

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA LESARSTVO

Aljaž MAJER

**NASTAJANJE LESA PRI NAVADNI BUKVI (*Fagus sylvatica*) Z
OBMOČJA MONCAYO V ŠPANIJ**

MAGISTRSKO DELO
Magistrski študij – 2. stopnja

**WOOD FORMATION IN EUROPEAN BEECH (*Fagus sylvatica*) FROM
MONCAYO AREA IN SPAIN**

M. SC. THESIS
Master Study Programme

Ljubljana, 2013

Magistrska naloga je zaključek Magistrskega študija Trajnostna raba lesa – 2. stopnja. na Oddelku za lesarstvo, Biotehniške fakultete, Univerze v Ljubljani. Delo je bilo opravljeno na Katedri za tehnologijo lesa, Oddelka za lesarstvo, kjer so bile opravljene laboratorijske analize. Terensko delo je opravila raziskovalna skupina z Univerze Zaragoza v okviru projekta El Parque Natural del Moncayo como observatorio de Cambio Global (GA-LC-031/2010), ki ga je financirala regionalna vlada Aragón-La Caixa, vodilni raziskovalec pa je bil dr. Martin De Luis z Univerze v Zaragozi, Španija.

Senat Oddelka za lesarstvo je za mentorico magistrske naloge imenoval prof. dr. Katarino Čufar, za somentorja dr. Petra Prislana in za recenzentko doc. dr. Jožico Gričar.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik:

Član:

Član:

Datum zagovora:

Naloga 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.

Aljaž MAJER

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Du2
DK	UDK 630*811.13:630*176.1 (<i>Fagus sylvatica</i> L.)
KG	bukev/ <i>Fagus sylvatica</i> /Španija/nastajanje lesa/diferenciacija
AV	MAJER, Aljaž
SA	ČUFAR, Katarina (mentorica)/PRISLAN, Peter (somentor)/GRIČAR, Jožica (recenzentka)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Rožna dolina, c. VIII/34
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo
LI	2013
IN	NASTAJANJE LESA PRI NAVADNI BUKVI (<i>Fagus sylvatica</i>) Z OBMOČJA MONCAYO V ŠPANIJ
TD	Magistrsko delo (Magistrski študij – 2. stopnja)
OP	VIII, 48 str., 4 pregl., 37 sl., 14 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AI	V rastni sezoni 2011 smo opravili raziskavo nastajanja lesa pri navadni bukvi (<i>Fagus sylvatica</i> L.) na 2 rastiščih na gori Moncayo v Španiji. Rastišči se nahajata na 2 nadmorskih višinah, spodnje (ML) ima koordinate 41,81 S; 1,82 Z in 1171 m n.m.v. in zgornje (MH) 41,80 S; 1,82 Z in 1560 m n.m.v. V času od 24. marca do 23. novembra 2011 smo v 7 ali 14 dnevni intervalih iz 6 dreves vsakega rastišča odvzeli mikro izvrtke, ki so vsebovali skorjo, kambij in najmlajše ksilemske branike. Pripravili smo trajne mikroskopske preparate prečnih prerezov. S svetlobnim mikroskopom in sistemom za analizo slike smo prešteli število plasti celic v kambiju in izmerili širino kambija; v braniki nastali leta 2011 smo izmerili pas celic v fazi površinske rasti (PC), fazi razvoja sekundarne stene (SW) in fazi zrelih celic (MT). Na spodnjem rastišču ML smo prve PC celice zabeležili med 1. in 14. majem, kar je nekoliko prej kot na zgornjem rastišču MH. Nastajanje celic se je na ML končalo do 26. avgusta, kar je nekoliko kasneje kot na MH. Branika nastala 2011 na MH je bila v povprečju široka $438,3 \pm 198,1 \mu\text{m}$, branika na ML pa $477,3 \pm 344,5 \mu\text{m}$. Floemske branike so bile jasno vidne le na MH. Rezultati kažejo, da je nastajanje lesa pri bukvi na Moncayu, ki predstavlja izolirano populacijo na skrajnem jugozahodnem robu areala, sezonsko omejeno in je brez vmesnih prekinitev tako značilnih za drevesa sredozemskih ekosistemov v poletnem času.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Du2
DC UDC 630*811.13:630*176.1 (*Fagus sylvatica* L.)
CX beech/*Fagus sylvatica*/Spain/wood formation/differentiation
AU MAJER, Aljaž
AA ČUFAR, Katarina (supervisor)/PRISLAN, Peter (co-advisor)/GRİČAR, Jožica (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 EUROPEAN BEECH (*Fagus sylvatica*) FROM MONCAYO AREA IN SPAIN
DT M. Sc. Thesis (Master Study Programmes)
NO VIII, 48 p., 4 tab., 37 fig., 14 ref.
LA sl
AL sl/en
AB We conducted a survey of wood formation in European beech (*Fagus sylvatica* L.) from the Moncayo mountain in Spain in the growing season of 2011. The research was conducted at 2 sites (ML, MH) at different altitudes (41.81 N, 1.82 W and 1171 m a.s.l.; 41.80 N, 1.82 W and 1560 m a.s.l.). The sampling was conducted in 1 or 2 week intervals, from March 24 until November 23, 2011. 20 samplings were performed, and micro cores containing bark, cambium and outer wood were taken from 6 trees on each of the sites. Permanent slides of cross-sections were prepared for each micro core. Using light microscope and image analysis system the width and the number of cells of the cambium from the forming growth ring of 2011 were measured in the phase of post-cambial growth (PC), the phase of development of secondary cell wall (SW), and the phase of fully matured cells (MT). Cambial production with first PC was first recorded on ML site (May 1-14), slightly earlier than at MH. Cell production ended at ML slightly later (August 26) than at ML. Consequently, the average 2011 xylem growth ring width was $438.3 \pm 198.1 \mu\text{m}$ at MH, slightly less than that at ML, where it was $477.3 \pm 344.5 \mu\text{m}$. Phloem at the MH generally had clearly visible growth ring boundaries, whereas they could not be clearly identified at the ML. Wood formation in beech at Moncayo, representing an isolated population at extreme south-west edge of its distribution area, is seasonally limited and without summer interruptions, so typical for trees from Mediterranean ecosystems.

KAZALO VSEBINE

	str.
Ključna dokumentacijska informacija (KDI)	III
Key Words Documentation (KWD)	IV
Kazalo vsebine	V
Kazalo preglednic.....	VII
Kazalo slik.....	VIII
1 UVOD	1
2 PREGLED OBJAV	2
2.1 EKOLOGIJA IN RAZŠIRJENOST BUKVE	2
2.2 KAMBIJEVA AKTIVNOST	5
2.3 DIFERENCIACIJA	6
2.4 ANATOMIJA LESA BUKVE	7
2.4.1 Mikroskopska zgradba	7
2.4.2 Makroskopska zgradba	8
2.5 SKORJA BUKVE	9
2.6 NASTAJANJE KSILEMA IN FLOEMA PRI BUKVI V SLOVENIJI	10
3 MATERIAL IN METODE.....	12
3.1 OPIS RASTIŠČA	12
3.2 ODVZEM VZORCEV	13
3.2.1 Opis vzorcev	14
3.3 PRIPRAVA MIKROSKOPSKIH PREPARATOV	16
3.3.1 Priprava vzorcev in vklapljanje v parafin	16
3.3.2 Rezanje vzorcev	19
3.3.3 Barvanje vzorcev in priprava preparatov	22
3.4 ANALIZA SLIKE	24
3.5 STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV	26
3.6 KLIMATSKI PODATKI	27
4 REZULTATI	27
4.1 MONCAYO SPODNJE RASTIŠČE	27
4.1.1 Kambij (CC)	27
4.1.2 Postkambijalna rast (PC)	28
4.1.3 Odlaganje sekundarne celične stene (SW)	29
4.1.4 Zrele celice (MT) in celotna branika (XY)	30
4.1.5 Vremenske razmere v rastni sezoni 2011 na rastišču ML	31
4.2 ZGORNJE RASTIŠČE	32
4.2.1 Kambij (CC)	32
4.2.2 Postkambijalna rast (PC)	33
4.2.3 Odlaganje sekundarne celične stene (SW)	34
4.2.4 Zrele celice (MT) in celotna branika (XY)	34
4.2.5 Vremenske razmere v rastni sezoni 2011 na rastišču MH	36
5 RAZPRAVA	37
6 SKLEPI	42
7 POVZETEK.....	44
8 VIRI.....	46

ZAHVALA

KAZALO PREGLEDNIC

	str.
Preglednica 1: Šifre in čas odvzema izvrtkov na spodnjem rastišču Moncayo	15
Preglednica 2: Šifre in čas odvzema izvrtkov na zgornjem rastišču Moncayo.....	15
Preglednica 3: Postopek dehidriranja mikrovzorčkov z etanolom in bio-clearom ter preparacijo s parafinom (Gričar, 2006).	17
Preglednica 4: Mejniki nastajanja lesa bukve na rastiščih Moncayo spodnje ML in zgornje rastišče MH v letu 2011 in okvirne vrednosti za bukev z rastišč Panška reka pri Ljubljani in Menina planina v Sloveniji v letih 2008-2010 (Prislan in sod., 2010, Prislan, 2012).....	39

KAZALO SLIK

	str.
Slika 1: Navadna bukev (<i>Fagus sylvatica</i> L.) (foto: Aljaž Majer).....	3
Slika 2: Areal navadne bukve (<i>Fagus sylvatica</i> L.) (EUFORGEN, 2012).	4
Slika 3: Delitve v kambiju, (C-C) – perikline, (C-P ali C-X) – antikline (Gričar, 2007).	6
Slika 4: Shematski prikaz oblikovanja slojev sekundarne celične stene v diferencirajoči se traheidi. Debelitev celične stene (1) se prične v osrednjem delu, še preden se rast celice ustavi (Gričar, 2007).	7
Slika 5: Ksilotomske ravnine (prečni prerez, radialni prerez in tangencialni prerez) navadne bukve pod mikroskopom (foto: Majer, A.).	8
Slika 6: Ksilotomske ravnine (prečni prerez, radialni prerez in tangencialni prerez) navadne bukve. Merilna daljica 0,5 mm (foto: Čufar, K.).	8
Slika 7: Skorja bukve (foto K. Čufar).	10
Slika 8: Satelitska slika Španije ter lokacija rastišč na gori Moncayo (Google earth, 2012). .	12
Slika 9: Lokacija rastišč vzorčenja bukovih dreves in vremenskih postaj na pogorju Moncayo v rastni sezoni 2011 (Google earth 2012).	13
Slika 10: Orodje trephor za odvzem mikroizvrtkov (Vitzani, 2013).	14
Slika 11: Odvzeti vzorec shranjen v kaseti, ki je potopljena v 70 % etanolu (foto: Majer, A.).	16
Slika 12: Komora za dehidriranje in preparacijo tkiv Leica TP 1020 (foto: Majer A.).	17
Slika 13: Parafinski dispenzer Leica EG 1120 levo, pinceta Leica EG F zadaj in kovinske kasete spredaj (foto: Majer, A.).	18
Slika 14: Obrezan parafinski blok z vzorcem tkiv levo in parafinski bloki namočeni v hladni vodi desno.....	19
Slika 15: Polavtomatski rotacijski mikrotom Leica RM 2245 (foto: Majer, A.).	20
Slika 16: Hladna kopel v stekleni posodi levo spodaj, ogrevana vodna kopel Leica HI 1210 in steklenička albumina levo zgoraj (foto: Majer, A.).	20
Slika 17: Sušilna komora Kambič SP-120 EASY (foto: Majer, A.).	21
Slika 18: Steklена košarica s preparati na objektih steklih (foto: Majer, A.).	22
Slika 19: Posodice z bio-clearjem, 95 % etanolom, mešanica barvil astra modre in safranin rdeče ter 99 % etanol (foto: Majer, A.).	22
Slika 20: Pribor za izdelavo trajnih preparatov (foto: Majer, A.).	23
Slika 21: Zaključek izdelave preparatov z obtežitvijo (foto: Majer, A.).	23
Slika 22: Levo monitor s prikazano sliko preparata s programom NIS elements BR-3.0, desno svetlobni mikroskop Nikon Eclipse E800 z digitalno kamero (Nikon-DS Fil) zgoraj (foto: Majer, A.).	24
Slika 23: Levo slika preparata bukve 10_FS_L_4_1_7_2011 slikanega v svetlem polju, desno slika istega objekta v polarizirani svetlobi (foto: Majer, A.).	25
Slika 24: Število celic v kambijevi coni (srednja vrednost in 95 % interval zaupanja) med rastno sezono 2011 na rastišču SP – M.	28
Slika 25: Širina pasu branike s celicami v fazi postkambijalne rasti med rastno sezono 2011 na rastišču ML; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.	29
Slika 26: Širina pasu branike s celicami v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije med rastno sezono 2011 na rastišču ML; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.	29
Slika 27: Širina branike s popolnoma diferenciranimi celicami med rastno sezono 2011 na rastišču ML; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.	30
Slika 28: Naraščajoča širina izoblikovane branike v rastni sezoni 2011 na rastišču ML; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.	31

Slika 29: Klimogram vremenske postaje Agramonte 1091 m n.m.v., mesečne količine padavin in povprečne mesečne temperature v letu 2011.	32
Slika 30: Število celic v kambijevi coni (srednja vrednost in 95 % interval zaupanja) med rastno sezono 2011 na rastišču ZG – M.	33
Slika 31: Širina pasu branike s celicami v fazi postkambijalne rasti med rastno sezono 2011 na rastišču MH; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.	33
Slika 32: Širina pasu branike s celicami v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije med rastno sezono 2011 na rastišču MH; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.	34
Slika 33: Širina branike s popolnoma diferenciranimi celicami med rastno sezono 2011 na rastišču MH; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.	35
Slika 34: Širina izoblikovane branike na koncu rastne sezone 2011 na rastišču MH; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.	35
Slika 35: Klimogram vremenske postaje Majada 1798 m n.m.v., povprečne količine padavin in povprečne temperature v letu 2011.	36
Slika 36: Dinamika nastajanja lesa po fazah skozi rastno sezono 2011; (a) rastišče ML in (b) rastišče MH.	38
Slika 37: Floemska branika z rastišča ML v Španiji (levo) in floemska branika z rastišča Panška reka v Sloveniji (desno).	40
Slika 38: Floemska branika z rastišča MH v Španiji (levo) in floemska branika z rastišča Panška reka v Sloveniji (desno).	41

1 UVOD

Za raziskavo nastajanja lesa pri navadni bukvi (*Fagus sylvatica* L.) v Španiji, smo se odločili zaradi njenega gospodarskega pomena in ker se je uveljavila kot drevesna vrsta za številne raziskave po Evropi. V Španiji raste le na zelo omejenih območjih, kot je pogorje Moncayo, ki predstavlja eno od robnih rastišč navadne bukve v tem delu Evrope in na njenem arealu. Zaradi klimatskih razmer bukev v teh predelih uspeva le na nadmorskih višinah od 800 do 1500 m.

Oddelek za lesarstvo je v letu 2011 sodeloval z Univerzo Alicante in Univerzo Zaragoza na projektu El Parque Natural del Moncayo como observatorio de Cambio Global (GA-LC-031/2010), ki ga je financirala vlada avtonomne pokrajine Aragonije. Vodja projekta je bil dr. Martin De Luis z Univerze v Zaragoza. Del projekta je zajemal odvzem vzorcev (mikro-izvrтки) iz živih dreves na gori Moncayo med rastno sezono za spremljanje procesa nastajanja lesa, ki doslej na bukvi v Španiji še ni bil raziskan, je pa bil predmet sistematičnih in dolgoletnih raziskav pri bukvi v Sloveniji (Prislan, 2012).

Nastajanje lesa in floema se začne z delitvami celic v kambiju; fenološki podatki, kot so začetek, višek in konec kambijeve produktivnosti, pa so pomembni kazalniki okoljskih razmer na rastišču. Pri raziskavah nastajanja lesa spremljamo tudi nastop posameznih faz v razvoju ksilemskih celic ter časovni potek diferenciacije ksilemskega tkiva med rastno sezono. V letu 2011 smo tovrstne raziskave opravili na bukvah z izbranih rastišč na področju gorovja Moncayo. Vzorčenje mikro-izvrтков so opravili kolegi iz Univerze Zaragoza, na Katedri za tehnologijo lesa Oddelka za lesarstvo pa smo opravili mikroskopske analize in rezultate primerjali z rezultati iz Sloveniji.

Cilji magistrske naloge so:

- preučiti časovno dinamiko kambijeve produktivnosti in nastajanja lesa pri bukvi z dveh rastišč na območju Moncayo;
- oceniti vpliv klimatskih dejavnikov na nastajanje lesa na obeh rastiščih;
- opisati strukturo floemske branike.

Delovne hipoteze:

- nastajanje lesa pri bukvi v Španiji poteka čez vse leto;
- zaradi različnih klimatskih razmer obstajajo razlike v dinamiki nastajanja lesa na rastiščih z različnih nadmorskih višin.

2 PREGLED OBJAV

2.1 EKOLOGIJA IN RAZŠIRJENOST BUKVE

Navadna bukev (*Fagus sylvatica* L.) (Slika 1) sodi v družino bukovk (*Fagaceae*). Je enodomna in vetrocvetna vrsta. Cveti maja, hkrati z olistanjem ali takoj po njem. Najpogosteje se razmnožuje s semeni, v naravi tudi vegetativno z grebenicami in redkeje s koreninskimi poganjki. Navadna bukev je listopadno drevo, najraje raste na svežih in globokih, rahlih in odcednih, s kalcijem bogatih humoznih tleh (Brus, 2005).

Podlage ne izbira, saj uspeva tako na bazični kot kisli podlagi, čeprav v hladnejšem gorskem svetu in v severnih območjih v Sloveniji daje prednost apnencu. Na plitvih, peščenih, revnih, težkih ilovnatih ali močvirnih tleh uspeva slabo. Najraje uspeva na območju z vlago in izravnano temperaturo, sušno in pozimi zelo hladno kontinentalno podnebje pa ji ne ustreza, zato jo uvrščamo med subatlantske vrste. Za uspevanje potrebuje precej talne in zračne vlage, pri tem je primerljiva s smreko in jelko, le da prenese tudi bolj suh in topel zrak. Kjer je manj kot 600 mm letnih padavin ne uspeva. Ustreza ji podnebje z dovolj padavinami skozi celotno rastno sezono, potrebuje precej toplote in za dobro uspevanje vsaj 5-mesečno vegetacijsko dobo. Razmeroma dobro prenaša zimski mraz, mladje in gošča pa sta zelo občutljiva na spomladansko slano. Daljšo sušo slabo prenaša, občutljiva je za sončne pripeke, ki jo poškodujejo, kadar prehitro odpremo sestoje. Navadna bukev je sencozdržna drevesna vrsta, kar se kaže tudi v gosti sklenjenosti odraslih bukovih sestojev. V bukovem sestoju zelo težko uspevajo druge drevesne vrste razen tise in jelke, saj v tako gosti senci niso sposobne pomlajevati. Posledično sledi izrivanje drugi drevesnih vrst in oblikovanje čistega sestoja.



Slika 1: Navadna bukev (*Fagus sylvatica* L.) (foto: Aljaž Majer).

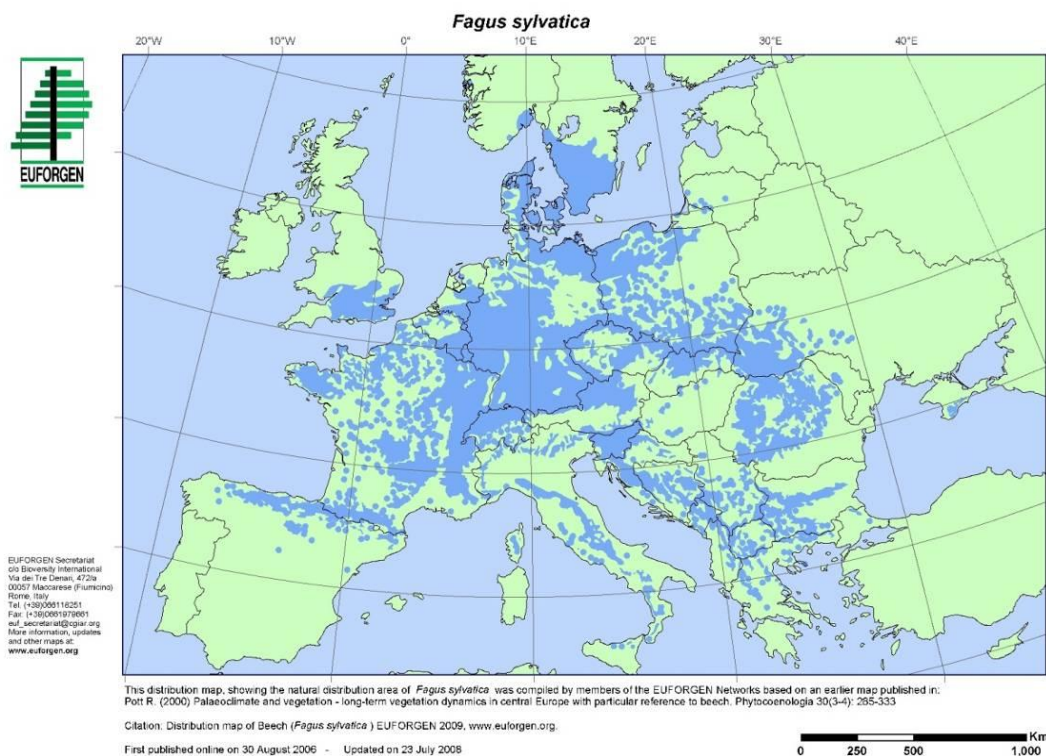
Bukev dobro prenaša sneg in žled, zaradi plitvejšje zakoreninjenosti pa je zlasti na plitvih ali zbitih in neprezračenih tleh slabše odporna proti vetru. Slabo prenaša mestno okolje, še zlasti zbita tla, sol in industrijske pline (Brus, 2005).

Navadna bukev sprva raste počasi, zlasti v sencah in višjih legah, do 20. leta normalno zraste do 3 m. Ko si izbori več svetlobe, raste razmeroma hitro in svojo največjo višino doseže okrog 100. leta, doživi 200 – 300 let (Brus, 2005).

Dosega višine do 30 m, lahko tudi preko 40 m, premer debla pa dosega do 100 – 150 cm. V sestojih rastejo drevesa s polnolesnimi ravnimi debli. Dolžina debla brez vej znaša 15 m in več. Skorja je gladka, v starosti ima biseren lesk in je srebrnosive barve. Pogosto so na deblu vidne brazgotine odpadlih vej, imenovane »kitajski brki« (Čufar, 2006).

Navadna bukev je naravno razširjena v večini srednje in zahodne Evrope, na severu jo najdemo še v južni Angliji in na južnem koncu Skandinavije. Raste tudi po južnoevropskih gorovjih, na primer v Pirenejih, Apeninih in Dinarskem gorovju (Slika 2). Na vzhodu raste

vse do Ukrajine, na jugovzhodu pa še na Balkanskem polotoku, kjer jo postopoma zamenja vzhodna bukev. V Alpah raste do 1700, v Apeninih do 1950 m n. v. (Brus, 2005).



Slika 2: Areal navadne bukve (*Fagus sylvatica* L.) (EUFORGEN, 2012).

V Sloveniji je naravno razširjena razen v nižinskem svetu severovzhodne in osrednje Slovenije in na suhih rastiščih sredozemskega sveta. V Koprskih Brdih je izjema sestoj navadne bukve pri Laborju nad dolino Rokave na vsega 200 m n. v., navadno raste v pasu med 500 in 1600 m n. v., kjer v predgorskem pasu oblikuje skoraj čiste sestoje. V primorskih Julijskih Alpah in v zahodnem delu slovenskega predalpskega sveta, je njena graditeljica (Brus, 2005).

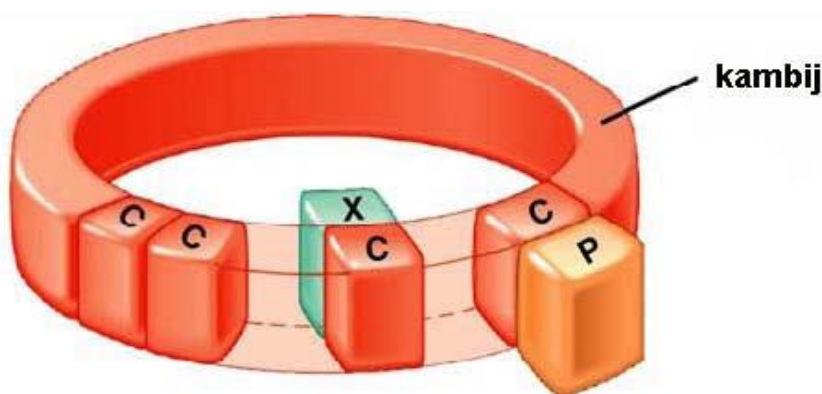
Navadna bukev (*Fagus sylvatica* L.) velja v Španiji za redko drevesno vrsto. Na to predvsem vpliva geografska lega in z njo povezano podnebje. Bukov večinoma uspeva na 800 do 1500 m n.m.v. Na severu in severo – zahodu Španije se nahaja v gozdovih v pokrajinah Asturia, Cantabria, Baskija, Navara v Pirenejih, kjer je bukovega gozda največ. Znotraj polotoka uspeva na posameznih pobočjih, kot so: Moncayo, naravni park Hayedo

de Tejera Negra v pokrajini Guadalajara in Somosierra –Ayllón. Najjužneje se nahaja na območju Hayedo de Montejo v pokrajini Madrid (Wikipedia 2012, Mohorič, 2012).

2.2 KAMBIJEVA AKTIVNOST

Rast se v rastlinah začne z apikalno rastjo, ki jo opravijo primarni oz. apikalni meristemi. Že v prvem letu se v lesnatih rastlinah oblikuje sekundarni lateralni meristem oz. vaskularni kambij (krajše kambij) (Čufar, 2006). Nastane iz prokambija, ta pa se razvije iz apikalnega meristema (Gričar, 2007). Aktiven kambij je izpostavljen stalnim spremembam v številu, obliki in velikosti celic, razporejenih v radialnih nizih. V obdobju mirovanja je v kambiju le nekaj celic (navadno 4 – 8 slojev), ko pa se celice začnejo deliti, se število znatno poveča (tudi na 16 slojev), temu pa sledi diferenciacija derivatov v odrasle elemente sekundarnega ksilema oz. sekundarnega floema. Kambijeve celice so totipotentne, saj se lahko iz njihovih derivatov razvijejo različni tipi celic lesa in floema (Gričar, 2007). Kambij je dinamična populacija celic v kateri delujejo različni regulatorni mehanizmi: a) mehanizem, ki določa, katere celice bodo delovale kot kambijeve izvirne celice, b) mehanizem, ki te celice vzdržuje kot izvirne, c) mehanizem, ki določa diferenciacijo v ksilemske ali floemske celice in d) mehanizem, ki vzdržuje ravnovesje med izvornimi celicami in njihovimi potomkami. Ti mehanizmi naj bi delovali podobno kot pri apikalnem meristemu poganjka (Gričar, 2007).

Celice v kambiju se delijo v različne smeri (Slika 3). Tako poznamo radialne (antikline) delitve v radialni ravnini oz. pravokotno na površino debla in psevdotransverzalne delitve. Perikline delitve pa potekajo v tangencialno aksialni ravnini oz. vzporedno s površino debla (Gričar, 2007). S temi delitvami nastajajo novi prevodni elementi lesa in ličja, s čimer se povečuje obseg drevesa. So najpogostejše delitve kambijevih celic, saj predstavljajo približno 90 % vseh mitoz (Gričar, 2009).

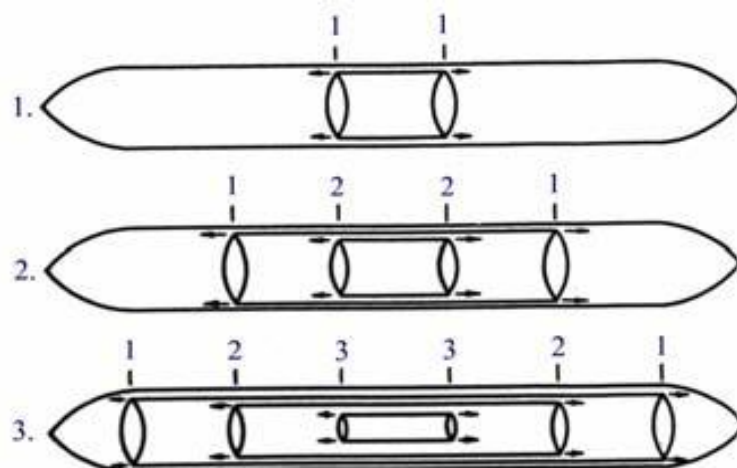


Slika 3: Delitve v kambiju, (C-C) – perikline, (C-P ali C-X) – antikline (Gričar, 2007).

Vaskularni kambij je sestavljen iz dveh morfološko različnih tipov celic. Sestavljajo ga vretenaste fuziformne inicialke in trakovne inicialke. Dolžina fuziformnih inicialk je pri primitivnih listavcih, kot je bukev, med 1000 in 2000 μm , pri evolucijsko najnaprednejših pa med 300 in 600 μm (Čufar, 2006). Te inicialke se še naprej delijo na materinske in hčerinske celice. Iz fuziformnih inicialk pri bukvi se lahko razvijejo različni tipi celic; traheida, libriformska vlakna, trahejni člen in aksialni parenhim. Iz trakovnih inicialk se razvije celice trakovnega parenhima (Gričar, 2007).

2.3 DIFERENCIACIJA

Po zadnji delitvi kambijevih celic, ko novo nastale celice obdaja le tanka, raztegljiva primarna stena, se začne proces diferenciacije. S tem se prične specifičen razvoj celice, da se usposobi za opravljanje določenih nalog. Diferenciacija obsega številne medsebojno povezane biokemijske, fiziološke in morfološke procese, ki vodijo k specializaciji celic. Ko je proces celične diferenciacije zaključen, se celica strukturno in/ali biokemijsko loči od kambijeve inicialke. Prvi znak diferenciacije (Slika 4), ki sledi determinaciji, je razločna ekspanzija novo nastale celice (podaljševanje in prečna rast), ki nastane zaradi povečanja volumna vakuol brez kakršnih koli očitnih sprememb v strukturi celice. V fazi površinske rasti lahko celica nekajkrat poveča svoje dimenzije. Sledi faza debelitve celične stene, kjer se na primarno celično steno v centripetalni smeri odloži sekundarna stena. V tej fazi v celični steni poteka tudi oblikovanje pikenj. Ko je celična stena popolnoma oblikovana, v prevodnih ksilemskih elementih sledi programirana celična smrt. V zadnji fazi diferenciacije vlaken v njih nastanejo tudi rastne napetosti (Gričar, 2007).



Slika 4: Shematski prikaz oblikovanja slojev sekundarne celične stene v diferencirajoči se traheidi. Debelitev celične stene (1) se prične v osrednjem delu, še preden se rast celice ustavi (Gričar, 2007).

2.4 ANATOMIJA LESA BUKVE

2.4.1 Mikroskopska zgradba

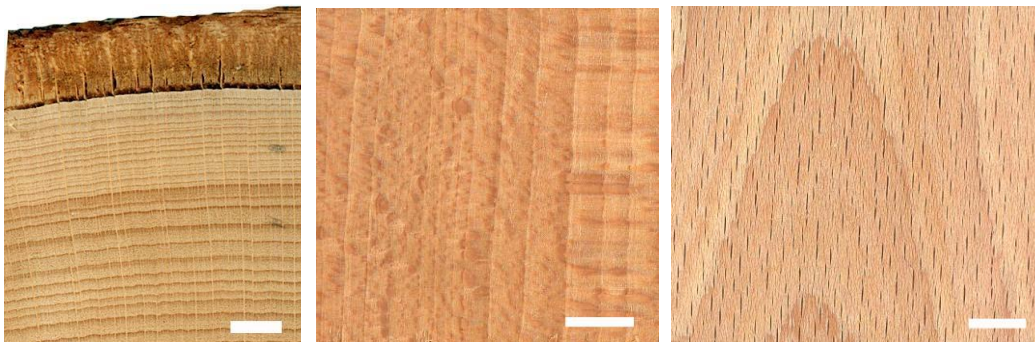
Mikroskopska zgradba lesa bukve kaže (Slika 5), da je bukev raztreseno porozni listavec s trahejami tangencialnega premera okoli 100 μm , ki imajo intervaskularne piknje nasprotne in/ali lestvičaste. Traheje so pogosto otiljene (Čufar, 2006). Bukev sodi med evolucijsko primitivne drevesne vrste, kar dokazujejo relativno dolgi zašiljeni trahejni členi, pogosto z lestvičastimi perforacijami. Osnovno tkivo je iz traheid, katere opravljajo mehansko funkcijo in preko obokanih pikenj skupaj s trahejami prevajajo vodo. Trakovi so dveh velikosti, 2 do 4 – redni in nizki in nad 10 – redni ter nad 1 mm visoki. Trakovno tkivo je heterogeno, osrednji del je iz ležečih celic, na robovih pa je po ena vrsta kvadratastih celic. Aksialni parenhim je apotrahealen, difuzen, lahko tudi difuzen v agregatih (Čufar, 2006). Aksialni in trakovni parenhim sestavljajo celice, ki so žive v beljavi in skrbijo za skladiščenje in prevajanje hranilnih snovi po drevesu (Čufar, 2006).



Slika 5: Ksilotomske ravnine (prečni prerez, radialni prerez in tangencialni prerez) navadne bukve pod mikroskopom (foto: Majer, A.).

2.4.2 Makroskopska zgradba

Makroskopsko zgradbo lesa opisujemo v treh ksilotomskih ravninah, prečni, radialni in tangencialni (Slika 6). Pri bukvi v prečnem prerezu vidimo letnice, mejo med kasnim lesom branike prejšnje vegetacijske dobe in ranim lesom kasnejše vegetacijske dobe. Jasno vidni so strženovi trakovi. V radialnem prerezu se trakovi vidijo kot zrcalca, saj pod različnim kotom odbijajo svetlobo. V tangencialnem prerezu vidimo temne lise strženovih trakov, kateri so difuzno razporejeni po površini. Tangencialni prerez ima plamenasto teksturo.



Slika 6: Ksilotomske ravnine (prečni prerez, radialni prerez in tangencialni prerez) navadne bukve. Merilna daljica 0,5 mm (foto: Čufar, K.).

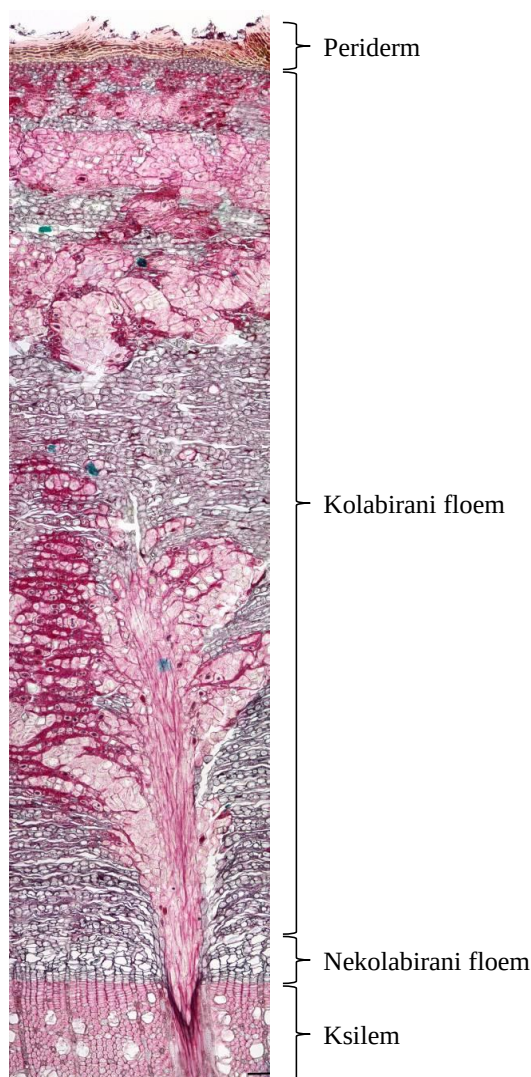
Les navadne bukve je rdečkastobel, normalno brez obarvane jedrovine, beljava in jedrovina se barvno ne ločita. Pri starejših drevesih se na prečnem prerezu običajno pojavlja nepravilno oblikovan, rdečerjav diskoloriran les imenovan »rdeče srce« (Čufar, 2006). Za rdeče srce je značilno močno otiljenje trahej, ki otežuje prevajanje vode, saj tile

zapolnijo lumne prevodnih elementov. Les bukve nima specifičnega vonja ali okusa (Čufar, 2006).

Les bukve ima visoko gostoto, povprečno okoli 680 kg/m^3 (gostota v absolutno suhem stanju), je trd in se zelo krči in nabreka. Stabilnost je neugodna, trdnostne lastnosti so glede na gostoto nadpovprečno visoke (npr. dobra upogibna trdnost), elastičnost je nižja. Les je zelo žilav in trden, dobro se cepi in predvsem po parjenju se dobro upogiba (Čufar, 2006).

2.5 SKORJA BUKVE

Bukev spada med peridermalna drevesa, ki prvi periderm obdrži vse življenje. Na (Slika 7) manjkajo floemska vlakna, parenhima je le malo, kolabirani floem, sestavljen iz sitastih cevi in trakovnega parenhima. V kasni skorji je le malo kasnega floema. Za široke trakove je značilna močna sklerifikacija. Trakovi segajo v kambilevo cono in v les. Vidni so kot sklerenhimski čepki. Prevodni floem svojo funkcijo opravlja le eno leto, nato sitaste cevi kolabirajo. V starejšem kolabiranem floemu je za bukev značilen obilen pojav sklereid. Sklereide nastajajo iz floemskega parenhima in zagotavljajo večjo trdoto skorje. Prvi in edini periderm se nahaja na površini. Bukev tako nima lubja (Čufar, 2006).



Slika 7: Skorja bukve (foto K. Čufar).

2.6 NASTAJANJE KSILEMA IN FLOEMA PRI BUKVI V SLOVENIJI

Za drevesne vrste zmernega pasu je značilno sezonsko menjavanje obdobji fiziološke aktivnosti in mirovanja (dormance) meristemov, ki je v splošnem povezano z menjavami hladnih in toplih ali pa deževnih in sušnih obdobji (Gričar, 2009). Meristemska aktivnost se navadno prične spomladi s celičnimi delitvami in zaključi pozno poleti s popolnim razvojem zadnjih nastalih celic v braniki. Doba mirovanja se zaključi, ko si kambij postopoma znova pridobi sposobnost produciranja novih vaskularnih tkiv ob ugodnih zunanjih pogojih (Gričar, 2009).

Raziskave nastajanja lesa pri bukvi v Sloveniji na Oddelku za lesarstvo Biotehniške fakultete so se začele v letu 2006 na Panški reki in nadaljevale leta 2008 na dveh rastiščih različnih nadmorskih višin: nižje ležeče rastišče Panška Reka pri Ljubljani (400 m n.m.v.) in višje ležeče rastišče na Menini planini (1200 m n.m.v.). Na obeh rastiščih zadnja leta potekajo raziskave o vplivu okoljskih dejavnikov na sezonsko dinamiko nastajanja lesa (Prislan, 2007, 2012).

Raziskave so pokazale, da se na rastišču Panška reka kambijeva aktivnost pri bukvi začne sredi aprila, na Menini planini pa 2 do 3 tedne kasneje. Vzrok so nižje temperature ter daljše trajanje snežne odeje na Menini planini. Maksimalna celična produkcija je bila na rastišču Panška reka opažena v začetku junija, na rastišču Menina planina pa okoli poletnega solsticija (21. junija). V kambiju so se celične delitve končale na Panški reki konec avgusta, na Menini planini pa konec julija ali v začetku avgusta. Temperatura, se je pokazala kot najpomembnejši faktor, ki vpliva na začetne fenološke faze, kot je olistanje, pričetek celične produkcije ter posredno tudi na čas kulminacije floemske branike (Prislan, 2012).

Dendroklimatološke analize bukve so pokazale, da na Panški reki na širino branike negativno vplivajo temperature v juniju in juliju, pozitivno pa padavine v juliju, avgustu in septembru. Analiza različnih bukovih kronologij iz Slovenije je pokazala, da se vpliv klime na debelinsko priraščanje spremeni z nadmorsko višino okoli 1000 m n. m. Na nadmorskih višinah nad 1000 m se pojavi pozitiven vpliv temperatur v juliju (Čufar in sod., 2008).

Najnovejše raziskave kažejo, da se delitve v kambiju pri iglavcih spomladi začnejo istočasno na ksilemski in floemski strani (Gričar, 2007). Na floemski strani se začne diferenciacija sitastih cevi, ki skrbijo za prevajanje hranilnih snovi iz krošnje po deblu navzdol. Sitaste cevi opravljajo nalogo od enega do dveh let oz. ene do dve rastni sezoni in nato kolabirajo. Prislan (2012) v najnovejših raziskavah pri bukvi poroča, da rani floem kolabira kmalu po zaključku celičnih delitev v kambiju, medtem ko kasni floem ostane nekolabiran do naslednje rastne sezone.

3 MATERIAL IN METODE

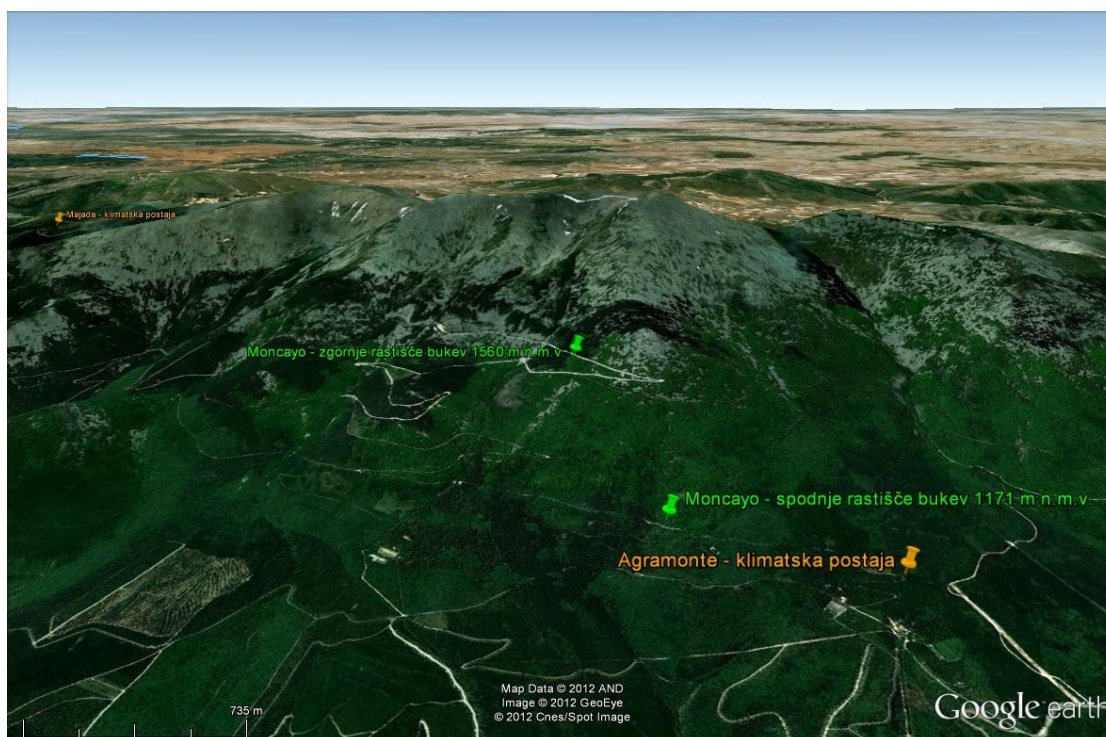
3.1 OPIS RASTIŠČA

Sezonsko dinamiko nastajanja lesa navadne bukve (*Fagus sylvatica* L.) smo preučevali na pogorju Moncayo, v severovzhodnem delu Španije (Slika 8). Moncayo leži na meji med dvema avtonomnima pokrajinama in tako deloma pripada skupnosti Kastilija in Leon na zahodu in Aragoniji na vzhodu. Na najvišji točki doseže 2314 m nadmorske višine (Mohorič, 2012).



Slika 8: Satelitska slika Španije ter lokacija rastišč na gori Moncayo (Google earth, 2012).

Lokacija spodnjega rastišča je 1,82 Z geografske dolžine in 41,81 S geografske širine, na nadmorski višini 1171 m. Lokacija zgornjega rastišča 1,82 Z in 41,80 S in 1560 m nadmorske višine (Slika 9).



Slika 9: Lokacija rastišč vzorčenja bukovih dreves in vremenskih postaj na pogorju Moncayo v rastni sezoni 2011 (Google earth 2012).

Blizu rastišč je postavljena vremenska postaja Agramonte, ki meri dnevne temperature (najvišjo, najnižjo ter povprečno), zračno vlažnost, hitrost vetra in dnevne padavine. Podatke iz te vremenske postaje smo uporabili za oceno vpliva vremenskih razmer na nastajanje lesa skozi rastno sezono leta 2011.

3.2 ODVZEM VZORCEV

Vzorčenje so izvajali kolegi iz Španije od 24.3.2011 do 23.11.2011 v eno in dvotedenskih intervalih. Opravili so 20 odvzemov, vsakokrat so vzorčili šest dreves. Ker je gozd zaščiten in so premeri dreves zelo majhni, so odvzem vzorcev opravili vsakokrat na drugih drevesih. Vzorce so odvezemali z orodjem Trephor (Slika 10), ki omogoča odvzem t.i. mikro-izvrtkov premera 2,5 mm.



Slika 10: Orodje trephor za odvzem mikroizvrtkov (Vitzani, 2013).

Vzorci so takoj po odvzemu fiksirali v FAA (mešanica 50 % alkohola, 100% očetne kisline in 30 % formaldehida) ter jih po enem tednu shranili v 70% raztopino etanola. Vzorci so zajemali floem, kambij in nekaj ksilemskih branik.

Ob vsakem vzorčenju so iz vsakega drevesa odvzeli po 3 mikroizvrtke, zaradi možnih napak pri vzorčenju oz. poškodb odvzetega vzorca.

3.2.1 Opis vzorcev

Na gori Moncayo so izvedli 20 vzorčenj na vsakem rastišču. Vsak vzorec je dobil sledečo oznako, npr. **1FSML1**:

- **1**: pomeni zaporedni odvzem
- **FS**: pomeni drevesno vrsto (*Fagus sylvatica* L.)
- **ML**: predstavlja rastišče (Moncayo Low – Moncayo spodnje rastišče)
- **1**: predstavlja zaporedno številko drevesa

Preglednica 1: Šifre in čas odvzema izvrtkov na spodnjem rastišču Moncayo

Odvzem	Rastišče	datum	dan v letu
1FSL1	ML	24.3.2011	83
2FSL1	ML	30.3.2011	89
3FSL1	ML	6.4.2011	96
4FSL1	ML	14.4.2011	104
5FSL1	ML	20.4.2011	110
6FSL1	ML	1.5.2011	121
7FSL1	ML	14.5.2011	135
8FSL1	ML	31.5.2011	151
9FSL1	ML	20.6.2011	171
10FSL1	ML	1.7.2011	182
11FSL1	ML	15.7.2011	196
12FSL1	ML	28.7.2011	209
13FSL1	ML	12.8.2011	224
14FSL1	ML	26.8.2011	238
15FSL1	ML	9.9.2011	252
16FSL1	ML	25.9.2011	268
17FSL1	ML	10.10.2011	283
18FSL1	ML	25.10.2011	298
19FSL1	ML	8.11.2011	312
20FSL1	ML	23.11.2011	327

Na zgornjem rastišču je vzorčenje potekalo istočasno, tako da je bilo skupno odvzetih 240 vzorcev.

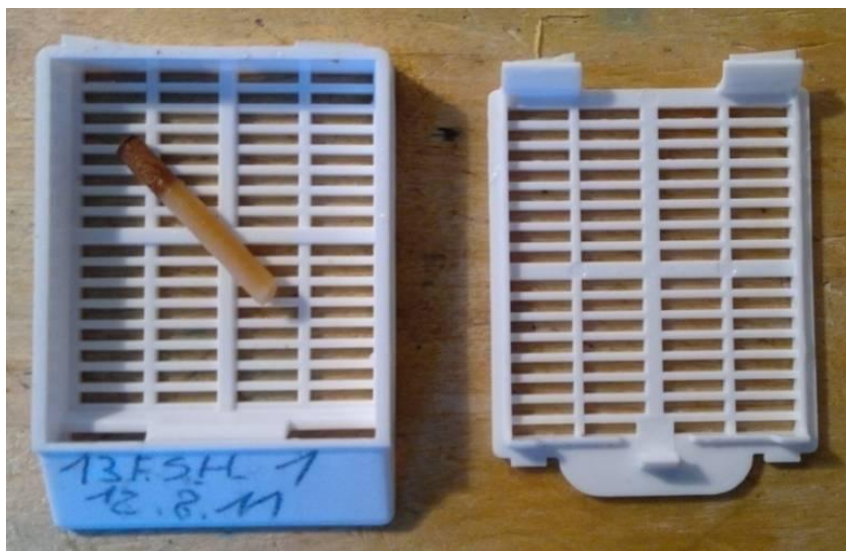
Preglednica 2: Šifre in čas odvzema izvrtkov na zgornjem rastišču Moncayo.

Odvzem	Rastišče	datum	dan v letu
1FSH1	MH	24.3.2011	83
2FSH1	MH	30.3.2011	89
3FSH1	MH	6.4.2011	96
4FSH1	MH	14.4.2011	104
5FSH1	MH	20.4.2011	110
6FSH1	MH	1.5.2011	121
7FSH1	MH	14.5.2011	135
8FSH1	MH	31.5.2011	151
9FSH1	MH	20.6.2011	171
10FSH1	MH	1.7.2011	182
11FSH1	MH	15.7.2011	196
12FSH1	MH	28.7.2011	209
13FSH1	MH	12.8.2011	224
14FSH1	MH	26.8.2011	238
15FSH1	MH	9.9.2011	252
16FSH1	MH	25.9.2011	268
17FSH1	MH	10.10.2011	283
18FSH1	MH	25.10.2011	298
19FSH1	MH	8.11.2011	312
20FSH1	MH	23.11.2011	327

3.3 PRIPRAVA MIKROSKOPSKIH PREPARATOV

3.3.1 Priprava vzorcev in vklapljanje v parafin

Odvzete vzorce smo vzeli iz epic (mikrocentrifugirk) in jih dali v kasete, na katere smo napisali šifro vzorca (Slika 11). Vzorce smo hranili v 70 % etanolu.



Slika 11: Odvzeti vzorec shranjen v kaseti, ki je potopljena v 70 % etanolu (foto: Majer, A.).

Vzorce smo z britvico skrajšali po dolžini, tako da smo ohranili vsaj tri najmlajše branike lesa in odstranili zunanji del skorje. Na vsakem vzorcu smo nato s svinčnikom označili prečni prerez, saj je za pripravo mikroskopskih preparatov in analizo nastajanja lesa zelo pomembna orientiranost vzorca (prečni prerez). Na temni podlagi je prečni prerez viden temnejše (ker je zaradi poroznosti bolj prosojen) kot radialni prerez, ki je svetlejši.

Vzorce smo nato dehidrirali v etanolni vrsti in jih prepojili z bio-clearom (D-limonen) ter parafinom v tkivnem procesorju Leica TP 1020 (Slika 12). Postopek dehidracije smo pričeli šele, ko smo košaro tkivnega procesorja napolnili s petdesetimi kasetami.



Slika 12: Komora za dehidriranje in preparacijo tkiv Leica TP 1020 (foto: Majer A.).

Komora je sestavljena iz 12 posod, v katerih se nahaja etanol v različnih koncentracijah v zadnjih posodah pa bio-clear in parafin (Preglednica 3). Preparacija tkiv je traja skupno okoli 20 ur.

Preglednica 3: Postopek dehidriranja mikrovzorčkov z etanolom in bio-clearom ter preparacijo s parafinom (Gričar, 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

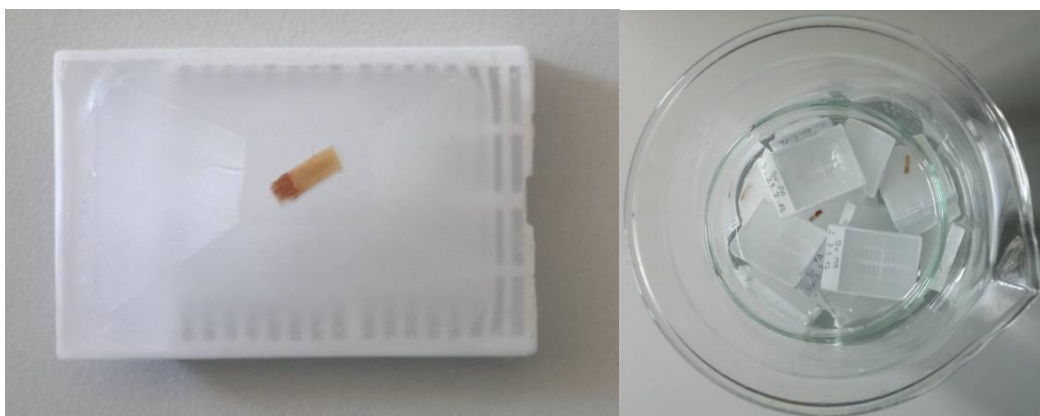
Po postopku dehidracije vzorcev je sledilo vklapljanje v parafin. Za vklapljanje smo potrebovali kovinske modelčke in parafinski dispensor Leica EG 1120 (Slika 13); grelno

ploščo in posodo (rezervoar) dispenzerja smo segreli na 60 °C. Kovinske posodice smo položili na grelni ploščo, da so se segrele. Nato smo vzeli vzorce (glede na prerez) iz označenih plastičnih kaset ter jih s pomočjo ogrevane pincete Leica EG F (Slika 13) postavili v segreto kovinsko posodico do polovice napolnjene s parafinom. Vzoreček smo v modelčku orientirali pod kotom 45°, kot prikazuje (Slika 14). Nato smo s pomočjo hladne vode dno modelčka na hitro ohladili, strjen parafin pa je posledično fiksiral vzorec na dno. Na kovinsko posodico smo položili spodnji del kasete s šifro vzorca in ga zalili s parafinom do vrha, pri tem pa pazili, da niso nastali mehurčki.



Slika 13: Parafinski dispenzer Leica EG 1120 levo, pinceta Leica EG F zadaj in kovinske kasete spredaj (foto: Majer, A.).

Ko se je parafin ohladil na sobno temperaturo, smo parafinske bloke z vzorci postavili v hladilnik za 15 minut. Ohlajeni parafinski bloki se zato lažje ločijo od kovinskih posodic. Parafinske bloke smo nato obrezali ter odstraniti odvečni parafin okoli plastične kasete. Za lažje odrezovanje smo morali parafinski blok obrezati tako, da smo zmanjšali zgornjo ploskev parafinskega bloka.



Slika 14: Obrezan prafinski blok z vzorcem tkiv levo in parafinski bloki namočeni v hladni vodi desno
(foto: Majer, A.).

3.3.2 Rezanje vzorcev

Ploskve obrezanih parafinskih blokov smo s pomočjo nožev Feather N34H in polavtomatskega rotacijskega mikrotoma Leica RM 2245 (Slika 15) najprej izravnali. Ker je les bukve relativno trd, smo vzorce po izravnavi položili v vodo sobne temperature za dan ali dva (Slika 14), da se je ksilemsko tkivo nekoliko zmehčalo.

Pred pričetkom rezanja smo vpeli parafinski blok z vzorcem v čeljust mikrotoma, nastavili odmik vpenjala z nožem ter debelino odreza, katerega smo nastavili na 70 μm , kar hkrati določa debelino rezine. Nastaviti je bilo potrebno tudi kot rezanja, katerega smo spreminjali glede na prvi oz. drugi odrez posameznega vzorca, pri prvem odrezovanju je bil kot rezila 12°, pri drugem pa 8°. Pri rezanju preparatov smo pazili, da je bil rez preparata čist in brez ureznin in trganja rezin. V izogib težavam s topim rezilom, smo rezilo pomikali za širino reza od desne strani proti levi. Rezilo smo premaknili vedno, ko se je na rezini pojavila raztrganina oz. še je rezina trgala.



Slika 15: Polavtomatski rotacijski mikrotom Leica RM 2245 (foto: Majer, A.).

Odrezan trak serije zaporednih rezin smo položili v hladno vodo ter izločili strgane in neuporabne rezine, nato pa smo ga ulovili na objektno steklo. Z objektnim steklom smo vzorce prenesli v ogrevano vodno kopel Leica HI 1210 (Slika 16) s temperaturo vode 40 °C.



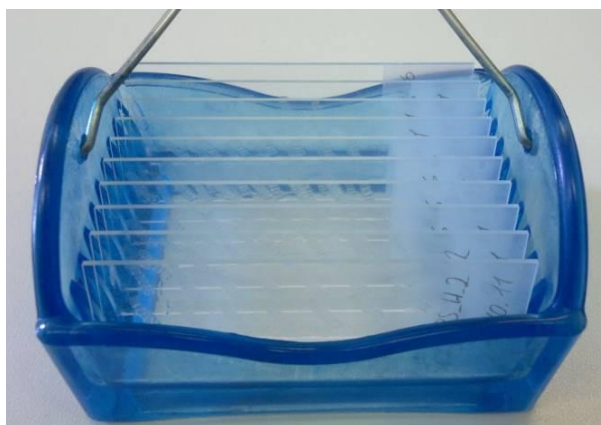
Slika 16: Hladna kopel v stekleni posodi levo spodaj, ogrevana vodna kopel Leica HI 1210 in steklenička albumina levo zgoraj (foto: Majer, A.).

V topli vodi so se nagubane rezine poravnale. Rezine smo nato pobrali iz vode z objektnim steklom predhodno premazanim z albuminom, ki deluje kot adheziv. Po namestitvi rezin na objektno steklo, smo na vsak preparat s svinčnikom napisali šifro odvzetega vzorca. Označena objektna stekla z rezinami smo nato zložili v stekleno košarico tako, da je bil floem na vrhu, saj smo ugotovili, da se na steklo prime bolje od ksilema zaradi razlik v njuni morfološki in kemijski sestavi. Nato smo košarico dali v sušilnik Kambič SP-120 EASY (Slika 17) za 20 min, kjer so se rezine sušile pri temperaturi 70 °C.



Slika 17: Sušilna komora Kambič SP-120 EASY (foto: Majer, A.).

Po sušenju smo košarico s preparati postavili v digestorij, da se je ohladila, potem smo nadaljevali z barvanje rezin (Slika 18).



Slika 18: Steklена košarica s preparati na objektnih steklih (foto: Majer, A.).

3.3.3 Barvanje vzorcev in priprava preparatov

Postopek se prične z odstranjevanjem parafina, zato smo najprej 2x zapored po 10 min košarico potopili v bio-clear, nato pa še 2x po 15 min v 95 % etanol, da smo odstranili bio-clear. Po dehidraciji smo košarico postavili v posodo z mešanico barvil (astra modro in safranin) ta faza traja 30 min (Slika 19). V fazi barvanja so se obarvali različni gradniki celične stene ksiloma in floema, celuloza in hemiceluloze so se obarvale modro z astra modro, lignin pa se je obarval rdeče s safraninom. Po barvanju je sledilo dvominutno izpiranje z 99 % etanolom.



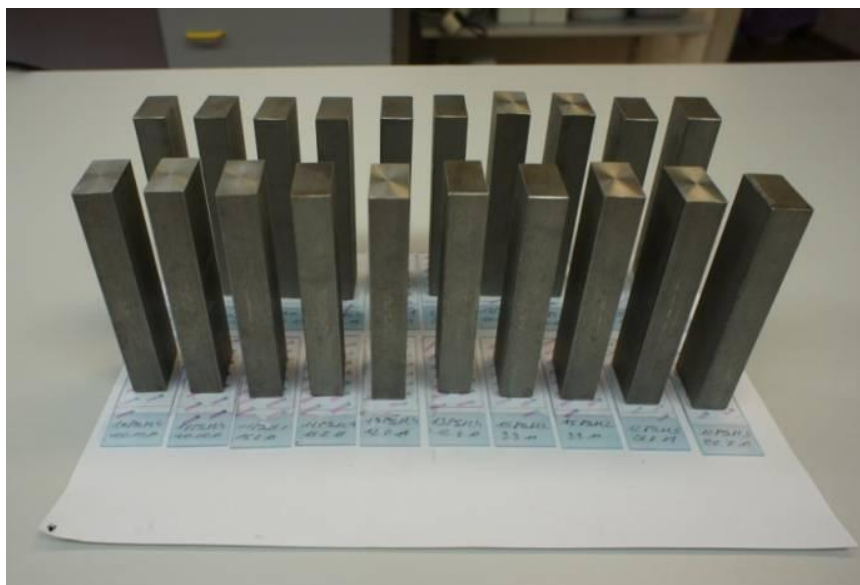
Slika 19: Posodice z bio-clearjem, 95 % etanolom, mešanica barvil astra modre in safranin rdeče ter 99 % etanol (foto: Majer, A.).

Pred izdelavo trajnih preparatov smo si pripravili pribor; list papirja A4, posodico z euparalom, škatlico krovnih stekel dolžine 40 in 50 mm, dva čopiča in 200 gramske uteži (Slika 20).



Slika 20: Pribor za izdelavo trajnih preparatov (foto: Majer, A.).

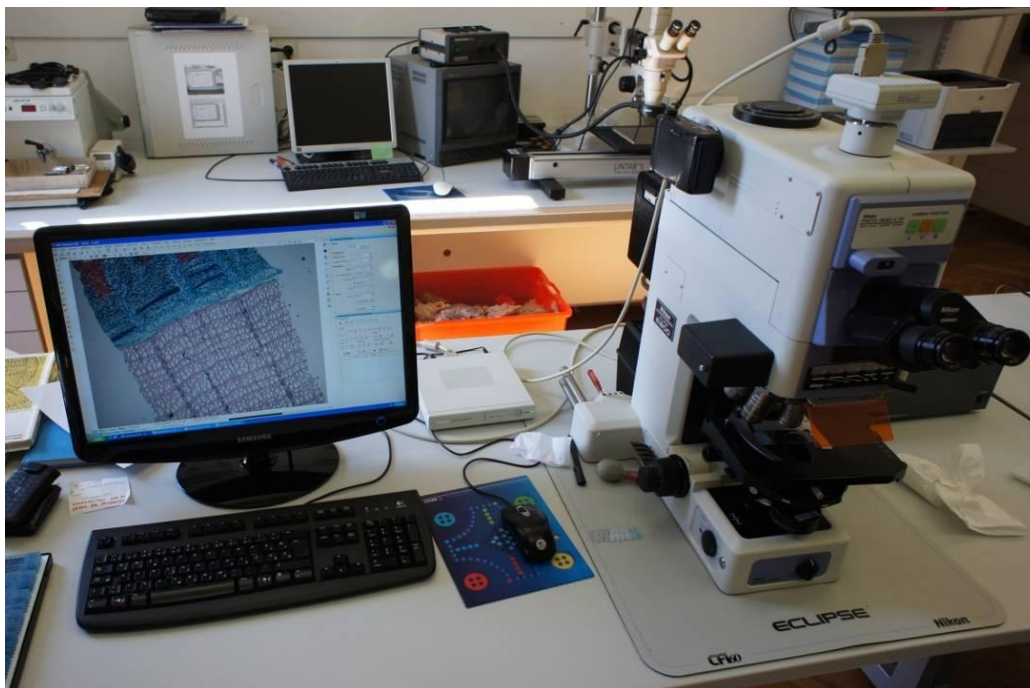
Pri izdelavi trajnih preparatov je potrebno paziti, da etanol ne izpari s površine rezin preden nanese Euparal. Po namestitvi krovnega stekelca smo odstranili vse zračne mehurčke in preparat obtežili z 200 g težkimi kovinskimi utežmi za vsaj 24 ur (Slika 21).



Slika 21: Zaključek izdelave preparatov z obtežitvijo (foto: Majer, A.).

3.4 ANALIZA SLIKE

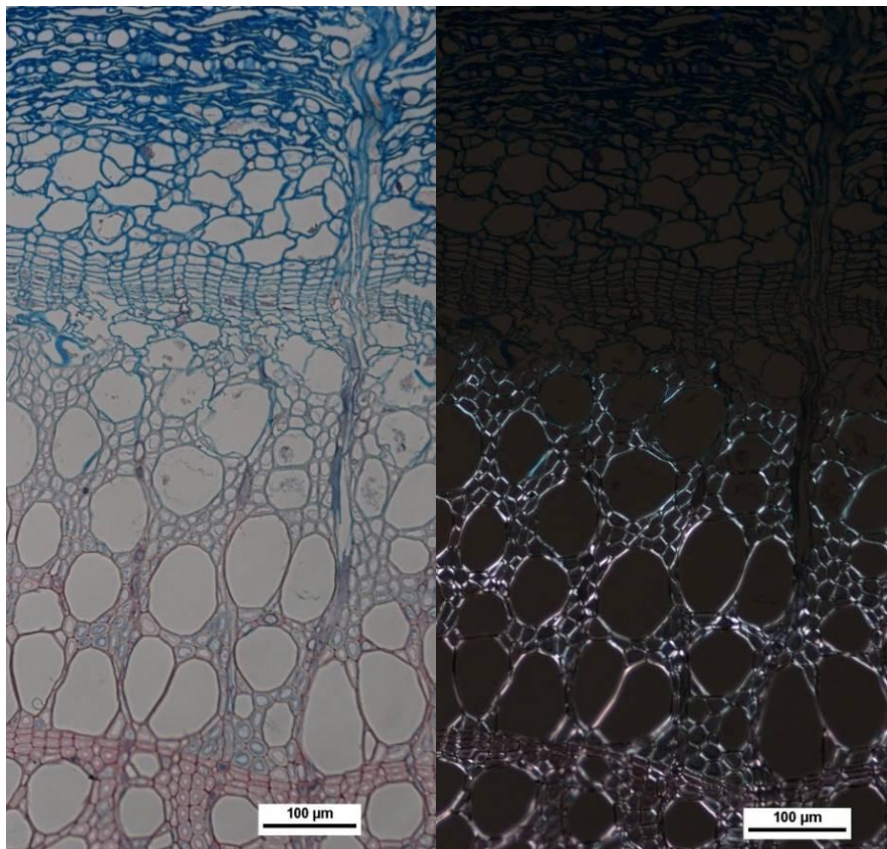
Izdelane preparate smo analizirali s pomočjo svetlobnega mikroskopa Nikon Eclipse E800 (Slika 22), digitalne kamere (Nikon-DS Fil), osebnega računalnika in računalniškega programa NIS Elements BR3.0. Na vsakem preparatu smo izmerili in prešteli število celic v kambiju (CC) in izmerili širine ksilemskih tkiv v različnih fazah diferenciacije vzdolž treh radialnih nizov. V nastajajoči ksilemski braniki smo izmerili širino področja s postkambijalnimi celicami (PC), celicami v fazi odlaganja sekundarne stene (SW) in zrelih celic (MT) v treh radialnih nizih. Merili smo tudi širino ksilemskih branik iz let 2008, 2009 in 2010, ki smo jih uporabili za normaliziranje rezultatov, saj so bili izmerjeni podatki zaradi načina vzorčenja zelo variabilni. Floemskih branik nismo merili, ker na večini vzorcev niso bile razpoznavne. Za merjenje smo največkrat uporabili objektiv povečave 10×. Pred pričetkom merjenja širin smo izvedli kalibracijo programa, glede na povečavo objektiva na mikroskopu.



Slika 22: Levo monitor s prikazano sliko preparata s programom NIS elements BR-3.0, desno svetlobni mikroskop Nikon Eclipse E800 z digitalno kamero (Nikon-DS Fil) zgoraj (foto: Majer, A.).

S pomočjo vrtljive mizice na mikroskopu smo lahko preparat postavili v poljubni položaj, ki je bil najbolj primeren za merjenje. V primeru preširoke branike smo fotografije dela

branike s pomočjo programa sestavili. Pri merjenju smo si pomagali tudi s polarizirano svetlobo. Uporabili smo jo pri določevanju meje med fazo postkambijalne rasti in fazo (pričetkom) debelitve sekundarne celične stene. Mejo smo videli tako, da se je celična stena SW celic svetila, v celicah v fazi postkambijalne rasti PC pa ne. Do odseva celične stene prihaja, kadar se začne odlagati S2 sloj celične stene (Slika 23).



Slika 23: Levo slika preparata bukve 10_FS_L_4_1_7_2011 slikanega v svetlem polju, desno slika istega objekta v polarizirani svetlobi (foto: Majer, A.).

Izdelane trajne preparate smo po določenem vrstnem redu zložili v škatle za shranjevanje preparatov. Pred pričetkom merjenja smo pogledali rezine in izbrali najprimernejšo (čim bolj nepoškodovano) za merjenje. Histomerične analize so zajemale štetje in merjenje kambijevih celic in merjenje faz nastajajočega lesa v braniki tekočega leta 2011. Zaradi velike variabilnosti dimenzij smo posamezno fazo merili trikrat.

3.5 STATISTIČNA OBDELAVA PODATKOV

Zbranim podatkom v Microsoft Excelu smo najprej za vsako vzorčenje izmerili povprečno širino branike (X_i) 2011 na osnovi 3 izmerjenih radialnih nizov.

$$X_i = \frac{\sum_{j=1}^n x_{ij}}{n} \dots 2 \leq n \leq 3 \quad \dots(1)$$

x – širina branike, i – datum odvzema, n – število meritev, j – zaporedna meritev na posameznem vzorcu.

Zaradi velike razpršenosti podatkov smo izračunali, kako močno so razpršeni podatki s standardnim odklonom.

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2}{N}} \quad \dots(2)$$

σ – standardni odklon, x – širina branike, $\bar{x}$ – aritmetična sredina, N – število vzorcev.

Za izračunane podatke s standardnim odklonom smo morali še izračunati interval zaupanja za povprečne vrednosti. Z intervalom zaupanja izračunamo kolikšno je odstopanje podatkov od povprečne vrednosti zajetih podatkov v izračun.

$$\bar{x} \pm z \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \quad \dots(3)$$

$\bar{x}$ – aritmetična sredina, z – zaupanje, σ – standardni odklon, n – število vzorčenj.

Ker širina branik močno variira po obodu drevesa in med drevesi, je bilo potrebno pridobljene podatke standardizirati oz. normalizirati. Na vsakem vzorcu smo v ta namen izmerili širine branik iz preteklih treh let (2008-2010). Za normalizacijo smo uporabili enačbo:

$$nc_{ij} = n_{ij} \times \frac{am}{a_j} \quad \dots(4)$$

nc_{ij} – popravljenost števila celic, n_{ij} – število vzorčenj, a_j – povprečje širin predhodnih branik (2008-2010) za vsako vzorčenje posebej, am – širina predhodne branike vseh izmerjenih vzorcev.

3.6 KLIMATSKI PODATKI

Klimatske podatke za gorovje Moncayo smo dobili iz dveh meteoroloških postaj. Meteorološka postaja Agramonte se nahaja na severni strani gore Moncayo na 1091 m n.m.v., v bližini vzorčnih lokacij spodnjega in zgornjega rastišča bukovega gozda. Meteorološka postaja Majada pa je na južni strani gore Moncayo na 1798 m n.m.v.. S pomočjo klimatskih podatkov meteoroloških postaj smo ocenili vremenski vpliv na nastajanje lesa skozi rastno sezono 2011.

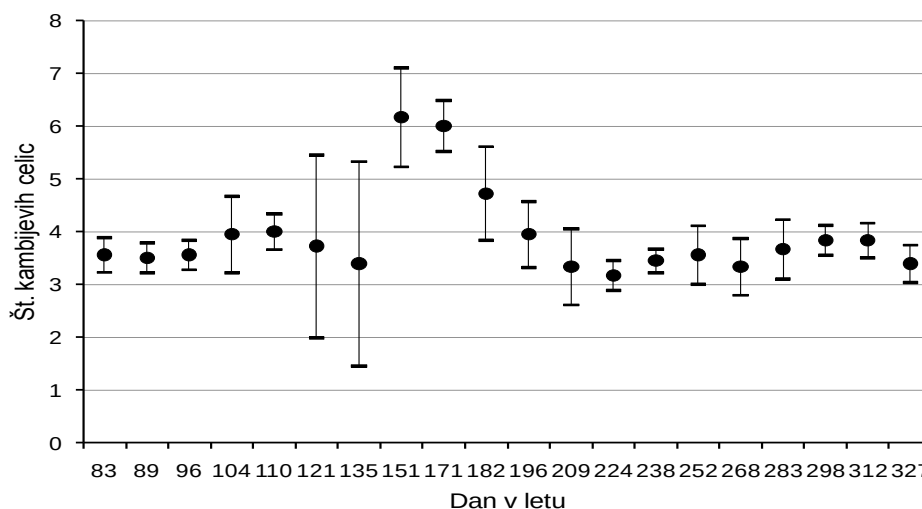
4 REZULTATI

4.1 MONCAYO SPODNJE RASTIŠČE

Rezultati nastajanja lesa bukve na spodnjem rastišču ML na 1171 m n.m.v., v rastni sezoni 2011.

4.1.1 Kambij (CC)

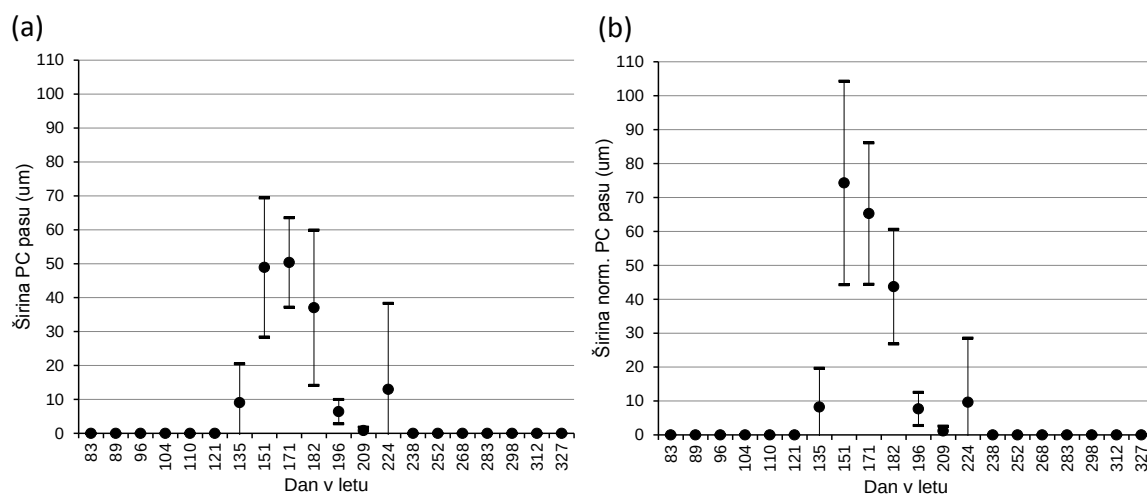
Na (Slika 24) je prikazano število celic v kambiju od 24. marca do 23. novembra 2011. Kambij je v dormantnem stanju vseboval 3 do 4 plasti celic v radialnem nizu. Povečano število celic, ki nakazuje začetek kambijeve produktivnosti smo na rastišču nižje nadmorske višine ML v rastni sezoni 2011 opazili med 1. in 14. majem 2011 (121-135 dan v letu - DVL). Največje število plasti celic ($6,2 \pm 1,2$) v radialnem nizu je kambij vseboval 31. maja 2011 (151 DVL). Po tem datumu se je število celic začelo postopoma zmanjševati do 15. julija 2011 (196 DVL), ko smo spet našli v povprečju 4 plasti celic v radialnem nizu. Pri večini dreves se je kambijeva produktivnost zaključila med 15. julijem in 12. avgustom 2011, kar pomeni, da je obdobje nastajanja lesa trajalo približno 13 tednov.



Slika 24: Število celic v kambijevi coni (srednja vrednost in 95 % interval zaupanja) med rastno sezono 2011 na rastišču SP – M.

4.1.2 Postkambijalna rast (PC)

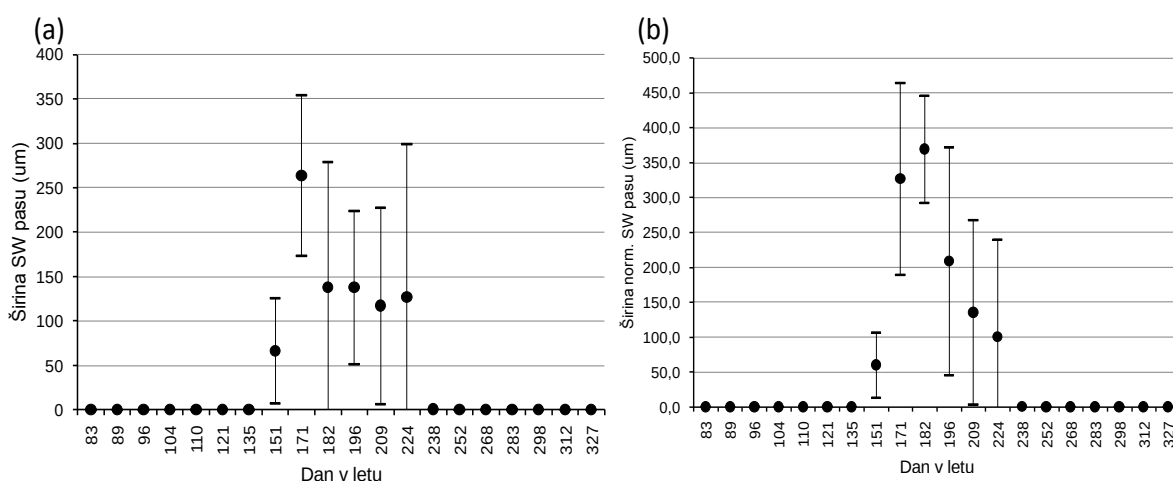
V vseh fazah diferenciacije smo izdelali po dve vrsti grafov, prvega s surovimi podatki in drugega z normaliziranimi podatki. Primerjava prikazuje razpršenost surovih podatkov ter normaliziranje le teh. Graf (a) prikazuje povprečja surovih podatkov rastne sezone 2011. Graf (b) prikazuje normalizirane podatke, izračunane iz povprečja podatkov rastne sezone 2011 in povprečja širin branik iz rastnih sezon 2008-2010. Z normaliziranim grafom (b) primerjamo variabilnost surovih podatkov v grafu (a). Graf, ki opisuje širino pasu branike s celicami v fazi postkambijalne rasti (PC) med rastno sezono (Slika 25) 2011, ima obliko zvona. Prve ksilemske celice v fazi postkambijalne rasti so se na rastišču z nižjo nadmorsko višino (ML) pojavile med 1. in 14. majem 2011 (121 in 135 DVL). Pas PC celic je bil najširši 20. junija 2011 (171 DVL), iz česar lahko sklepamo, da je bila produkcija celic v tem obdobju največja. Pri večini dreves se je po 28. juliju (209 DVL) produkcija PC celic končala. Izjema sta dve drevesi, kjer smo še 12. oz. 26. avgusta 2011 (224 oz. 238 DVL) opazili prisotnost PC celic.



Slika 25: Širina pasu branike s celicami v fazi postkambijalne rasti med rastno sezono 2011 na rastišču ML; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.

4.1.3 Odlaganje sekundarne celične stene (SW)

Odlaganje sekundarne stene SW se je začelo med 14. in 31. majem 2011 (135 in 151 DVL) (Slika 26). Najširši pas branike s celicami v fazi SW pa smo zabeležili 1. julija 2011 (182 DVL). Od 26. avgusta 2011 (238 DVL) SW celic pri večini dreves nismo več opazili, kar pomeni, da je bila branika popolnoma oblikovana.

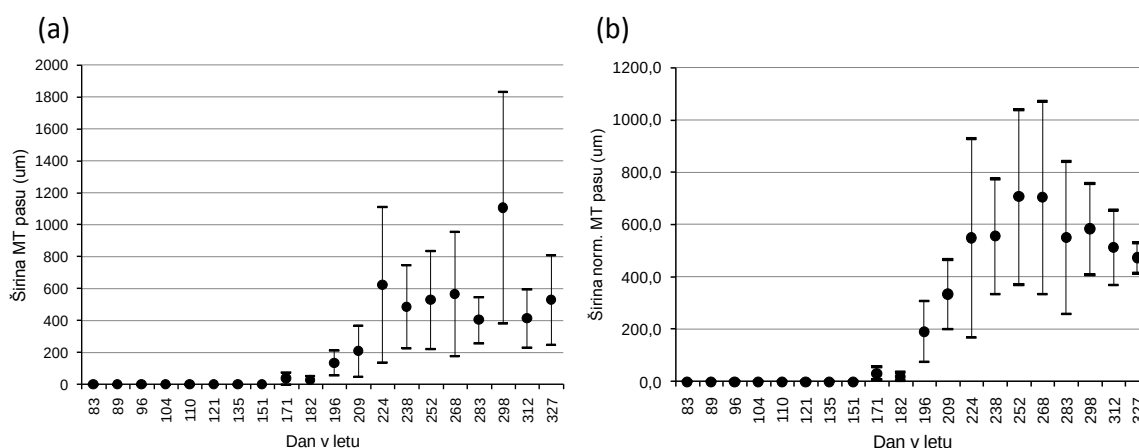


Slika 26: Širina pasu branike s celicami v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije med rastno sezono 2011 na rastišču ML; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.

V fazi odlaganja sekundarne celične stene (SW) se je v primerjavi grafov s surovimi (a) in normaliziranimi podatki (b) izkazalo, da je graf (b) pravilneje oblikovan ter z manjšo variabilnostjo kot graf (a).

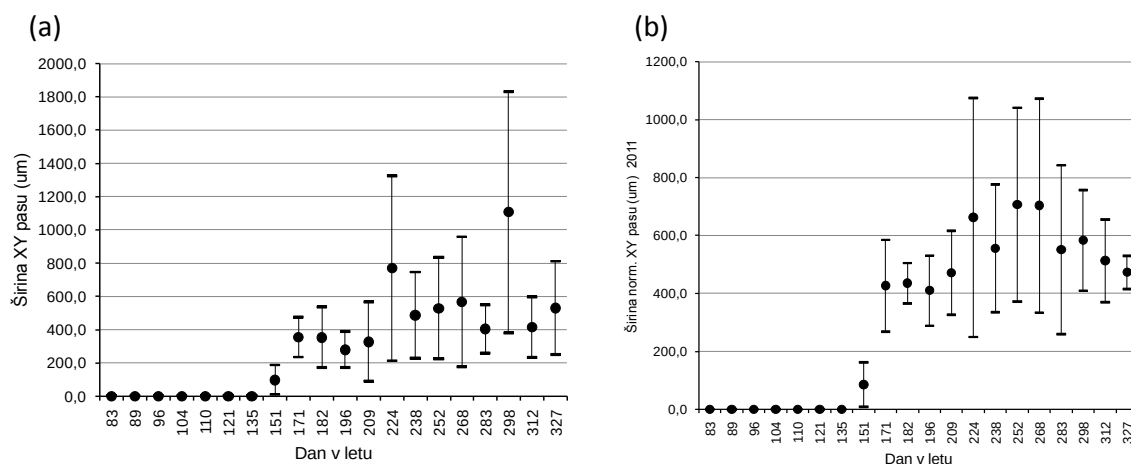
4.1.4 Zrele celice (MT) in celotna branika (XY)

Naraščanje števila celic med rastno sezono lahko opišemo z rastno krivuljo v obliki črke »S« (Slika 27). Prve zrele oz. popolnoma diferencirane MT celice smo na rastišču nižje nadmorske višine opazili okoli 20. junija 2011 (171 DVL). Od 26. avgusta 2011 (238 DVL) je bilo večina branik popolnoma izoblikovanih. Po koncu celične produkcije smo od 2 – 3 tedne kasneje opazili popolnoma zrele diferencirane branike. Rastna sezona na ML je trajala od 14.5.2011 (135 DVL) do 12.8.2011 (224 DVL).



Slika 27: Širina branike s popolnoma diferenciranimi celicami med rastno sezono 2011 na rastišču ML; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.

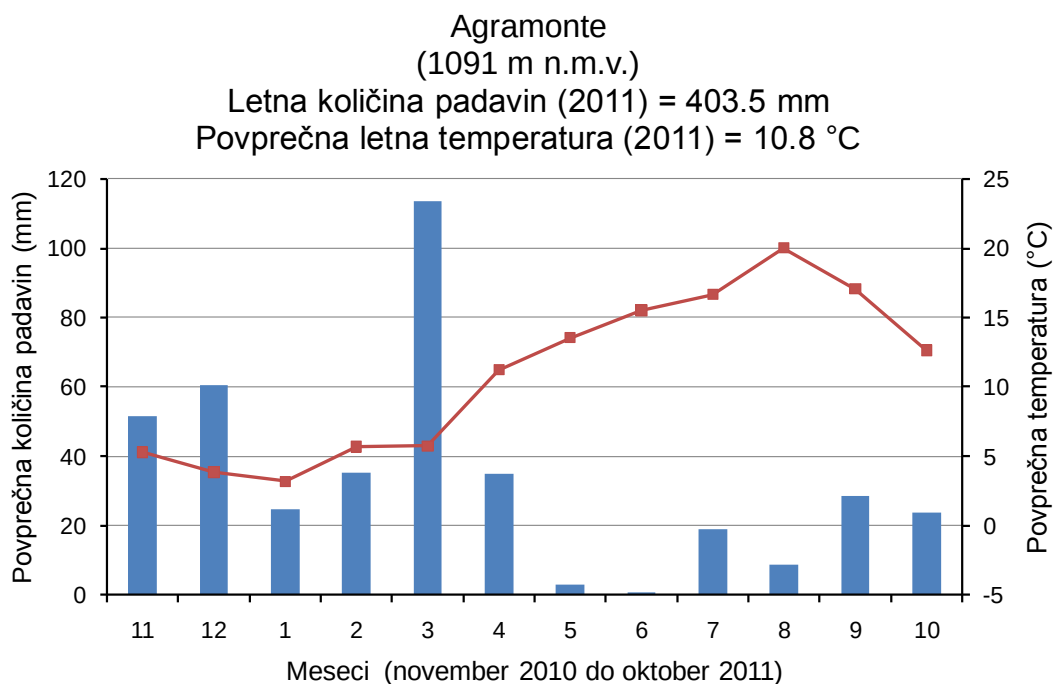
Primerjava (Slika 28) prikazuje dinamiko priraščanja ksilemske branike 2011 med rastno sezono. Prve celice novo nastale branike se pojavijo med 31. majem in 20. junijem (151 in 171 DVL) in nato širine naraščajo vse do zaključka rastne sezone, 12. avgusta (224 DVL). Povprečna končna širina novonastalih branik je bila 477,3 μm. Pri celotni braniki surovi podatki zaradi razpršenosti v grafu ne oblikujejo krivulje priraščanja, graf z normaliziranimi podatki se približa obliki krivulje naravnega priraščanja.



Slika 28: Naraščajoča širina izoblikovane branike v rastni sezoni 2011 na rastišču ML; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.

4.1.5 Vremenske razmere v rastni sezoni 2011 na rastišču ML

Klimogram (Slika 29) nižje ležeče vremenske postaje na gori Moncayo prikazuje, da je od novembra 2010 do aprila 2011 v zimskih in pomladnih mesecih povprečna mesečna količina padavin 53,4 mm; povprečna mesečna temperatura v tem obdobju pa je 5,8 °C. V mesecu maju (ko se začne celična produkcija) so bile zabeležene zelo nizke mesečne padavine, samo 3 mm, povprečna mesečna temperatura pa se je povzpela na 13,5 °C. V poletnih mesecih mesečne padavine niso presegle 20 mm. Povprečne mesečne temperature so se povzpele na 17,4 °C. Po koncu vegetacije (od septembra dalje) pa povprečne mesečne padavine narastejo na 24 mm, povprečne mesečne temperature pa v oktobru padejo na 12,5 °C.



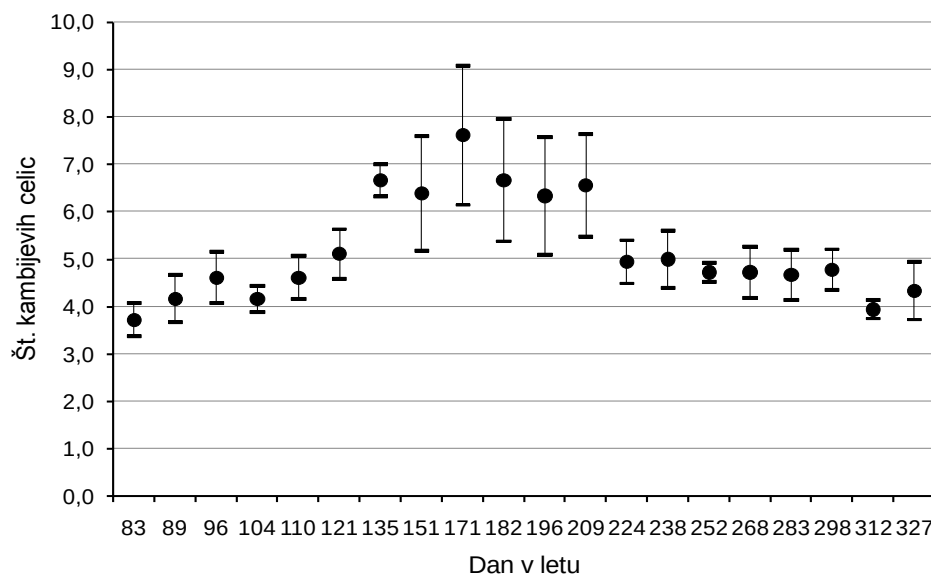
Slika 29: Klimogram vremenske postaje Agramonte 1091 m n.m.v., mesečne količine padavin in povprečne mesečne temperature v letu 2011.

4.2 ZGORNJE RASTIŠČE

Rezultati nastajanja lesa bukve na zgornjem rastišču gore Moncayo MH na 1560 m n. m. v. v rastni sezoni 2011.

4.2.1 Kambij (CC)

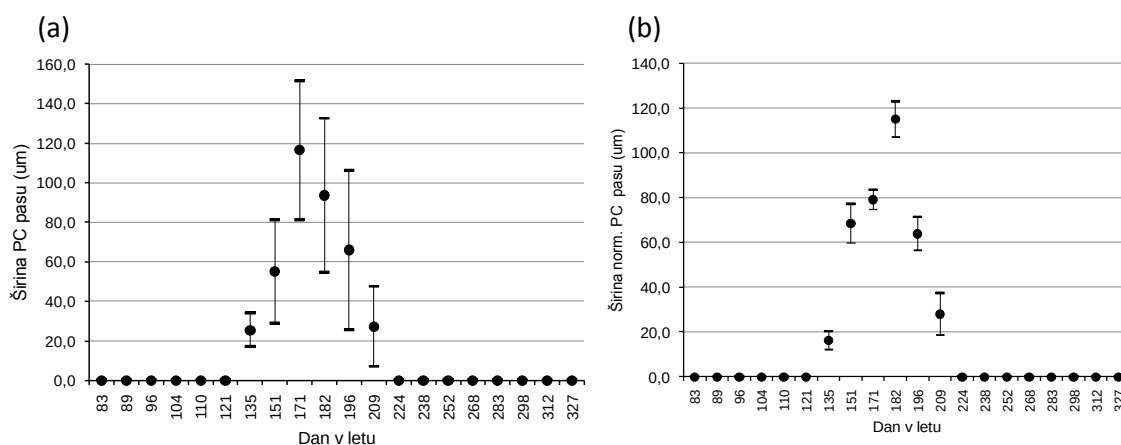
Variiranje števila celic v kambiju med 24. marcem in 23. novembrom 2011 prikazuje (Slika 30). Kambij je v dormantnem stanju vseboval 4 do 5 plasti celic v radialnem nizu. Povečano število celic v kambiju, ki predstavlja začetek kambijeve produktivnosti, smo opazili okoli 14. maja 2011 (135 DVL) na rastišču višje nadmorske višine MH v rastni sezoni 2011. Največje število plasti celic ($7,6 \pm 1,5$) v radialnem nizu je kambij vseboval 20. junija 2011 (171 DVL). Po tem se je pričelo postopno zmanjševanje števila celic v radialnem nizu do 12. avgusta 2011 (224 DVL), ko smo spet našli v povprečju 5 plasti celic v radialnem nizu. Kambijeva produktivnost se je zaključila okoli 12. avgusta 2011 pri vseh vzorčnih drevesih, kar pomeni, da je obdobje nastajanja lesa trajalo približno 12 tednov.



Slika 30: Število celic v kambijevi coni (srednja vrednost in 95 % interval zaupanja) med rastno sezono 2011 na rastišču ZG – M.

4.2.2 Postkambijalna rast (PC)

Prve ksilemske celice v fazi postkambijalne rasti (Slika 31) so se na rastišču višje nadmorske višine (MH) pojavile 14. maja 2011 (135 DVL). Pas PC celic je bil najširši 20. junija 2011 (171 DVL), kar nam pove, da je bila v tem obdobju kambijeva produktivnost največja. Postkambijalna rast se je po 12. avgustu 2011 (224 DVL) zaključila.

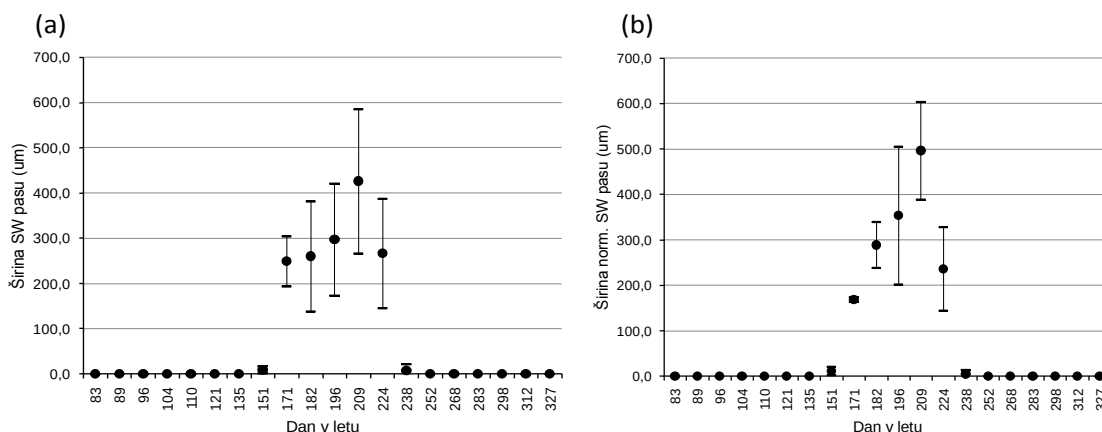


Slika 31: Širina pasu branike s celicami v fazi postkambijalne rasti med rastno sezono 2011 na rastišču MH; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.

V primerjavi grafov ima graf (a) s surovimi podatki prikazano večjo variabilnost med podatki, kot graf (b) z normaliziranimi podatki. Prekinitev skozi postkambijalno rast ni zaznati.

4.2.3 Odlaganje sekundarne celične stene (SW)

Odlaganje sekundarne stene in SW na rastišču MH se je začelo 20. junija 2011 (171 DVL) (Slika 32). Najširši pas celic v fazi SW smo zabeležili 28. julija 2011 (209 DVL). Po 26. avgustu 2011 (238 DVL) SW celic nismo opazili več, kar pomeni, da je bila branika popolnoma oblikovana.

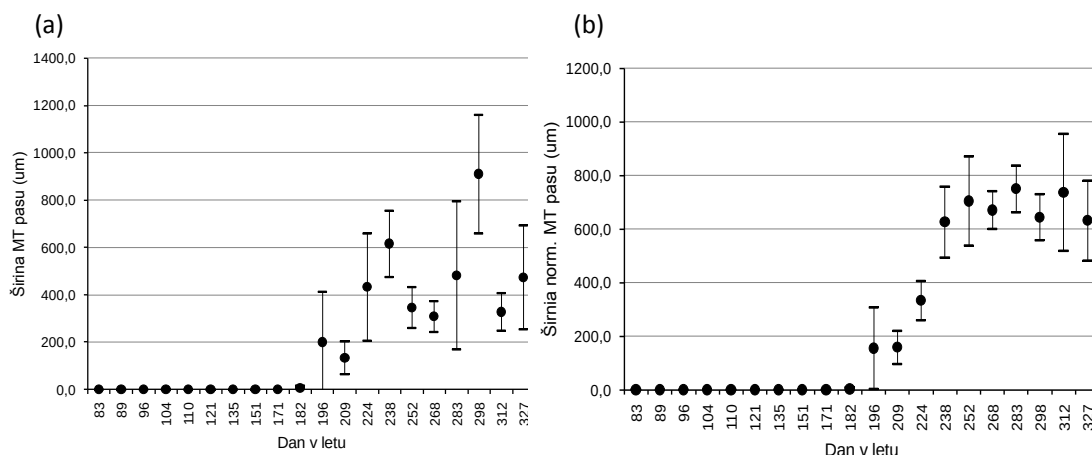


Slika 32: Širina pasu branike s celicami v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije med rastno sezono 2011 na rastišču MH; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.

Graf (a) s surovimi podatki prikazuje večjo razpršenost podatkov in ne tako značilno obliko zvona kot graf (b) z normaliziranimi podatki, kateri prikazuje manjšo razpršenost.

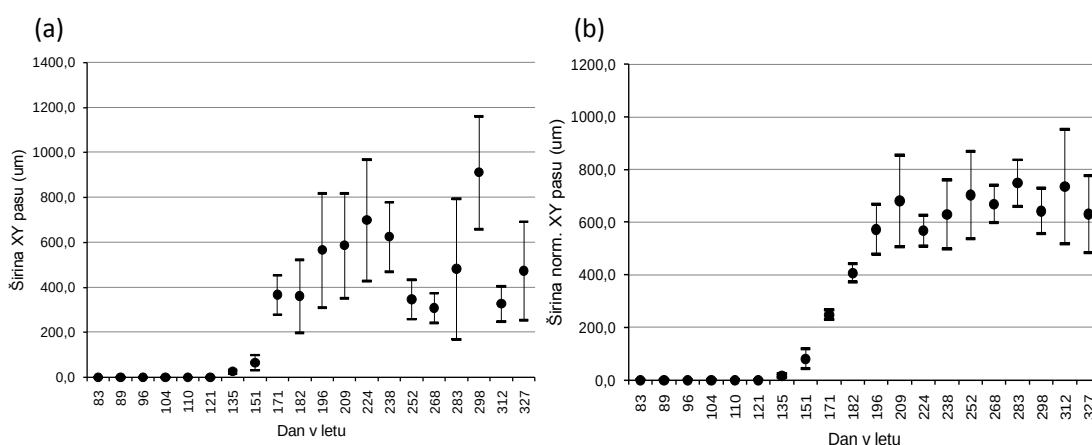
4.2.4 Zrele celice (MT) in celotna branika (XY)

Prve popolnoma izoblikovane celice MT smo na rastišču MH opazili 15. julija 2011 (196 DVL) (Slika 33). Po 26. avgustu 2011 (238 DVL) je bila večina branik popolnoma izoblikovanih. Rastna sezona na MH je trajala od 14.5.2011 (135 DVL) do 28.7.2011 (209 DVL).



Slika 33: Širina branike s popolnoma diferenciranimi celicami med rastno sezono 2011 na rastišču MH; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.

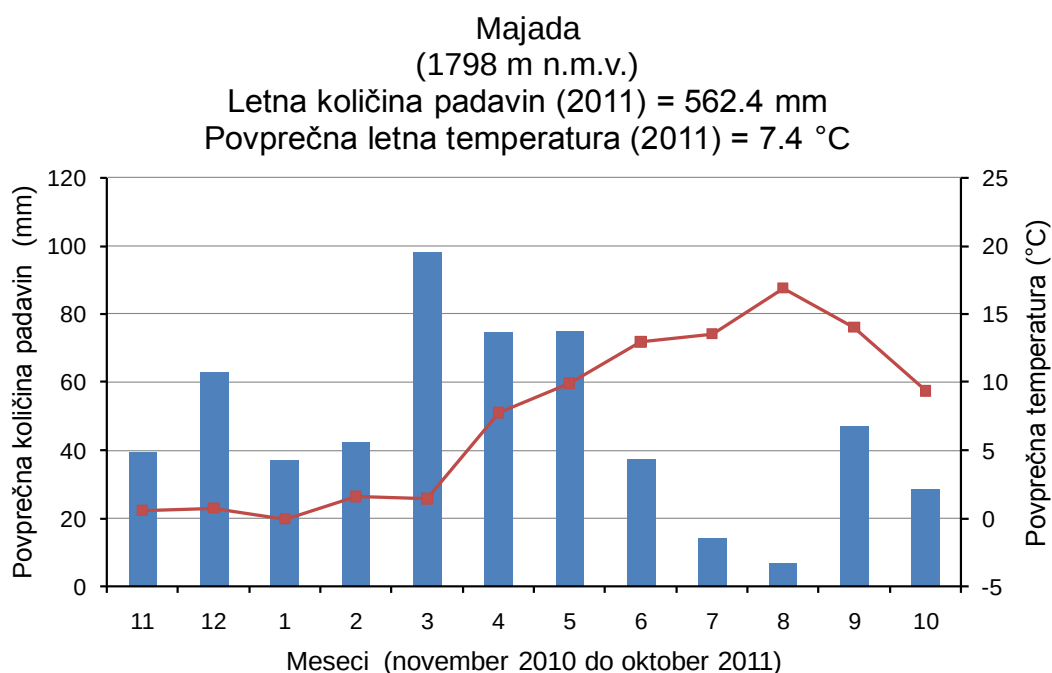
Izoblikovana branika v rastni sezoni 2011 na rastišču MH nam prikazuje trend priraščanja novonastale branike skozi rastno sezono. Prve širine celic novonastale branike se pojavijo 31. maja (151 DVL) in naraščajo vse do zaključka rastne sezone 26. avgusta 2011 (238 DVL). Povprečna končna širina novonastalih branik je bila 438,3 μm. Normalizirani podatki so prikazani v grafu (b), ki prikazuje izoblikovano krivuljo naravne rasti. Graf (a), ki je izdelan s surovimi podatki, pa prikazuje veliko variabilnost izmerjenih širin branik med posameznimi vzorčnimi drevesi skozi rastno sezono. Prav tako graf (b) z normaliziranimi podatki (Slika 34) prikazuje značilno s obliko razporeda in manjšo razpršenost podatkov, kot graf (a) s surovimi podatki.



Slika 34: Širina izoblikovane branike na koncu rastne sezone 2011 na rastišču MH; (a) surovi in (b) normalizirani podatki.

4.2.5 Vremenske razmere v rastni sezoni 2011 na rastišču MH

Klimogram (Slika 35) višje ležeče vremenske postaje Majada na gori Moncayo prikazuje, da je od novembra 2010 do maja 2011 v povprečju na mesec padlo 61,3 mm padavin. Povprečne mesečne temperature pa so v tem obdobju znašale 3,1 °C. Kambijeva produktivnost se je začela 14. maja, v tem obdobju so povprečne temperature znašale okoli 10 °C. Največja kambijeva produktivnost je bila izmerjena 20. junija (171 DVL). V juliju so bile povprečne mesečne padavine 37,3 mm, povprečna mesečna temperatura pa 12,9 °C. Celična produkcija se je končala v mesecu avgustu, ko so bile izmerjene najnižje povprečne mesečne padavine (6,6 mm) in najvišje povprečne mesečne temperature (16,9 °C). Zaključek nastajanja in diferenciacije celic je bil 26. avgusta.

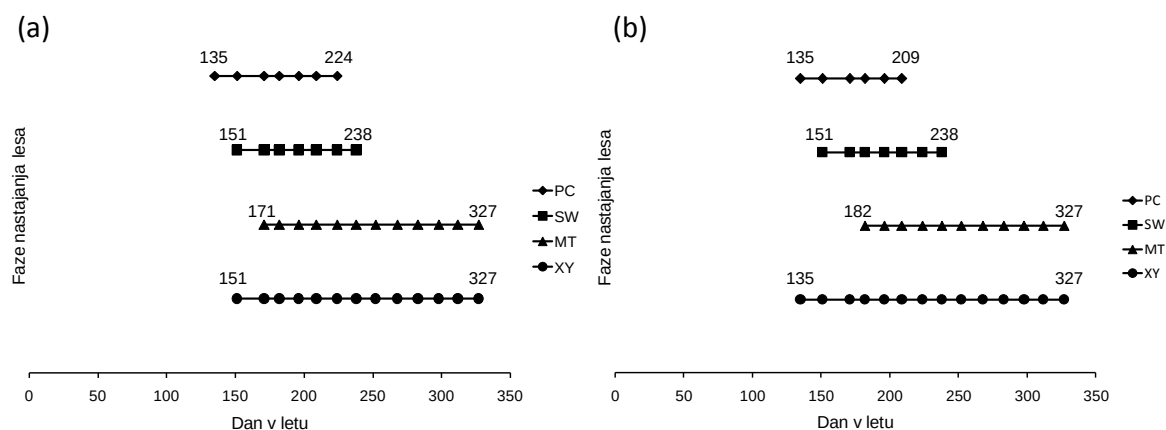


Slika 35: Klimogram vremenske postaje Majada 1798 m n.m.v., povprečne količine padavin in povprečne temperature v letu 2011.

5 RAZPRAVA

Rezultate spremljanja kambijeve produktivnosti in dinamike nastajanja ksilemske branike pri navadni bukvi z rastišč ML in MH smo primerjali med rastišči, glede na pričetek oz. zaključek posameznih faz površinske rasti (PC), razvoja sekundarne stene (SW) in zrelih celic (MT) v obdobju nastajanja lesa (Slika 36).

Na ML smo prve celice v fazi postkambialna rast (PC) opazili med 1. in 14. majem (121 in 135 DVL), konec PC pa 12. avgusta (224 DVL). Okoli poletnega solsticija, ko je bila maksimalna celična produkcija je bil pas celic v fazi PC v povprečju širok $50,4 \pm 16,5 \mu\text{m}$. Na MH smo prve celice v fazi postkambialne rasti (PC) opazili 14. maja (135 DVL), kambijeva produkcija pa se zaključi 28. julija (209 DVL), v času maksimalne celične produkcije je bila povprečna širina PC faze $116,4 \mu\text{m}$. Začetek odlaganja sekundarne celične stene (SW) je bilo na ML mogoče opaziti je 31. maja (151 DVL), konec pa v obdobju med 12. in 26. avgustom (224 in 238 DVL). Na MH smo začetek SW opazili 31. maja (151 DVL), konec pa 26. avgusta (238 DVL). Prve popolnoma izoblikovane celice na ML so bile opažene 20. junija (171 DVL), na MH pa 1. julija (182 DVL). Rastna sezona na ML je trajala od 14. maja (135 DVL) do 26. avgusta (DVL). Povprečna širina izoblikovane branike na ML je bila $477,3 \pm 344,5 \mu\text{m}$. Povprečna širina izoblikovane branike na MH je bila $438,3 \pm 198,1 \mu\text{m}$. Rastni sezoni na izbranih rastiščih (ML in MH) z različno nadmorsko višino sta se torej pričeli in končali v podobnem časovnem obdobju. V času ko je bil kambij najširši so bile nastajajoče branike na MH v povprečju 1-krat širše, kljub temu pa so bile na MH in ML rastišču povprečne širine popolnoma izoblikovanih branik primerljive.



Slika 36: Dinamika nastajanja lesa po fazah skozi rastno sezono 2011; (a) rastišče ML in (b) rastišče MH.

Nastajanje lesa in kambijevo produktivnost pri bukvi z obeh rastišč na gori Moncayo smo lahko okvirno primerjali tudi z dinamiko nastajanja lesa pri bukvi na dveh rastiščih v Sloveniji, na Panški reki in Menini planini (Prislan in sod., 2010, Prislan, 2012). Rastišča v Sloveniji in Španiji se razlikujejo po geografskih koordinatah, nadmorski višini, povprečnih temperaturah in po količini padavin (Preglednica 4). Med drugim je opazna velika razlika v količini letnih padavin, ki na Moncayu v opazovanem letu 2008 ni presegla 600 mm. Bukev sodi med občutljivejše drevesne vrste, saj v času nastajanja lesa previsoke temperature negativno vplivajo na rast. Zadostne količine padavin pa imajo pozitiven vpliv na nastajanje lesa. Pozitiven vpliv padavin v času nastajanja lesa se pojavlja tudi pri drugih drevesnih vrstah, pri hrastu (*Quercus petraea* Matt.) in rdečem boru (*Pinus sylvestris* L.) v Franciji (Michelot et al., 2012). To je v skladu z rezultati dendroklimatoloških analiz za bukev v Sloveniji na nadmorskih višinah pod 1000 m (Čufar in sod. 2008).

Na obeh rastiščih je bilo mogoče v dormantnem kambiju naštetih podobno število plasti celic; na MH 4-5 celic, in na ML 3-4 celice. Sredi rastne sezone je kambij vseboval do 8 celic na MH in 5-7 celic na ML, na Panški reki v povprečju 11, na Menini planini pa 8 celic (Preglednica 4).

Pričetek kambijeve produkcije smo na rastiščih ML in MH zabeležili med začetkom in sredino maja, kar je malo kasneje kot na rastišču Menina planina (okoli 5. maja) in kasneje kot na rastišču Panška reka (okoli 9. aprila). Kambijeva produkcija se je najprej zaključila na rastišču Menini planini (začetek avgusta) in na MH okoli sredine avgusta. Na obeh nižje

ležečih rastiščih ML in Panška reka beležimo zaključek kambijeve produkcije ob koncu avgusta (Preglednica 4).

Preglednica 4: Mejniki nastajanja lesa bukve na rastiščih Moncayo spodnje ML in zgornje rastišče MH v letu 2011 in okvirne vrednosti za bukev z rastišč Panška reka pri Ljubljani in Menina planina v Sloveniji v letih 2008-2010 (Prislan in sod., 2010, Prislan, 2012).

	ML	MH	Panška reka	Menina planina
Leto spremljanja nastajana lesa	2011	2011	2008-2010	2008-2010
Minimalno število celic v kambiju	3 – 4	4 – 5	4 – 5	4 – 5
Maksimalno število celic v kambiju	5 – 7	6 – 8	11	8
Povprečna širina branike v lesu (μm)	477,3	438,3	~2691	~1217
Floemska branika	težko prepoznavna	prepoznavna	prepoznavna	prepoznavna
Začetek kambijeve produkcije	1.5. - 14.5. 2011	14.5.2011	~ 9. april	~ 5. maj
Zaključek kambijeve produkcije	15.7. - 26.8.2011	28.7.2011	~ 19. avgust	~ 8. avgust
Zemljepisna širina in dolžina	41°48'S; 1°49'Z	41°47'S; 1°49'Z	46°00'S; 14°40'V	46°16'S; 14°48'V
Nadmorska višina	1171 m n.m.v.	1560 m n.m.v.	400 m n.m.v.	1200 m n.m.v.
Povprečna letna temperatura	10,8 °C (2011)	7,4 °C (2011)	11,6 °C (2008)	3,9 °C (2009)
Skupne letne padavine (mm)	404 (2011)	562 (2011)	1490 (2008)	1542 (2009)

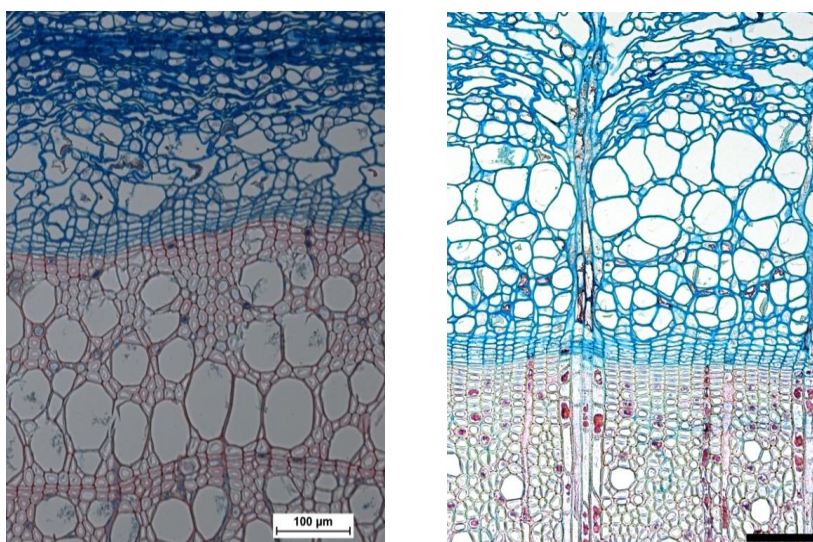
Povprečna širina ksilemske branike je na Moncayu znašala 477 in 438 μm (ML in MH za leto 2011) kar je manj kot na Menini planini (1217 μm) in Panški reki (2691 μm) (Prislan, 2012). Dolžina rastne sezone je približno enaka med rastiščema na Moncayu in na rastišču Menina planina, vendar sta braniki na Moncayu v povprečju 3-krat ožji kot branika na Menini planini. Razlika je v skupnih letnih padavinah, letne padavine na Moncayu so pod mejo 600 mm, letne padavine na Menini planini pa znašajo 1542 mm.

Za vse opazovane faze (PC, SW in MT) na Moncayu je značilna velika variabilnost, kar je najverjetneje posledica načina vzorčenja dreves (pri vsakem vzorčenju so bila namreč izbrana nova drevesa), zato smo morali dobljene podatke normalizirati. Z normalizacijo ali

standardizacijo podatkov smo dobili manjšo varjabilnost pri porazdelitvi razpršenih izmerjenih vrednosti.

Prikazana primerjava kaže, da nastajanje lesa pri bukvi na Moncayu, ki predstavlja izolirano populacijo te vrste na skrajnem jugozahodnem robu areala, v grobem poteka od maja do avgusta, brez vmesnih prekinitev, ki so značilne za drevesa iz sredozemskih ekosistemov.

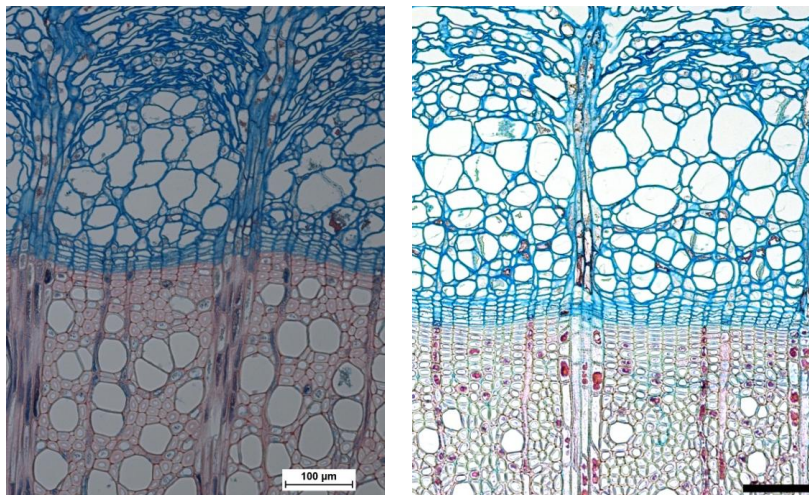
Pri raziskavah bukve v Sloveniji, so lahko sledili tudi nastajanju floemske branike in opisali njeno zgradbo (Prislan, 2012). Zgradbo floemske branike bukve z rastišča Panška reka smo v naši raziskavi uporabili za referenco (Slika 37 desno). Na tej sliki lahko jasno določimo floemsko braniko (in letnico) ter rani in kasni floem. Na celičnem nivoju so vidne sitaste cevi ranega in kasnega floema s celicami spremljevalkami, aksialni parenhim in floemski trakovi. Na isti sliki (levo) je prikazana tudi floemska branika z ML, kjer so sitasti elementi deloma kolabirani. V braniki prevladuje rani floem, kasni floem je zelo ozek. Na sliki je viden tudi aksialni parenhim, letnica pa ni razločna. Do kolapsa sitastih cevi je verjetno prišlo med pripravo tkiv.



Slika 37: Floemska branika z rastišča ML v Španiji (levo) in floemska branika z rastišča Panška reka v Sloveniji (desno).

Izbrana tipična floemska branika z rastišča MH (Slika 38 levo) je bila bolj razločna kot branika z rastišča ML. Floemska branika z MH ima primerljivo širok pas sitastih cevi kot

branika s Panške reke. Razločen je tako rani kot kasni floem ter aksialni parenhim in floemski trakovi.



Slika 38: Floemska branika z rastišča MH v Španiji (levo) in floemska branika z rastišča Panška reka v Sloveniji (desno).

Nastajanje lesa pri *Juniperus thurifera* v centralni Španiji poteka skozi vse leto, vendar v spomladanskih in prvih poletnih mesecih je rast intenzivnejša. V poletnem času se kambijeva aktivnost upočasni, zaradi suhega podnebja z visokimi temperaturami. Pozitiven vpliv na rast ima blaga zimska klima, katera vpliva, da je rast zgodaj spomladi intenzivnejša, nekje od aprila – julija (Gimeno et al. 2012).

Floemske branike so razpoznavne na rastiščih MH, Panška reka in na Menini planini. Na ML je floemska branika težje razpoznavna. Na nerazpoznavnost predvsem vplivajo kolabirani deli, sitaste cevi, ki so posledica priprave tkiv, branika ni razpoznavna ter v braniki prevladuje rani floem.

6 SKLEPI

Na spodnjem rastišču Moncayo (ML) je kambij v dormantnem stanju vseboval 3 - 4 plasti celic v aktivnem pa 5-7 celic v radialnem nizu. Prve ksilemske celice v fazi postkambijalna rast (PC) smo zabeležili med 1. in 14. majem, odlaganje sekundarne stene (SW) se je začelo med 14. in 31. majem, prve zrele oz. popolnoma diferencirane MT celice pa smo opazili okoli 20. junija 2011 (171 DVL). Pri večini dreves se je produkcija celic končala med 28. julijem in 26. avgustom 2011. Po 26. avgustu je bil razvoj večine celic zaključen. Povprečna končna širina novonastale branike 2011 je bila 477,3 μm .

Na ML floemske branike niso bile jasno vidne, saj so bile sitaste cevi deloma kolabirane. V braniki je prevladoval rani floem, kasni floem je bil zelo ozek 2 do 3 celice.

Na zgornjem rastišču Moncayo MH je kambij v dormantnem stanju vseboval 4 - 5 plasti celic v aktivnem pa 6-8 plasti celic v radialnem nizu. Prve ksilemske celice v fazi postkambijalne rasti PC so se pojavile 14. maja 2011, odlaganje sekundarne stene in SW na rastišču MH se je začelo 20. junija, prve popolnoma izoblikovane celice MT pa smo opazili 15. julija 2011. Kambijeva produkcija se je zaključila do 28. julija, zadnje SW celice smo zabeležili 26. avgusta, po tem datumu pa so bile vse celice že popolnoma diferencirane. Povprečna končna širina novonastale branike 2011 je bila 438,3 μm .

Floemske branike na MH so imele jasno letnico, zato bi bilo spremljanje njihovega nastajanja možno. Razločen je bil tako rani kot kasni floem ter aksialni parenhim in floemski trakovi.

Rastna sezona se je na spodnjem rastišču ML začela približno dva tedna prej in končala približno en mesec kasneje kot na zgornjem MH. Na MH je bila tudi povprečna širina branik ožja (438,3 μm) kot na ML (477,3 μm).

Primerjava rezultatov z rezultati nastajanja lesa pri bukvi s Panške reke pri Ljubljani in z Menine planine v Sloveniji kažejo razlike v časovnih mejnikih. Bukev na Moncayu ima

približno 5,7-krat manjši prirastek, kot bukev na Panški reki pri Ljubljani in približno 3-krat manjši kot na Menini planini. Rastišči na gori Moncayo imata količino skupnih letnih padavin pod 600 mm, kar predstavlja spodnjo mejo za uspevanje bukve.

Nastajanje lesa pri bukvi na Moncayu je omejeno na čas od maja do avgusta. Hipoteza o nastajanju lesa preko celotnega leta ni bila potrjena.

V primerjavi bukovih rastišč na Panški reki in na Menini planini velja, da zaradi različnih klimatskih razmer obstajajo razlike v dinamiki nastajanja lesa na rastiščih z različnih nadmorskih višin. Za rastišči na gori Moncayo to ne moremo potrditi, pri tem moramo upoštevati, da so se vsakokrat vzorčila različna drevesa in da je bil interval vzorčenja eno in dvotedenski. Zaradi takega vzorčenja je bila variabilnost izmerjenih podatkov velika. Z analizo in primerjavo teh podatkov smo pridobili rezultate v katerih ni opaziti izrazitih razlik v dinamiki nastajanja lesa, razen skoraj mesec kasnejšega zaključka kambijeve produkcije na ML. Kar pa ne vpliva na povprečni letni prirastek, za katerega je značilna tudi velika variabilnost. Klimatske razmere so na obeh rastiščih približno enake.

7 POVZETEK

V raziskavi smo preučevali nastajanje lesa pri navadni bukvi na dveh rastiščih na različni nadmorski višini na gori Moncayo v Španiji, spodnje ML je imelo koordinate (41,81 S; 1,82 Z in 1171 m n.m.v.) in zgornje MH (41,80 S; 1,82 Z in 1560 m n.m.v.). Raziskava je potekala v sodelovanju s kolegi z Univerze v Zaragozi, kateri so opravili vzorčenje na terenu. Na Oddelku za lesarstvo Biotehniške fakultete smo opravili mikroskopsko analizo vzorcev.

Za mikroskopsko analizo smo pripraviti trajne mikroskopske preparate prečnih prerezov. Priprava je potekala z dehidracijo vzorcev, vklapljanjem v parafin, rezanjem z rotacijskim mikrotomom, barvanjem in izdelavo trajnega preparata vklopljenega v Euparal. Nato smo s pomočjo sistema za analizo slike opravili štetje celic in meritve kambija in nastajajočih tkiv ksilemske branike. Merili smo število celic in širino kambijeve cone (CC), v nastajajoči braniki pa širino tkiv s celicami v fazi postkambijalne rasti (PC), odlaganja sekundarne celične stene (SW), zrele celice (MT) in celotno braniko (XY). Izmerili smo tudi po 3 predhodne branike lesa za standardizacijo oz. normalizacijo meritev v tekoči braniki. Po meritvah smo opravili statistično obdelavo podatkov. Izračunali smo povprečja, standardne odklone in interval zaupanja.

Na spodnjem rastišču Moncayo (SM-M) je kambij v dormantnem stanju vseboval 3 - 4 plasti celic v aktivnem pa 5-7 celic v radialnem nizu. Prve ksilemske celice v fazi postkambijalne rasti (PC) smo zabeležili med 1. in 14. majem, odlaganje sekundarne stene (SW) se je začelo med 14. in 31. majem, prve zrele oz. popolnoma diferencirane MT celice pa smo opazili okoli 20. junija 2011 (171 DVL). Pri večini dreves se je produkcija celic končala med 28. julijem in 26. avgustom 2011. Po 26. avgustu je bil razvoj večine celic zaključen. Povprečna končna širina novonastale branike 2011 je bila 477,3 μm .

Floemske branike na ML niso imele jasno vidne letnice, sitasti elementi pa so bili deloma kolabirani. V braniki je prevladoval rani floem, kasni floem je bil zelo ozek.

Na zgornjem rastišču Moncayo MH je kambij v dormantnem stanju vseboval 4 - 5 plasti celic v aktivnem pa 6-8 celic v radialnem nizu. Prve ksilemske celice v fazi postkambijalne rasti PC so se pojavile 14. maja 2011, odlaganje sekundarne stene in SW na rastišču MH se je začelo 20. junija, prve popolnoma izoblikovane celice MT pa smo opazili 15. julija 2011. Kambijeva produkcija se je zaključila do 28. julija, zadnje SW celice smo zabeležili 26. avgusta, po tem datumu pa so bile vse celice že popolnoma diferencirane. Povprečna končna širina novonastale branike 2011 je bila 438,3 μm .

Floemske branike na MH so imele jasno letnico, zato bi bilo spremljanje njihovega nastajanja možno. Razločen je bil tako rani kot kasni floem ter aksialni parenhim in floemski trakovi.

Rastna sezona se je na spodnjem rastišču ML začela nekoliko prej in končala kasneje kot na zgornjem MH, kjer je bila tudi povprečna širina branik nekoliko ožja.

Primerjava rezultatov z rezultati nastajanja lesa pri bukvi s Panške reke pri Ljubljani in z Menine planine v Sloveniji kažejo razlike v časovnih mejnikih. Bukev na Moncayu ima bistveno manjši prirastek, kot bukev na Panški reki pri Ljubljani in na Menini planini. Rastišči na gori Moncayo imata količino skupnih letnih padavin pod 600 mm, kar predstavlja spodnjo mejo za uspevanje bukve (Brus, 2011).

Nastajanje lesa pri bukvi na Moncayu je omejeno na čas od maja do avgusta. Hipoteza o nastajanja lesa preko celotnega leta ni bila potrjena.

8 VIRI

- Brus R. 2005. Dendrologija za gozdarje. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 408 str.
- Čufar K. 2006. Anatomija lesa. Univerzitetni učbenik. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 185 str.
- Čufar K., De Luis M., Berdajs E., Prislan P. 2008. Main patterns of variability in beech tree-ring chronologies from different sites in Slovenia and their relation to climate. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 87: 123-134
- Gimeno T. E., Camarero J. J., Granda E., Pías B., Valladares F. 2012. Enhanced growth of *Juniperus thurifera* under a warmer climate is explained by a positive carbon gain under cold and drought. Tree Physiology, 32, 3: 326-336
- Gričar J. 2006. Vpliv temperature in padavin na ksilogenezo pri jelki (*Abies alba*) in smerki (*Picea abies*). Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 180 str.
- Gričar J. 2007. Ksilo – in floemogeneza pri beli jelki (*Abies alba* Mill.) in navadni smreki (*Picea abies* (L.) Karst.). Strokovna in znanstvena dela. Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije: 1-112
- Gričar J. 2009. Prevodni kambij. Les, 61, 11-12: 444-450
- Michelot A., Bréda N., Damesin C., Dufrêne E. 2012. Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. Forest Ecology and Management, 265: 161-171

- Mohorič P. 2012. Dendrokronološke raziskave navadne bukve na območju Moncayo, Španija. Diplomsko delo (univerzitetni študij). Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Odd. za lesarstvo: 68 str.
- Prislan P. 2007. Nastajanje lesa pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) v rastni sezoni 2006. Diplomsko delo (univerzitetni študij). Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 68 str.
- Prislan P., Zupančič M., Krže L., Gričar J., Čufar K. 2010. Nastajanje lesa pri bukvi z dveh rastišč na različnih nadmorskih višinah. Les, 62, 5: 164-170
- Prislan P. 2012. Večletno in sezonsko nastajanje ksilema in floema pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) z dveh rastišč v Sloveniji. Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 143 str.
- Trephor Vitazani (2013) http://www.vitzani.com/it_trephor.html (4.1.2013)
- Wikipedia (2012) http://en.wikipedia.org/wiki/Forests_of_the_Iberian_Peninsula (19.9.2012)

ZAHVALA

Iskreno se zahvaljujem mentorici prof. dr. Katarini Čufar in somentorju dr. Petru Prislanu za sprejem mentorstva in somentorstva ter vodenje in pomoč pri izdelavi magistrskega dela.

Zahvaljujem se doc. dr. Jožici Gričar za recenzijo magistrskega dela.

Zahvaljujem se Marku Željku za vodenje in pomoč pri izdelavi trajnih preparatov za raziskave in vsem sodelavcem na Katedri za tehnologijo lesa za nasvete in podporo pri izdelavi magistrskega dela.

Za podporo in potrpežljivost v času študija in izdelave magistrskega dela se zahvaljujem družini.

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA LESARSTVO

Aljaž MAJER

**NASTAJANJE LESA PRI NAVADNI BUKVI
(*Fagus sylvatica*) Z OBMOČJA MONCAYO V ŠPANIJ**

MAGISTRSKO DELO

Magistrski študij – 2. stopnja

Ljubljana, 2013