0,0	5,7	10,7	570,1	625,3	581,7	604,7
16PSH6	6,0	0,0	6,3	15,7	693,0	833,9	828,4	
17PSH1	6,3	0,0	4,0	20,3	830,6	713,4	664,8	796,8
17PSH2	7,3	0,0	4,7	32,3	1351,9	1250,1	1241,2	
17PSH3	7,0	0,0	6,0	18,0	890,4	851,7	898,0	1242,3
17PSH4	4,7	0,0	7,7	19,3	1060,2	835,3	718,3	
17PSH5	5,3	0,0	5,3	28,3	1336,0	1135,9	792,5	911,8
17PSH6	4,3	0,0	6,7	28,0	1117,2	1010,7	698,4	1075,0
18PSH1	6,7	0,0	5,7	27,7	1163,9	990,6		
18PSH2	4,7	0,0	2,7	9,3	399,8	423,3	513,4	
18PSH3	7,0	0,0	3,7	28,7	1269,3	882,2		
18PSH4	6,3	0,0	4,0	29,7	1261,5	877,6	674,5	
18PSH5	5,3	0,0	4,3	32,0	1247,0	1151,1	1028,6	
18PSH6	5,3	0,0	4,7	19,7	810,4	482,3	534,5	790,0
19PSH1	5,3	0,0	0,0	31,7	1121,7	1270,8	1004,2	871,4
19PSH2	5,3	0,0	0,0	23,3	768,4	697,1	847,9	784,4
19PSH3	5,0	0,0	2,0	35,3	1254,6	1304,4	770,0	978,8
19PSH4	6,3	0,0	4,0	38,0	1286,1	1343,8	995,6	1344,0
19PSH5	5,7	0,0	1,7	33,0	1250,0	1101,7	1249,0	
19PSH6	5,7	0,0	0,0	28,3	912,2	855,1	800,4	1005,5
20PSH1	4,3	0,0	0,0	19,0	622,9	708,9	623,3	
20PSH2	5,7	0,0	0,0	24,0	783,1	794,1	602,6	755,5
20PSH3	6,0	0,0	0,0	48,7	1629,1	1577,4	1093,0	
20PSH4	5,3	0,0	0,0	26,3	877,9	752,3		
20PSH5	5,3	0,0	0,0	31,3	1079,4	955,1	811,0	1101,4
20PSH6	6,0	0,0	0,0	24,0	933,8	1027,8	956,4	1069,6