

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA LESARSTVO

Marko ŽELJKO

**NASTAJANJE LESA PRI ALEPSKEM BORU Z DVEH RASTIŠČ V
ŠPANJI V RASTNI SEZONI 2005**

DIPLOMSKO DELO
Visokošolski strokovni študij

**WOOD FORMATION IN ALEPPO PINE FROM TWO SITES IN
SPAIN DURING THE GROWING SEASON 2005**

GRADUATION THESIS
Higher professional studies

Ljubljana, 2011

Diplomsko delo je zaključek Visokošolskega strokovnega študija lesarstva. Opravljeno je bilo na Katedri za tehnologijo lesa, Oddelka za lesarstvo, Biotehniške fakultete, Univerze v Ljubljani. Tam so bile opravljene tudi laboratorijske analize vzorcev, ki so bili odvzeti v Španiji v rastni sezoni 2005 v sklopu raziskovalnega projekta, ki ga financira španska vlada.

Senat Oddelka za lesarstvo je za mentorico diplomskega dela imenoval prof. dr. Katarino Čufar, za somentorico doc. dr. Jožico Gričar in za recenzenta prof. dr. Miho Humarja.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik:

Član:

Član:

Datum zagovora:

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela.

Marko Željko

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Vs
DK	UDK 630*56
KG	alepski bor/ <i>Pinus halepensis</i> Mill./nastajanje lesa/ kambij/sezonska dinamika/anatomija lesa/Španija
AV	ŽELJKO, Marko
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	2011
IN	NASTAJANJE LESA PRI ALEPSKEM BORU Z DVEH RASTIŠČ V ŠPANIJ V RASTNI SEZONI 2005
TD	Diplomsko delo (Visokošolski strokovni študij)
OP	X, str. 61, pregl. 9, sl. 43, vir. 21
IJ	sl
JI	sl/en
AI	Raziskali smo kambijevo aktivnost in dinamiko nastajanja lesa mladih dreves alepskega bora (<i>Pinus halepensis</i> Mill.) z rastišč Jarafuel in Maigmo v Španiji v letu 2005. Primerjali smo širino lesnega prirastka mladih dreves iz naše študije in odraslih dreves z istih rastišč, raziskanih v vzporednih študijah. Vzorci so bili odvzeti med 22. februarjem 2005 in 8. februarjem 2006 na rastišču Jarafuel in med 18. februarjem ter 27. decembrom 2005 na rastišču Maigmo. Z rotacijskim mikrotomom smo izdelali 132 trajnih anatomskih preparatov prečnih prerezov kambijeve cone in nastajajoče lesne branike za histometrične analize, ki smo jih opravili s svetlobnim mikroskopom in sistemom za analizo slike. Določili smo število celic v kambijevi coni (CC), lesne celice (traheide) v fazi postkambialne rasti (PC) in nastajanja sekundarne celične stene (SW) ter zrele traheide (MT). Na Jarafuelu so se celične delitve začele 25. marca 2005, ko smo zabeležili prve PC celice. Prve SW in MT celice so se pojavile v obdobju od 25. marca do 11. junija 2005. Na rastišču Maigmo so se delitve v kambijevi coni začele 4. aprila 2005. Prve SW in MT celice so nastale v obdobju od 4. aprila 2005 do 14. junija 2005. Primerjave so pokazale, da je bila na obeh rastiščih celična produkcija v rastni sezoni 2005 večja pri mladih kot pri odraslih drevesih. Mlada drevesa na rastišču Jarafuel so v radialnem nizu v braniki v povprečju vsebovala 34 traheid, odrasla pa v povprečju le 12. Na rastišču Maigmo je bila kambijeva produkcija lesa tako pri mladih kot pri odraslih drevesih zelo majhna. Branika 2005 je namreč pri mladih drevesih štela v povprečju le 6 traheid, medtem ko je pri odraslih večinoma izostala.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Vs
DC UDC 630*56
CX Aleppo pine/*Pinus halepensis* Mill./wood formation/seasonal dynamics/wood anatomy/Spain
AU ŽELJKO, Marko
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 2011
TI WOOD FORMATION IN ALEPPO PINE FROM TWO SITES IN SPAIN DURING THE GROWING SEASON 2005
DT Graduation Thesis (Higher professional studies)
NO X, p. 61, tab. 9, fig. 43, ref. 21
LA sl
AL sl/en
AB We investigated the cambium activity and the dynamics of wood formation in young Aleppo pine trees (*Pinus halepensis* Mill.) from the Jarafuel and Maigmo sites in Spain. We measured wood increment in young trees in 2005, and compared the results to those for mature trees from the same sites, gathered from parallel studies. The samples were taken between February 22, 2005 and February 8, 2006 in Jarafuel, and between February 18 and December 27, 2005 in Maigmo. We used a rotary microtome to produce 132 permanent slides to observe the cross-sections of the cambial zone, and the developing xylem growth ring. We made hystometrical analyses, carried out with a light microscope, and the image analysis system. We then determined the number of cells in the cambium (CC), and wood cells (tracheids) in the process of postcambial growth (PC), and the formation of secondary wall (SW) as well as the mature tracheids (MT). In Jarafuel, the cell division began on March 25, 2005, when we observed the first PC cells. The first SW and MT cells were formed from March 25 to June 11, 2005. In Maigmo, the cell division in the cambial zone started on April 4, 2005. The first SW and MT cells occurred between April 4 and June 14, 2005. We found out that in both sites in 2005, cell production was stronger in young trees than in mature ones. In Jarafuel, young trees produced on average 34 tracheids per radial row, while mature trees produced only 12. In Maigmo, the cambium cell production was poor for both young and mature trees. The growth ring in young trees in 2005 had only 6 cells, while the annual ring 2005 was not formed in mature trees.

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	SPLOŠNE ZNAČILNOSTI RODU BORA	2
2.2	ALEPSKI BOR (PINUS HALEPENSIS MILL.)	4
2.2.1	Značilnosti alepskega bora	4
2.2.2	Alepsi bor v svetu	5
2.2.3	Alepsi bor v Španiji	6
2.2.4	Alepsi bor v Sloveniji	7
2.2.5	Uporabnost alepskega bora	8
2.3	ANATOMIJA LESA BOROV	9
2.3.1	Delovanje kambija	9
2.3.2	Nastajanje novih celic lesa	11
2.3.3	Fiziologija nastanka branike	13
2.3.4	Fiziologija nastajanja ranega in kasnega lesa pri iglavcih	13
2.3.5	Makroskopski opis borov	15
2.3.6	Mikroskopski opis borov	15
2.3.7	Anomalije oz. nepravilnosti v lesu bora	16
2.3.8	Izpad branike	17
2.3.9	Smolni kanali	17
3	MATERIAL IN METODE	18
3.1	IZBOR RASTIŠČA	18
3.2	OPIS VZORCEV	21
3.3	PRIPRAVA MIKROSKOPSKIH PREPARATOV	24
3.3.1	Obrezovanje vzorcev	24
3.3.2	Priprava anatomskih preparatov z rotacijskim mikrotomom za svetlobno mikroskopijo	24
3.3.3	Analiza slike	30
4	REZULTATI IN RAZPRAVA.....	33
4.1	KAMBIJEVA AKTIVNOST PRI ALEPSKEM BORU	33
4.1.1	Rastišče Jarafue	33
4.1.2	Rastišče Maigmo	36
4.2	NASTAJANJE KSILEMSKE BRANIKE V RASTNI SEZONI 2005	39
4.2.1	Rastišče Jarafuel	39
4.2.2	Rastišče Maigmo	43
4.3	PRIMERJAVA MLADIH (JU) IN STAREJŠIH (DU) DREVES V RASTNI SEZONI 2005 NA RASTIŠČIH JARAFUEL IN MAIGMO	50

4.3.1	Jarafuel	50
4.3.2	Maigmo	51
5	SKLEPI.....	53
6	POVZETEK	55
7	VIRI	58
8	VIRI INTERNETNIH POVEZAV	60

ZAHVALA

KAZALO PREGLEDNIC

str.

Preglednica 1: Prikaz števila odvzemov, datumov odvzemov in oznake odvzetih vzorcev šestih dreves z rastišča Jarafuel.....	21
Preglednica 2: Rastišče Jarafuel: odvzemi vzorcev pri šestih drevesih (JAR3271JU, JAR3272JU, JAR3273JU, JAR3274JU, JAR3275JU, JAR3276JU), zaporedne številke, datumi in dnevi v letu vseh odvzemov.	22
Preglednica 3: Prikaz števila odvzemov, datumov odvzemov in oznak odvzetih vzorcev šestih dreves z rastišča Maigmo.....	23
Preglednica 4: Rastišče Maigmo: odvzemi vzorcev pri šestih drevesih (MAI3271JU, MAI3272JU, MAI3273JU, MAI3274JU, MAI3275JU, MAI3276JU), zaporedne številke, datumi in dnevi v letu vseh odvzemov.	23
Preglednica 5: Prikaz zaporedja korakov dehidracije mikro vzorčkov z etanolom in bio-clearom ter prepajanje s parafinom (Rossi in sod., 2006).....	25
Preglednica 6: Odstranjevanje parafina dehidracija rezin z 99% etanolom in barvanje pred vklopom.	29
Preglednica 7: Maigmo: število celic v kambijevi coni od 18.2.2005 do 27.12.2005 pri raziskanih vzorcih. Opomba »Ni preparata«, pomeni, da preparata nismo naredili.	36
Preglednica 8: Tabela prikazuje število PC, SW in MT skozi celotno rastno obdobje od 22.2.2005 do 8.2.2006, za vseh šest dreves z Maigmoja.	44
Preglednica 9: Nastajanje lesa pri mladih (JU) drevesih v primerjavi z odraslimi (DU) drevesi na Jarafuelu in Maigmoju (podatki za primerjavo, Novak, osebna komunikacija). CC-kambijeve celice, PC-postkambijalne celice, SW-celice v fazi odlaganja sekundarne celične stene, MT-odrasle celice.....	50

KAZALO SLIK

str.

Slika 1: Zgoraj so prikazane različne oblike krošnej pri drevesih iz rodu bora (<i>Pinus</i>), spodaj njihova rastišča, A – cemprin (<i>Pinus cembra</i>), B – črni bor (<i>Pinus nigra</i>), C – rušje (<i>Pinus mugo</i>), D – rdeči bor (<i>Pinus sylvestris</i>).	2
Slika 2: Alepski bor (<i>Pinus halepensis</i> Mill.).	4
Slika 3: Alepski bor (<i>Pinus halepensis</i> Mill): A – moški cvetovi, B – ženski cvetovi, C – storži.	5
Slika 4: Areal alepskega bora (<i>Pinus halepensis</i> Mill.).	6
Slika 5: Areal alepskega bora na Iberskem polotoku.	7
Slika 6: S pikami označena rastišča alepskega bora v Sloveniji.	8
Slika 7: Z aditivnimi delitvami kambijevih celic (C) nastanejo nove celice lesa (X) v centipetalni ter celice floema (P) v centrifugalni smeri. Z multiplikativnimi delitvami (C-C) pa se poveča obseg kambija	9
Slika 8: A – aditivne delitve kambijevih celic (C) in nastanek novic lesa (X) in slorje (P), B – multiplikativne delitve kambijevih celic	10
Slika 9: Shematski prikaz zgradbe celične stene iglavcev	12
Slika 10: Shematski prikaz porazdelitve avksina, karbohidratov in aktivnosti saharoznih presnovnih encimov v kambiju, diferencirajočih se in zrelih derivatih ranega in kasnega lesa	14
Slika 11: Alepski bor (<i>Pinus halepensis</i> Mill): A – makroskopski nivo, B – mikroskopski nivo	15
Slika 12: Alepski bor (<i>Pinus halepensis</i> Mill.): A – prečni prerez, B – radialni prerez in C – tangencialni prerez	16
Slika 13: Satelitska slika Iberskega polotoka ter lokacije rastišč Jarafuel in Maigmo	18
Slika 14: Satelitska slika sestoja alepskega bora v bližini Jarafuel	19
Slika 15: Klimogram; A – dolgoletno povprečje (1937-2004) količine padavin in povprečje temperatur, B – povprečje količine padavin in povprečje temperatur v letu 2005 za Jarafuel.	19
Slika 16: Satelitska slika sestoja alepskega bora na Maigmoju	20
Slika 17: Klimogram; A – dolgoletno povprečje (1937-2004) količine padavin in povprečje temperatur, B – povprečje količine padavin in povprečje temperatur v letu 2005 za Maigmo.	20
Slika 18: Odvzet vzorec shranjen v zaprti posodi v 70% etanolu	24
Slika 19: A - Preparator za prepajanje tkiv Leica TP 1020, v katerem izvajamo postopek dehidracije z etanolom in bio-clearom ter prepajanje s parafinom; B – Košara preparatorja Leica TP 1020, v kateri so zložene označene kasete z mikro vzorčki	26
Slika 20: Grelna plošča parafinskega dispenzorja Leica EG 1120 in ogrevana pinceta Leica EG F za obračanje vzorčkov	27
Slika 21: Na levi strani je neobrezan parafinski blok z vzorcem, na desni pa obrezan	27
Slika 22: A - Polavtomatski rotacijski mikrotom Leica RM 2245; B – sestavni deli rezalnega mehanizma mikrotoma sta nizko profilni jekleni nož Feather N34H (N) in vpenjalna čeljust za parafinske blokce (Č) z vzorcem v parafinu (V), prikazan pa je tudi »trak« odrezanih rezin (R)	28
Slika 23: A – posoda s hladno vodo, B - vodna kopel Leica HI 1210 s temperaturo 36 °C.	29

Slika 24: Mikroskop Nikon Eclipse E800 z digitalno kamero Nikon-DS Fi1 (K) s katero s pomočjo računalnika, merimo dimenzije ali štejemo število celic	31
Slika 25: Preparat JAR3275JU, odvzem 11.6.2005, rastiščem Jarafuel pripravljen za analizo. A – preparat obarvan z rdečim safraninom in modrim astra modrim, tehnika svetlo polje; B – isti preparat v polarizirani svetlobi; CC – kambijeve celice, PC – postkambijeve celice, SW – celice v fazi lignifikacije celične stene, MT EW – odrasle celice ranega lesa	32
Slika 26: Rastišče Jarafuel: število CC celic pri šestih drevesih (JAR3271JU, JAR3272JU, JAR3273JU, JAR3274JU, JAR3275JU, JAR3276JU) (A-F) in povprečje za vseh šest dreves (G) v obdobju od 22.2.2005 do 8.2.2006.	34
Slika 27: Rastišče Jarafuel, drevo JAR3271JU: Število CC celic na dan 22.2., 16.4. in 20.9.2005. A – kambijeva cona (CC) v mirujočem stanju, sestavljena je iz 4 do 5 celic v radialnem nizu. B – aktivna kambijeva cona, vsebuje 6 do 8 celic, vidna je ksilemska branika, nastala v letu 2005 (prirastek PR – ksilemske celice, nastale v tem letu). C – kambijeva cona ni več aktivna. Merilna daljica 100 µm	35
Slika 28: Maigmo 2005: število celic v kambijevi coni, povprečje za drevesa 1, 2 in 5 (MAI6181JU, MAI6182JU in MAI6185JU).	36
Slika 29: Maigmo 2005: prikaz kambijeve neaktivnosti v obdobju od 4.4.2005 do 22.9.2005 pri drevesu 6 (MAI6186JU)	37
Slika 30: Rastišče Maigmo, drevo MAI6185JU: širina kambijeve cone na dan 5.3., 4.4. in 14.6.2005. A -kambijeva cona (CC) v mirujočem stanju, sestavljena je iz 6 do 8 celic v radialnem nizu. B – aktivna kambijeva cona, vsebuje 7 do 9 celic, vidna je ksilemska branika, nastala v letu 2005 (prirastek PR – ksilemske celice, nastale v tem letu). C – kambijeva cona ni več aktivna. Merilna daljica 100 µm	38
Slika 31: Rastišče Jarafuel: maksimalno število postkambijalnih celic (PC) 16.4.2005 (106. dan) pri treh drevesih (JAR3271JU, JAR3273JU in JAR3276JU)	39
Slika 32: Rastišče Jarafuel: število postkambijalnih celic (PC), celic v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in zrelih celic (MT) pri izbranih šestih drevesih (A-F) in povprečje za vsa drevesa (G) za obdobje od 22.2.2005 do 8.2.2006.	40
Slika 33: Rastišče Jarafuel: prve celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in prve odrasle celice (MT) na dan 11.6.2005 (162. dan), pri treh drevesih (JAR3271JU, JAR3273JU in JAR3275JU)	41
Slika 34: Rastišče Jarafuel, drevo JAR3271JU: nastajanje ksilemske branike v letu 2005. CC - kambijeva cona, PC - celice v fazi primarne stene, SW – celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene, MT – odrasle celice, EW – rani les, LW – kasni les. Merilne daljice 100 µm	42
Slika 35: Rastišče Maigmo: (A) število postkambijalnih celic (PC), celic v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in zrelih celic (MT) pri šestih drevesih in (B) povprečje za 1. (MAI6181JU), 2. (MAI6182JU) in 5. (MAI6185JU) drevo od februarja 2005 do decembra 2005.	44
Slika 36: Rastišče Maigmo: prve celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in prve odrasle celice (MT) na dan 14.6.2005 (165. dan), pri dveh drevesih (MAI6181JU in MAI6185JU)	45
Slika 37: Rastišče Maigmo: SW in MT celice ob koncu rastne sezone na dan 27.12.2005 (361. dan), pri drevesu 1 in 5 (MAI6181JI in MAI6285JU)	45
Slika 38: Rastišče Maigmo: število SW in MT celic na dan 22.9.2005 (265. dan) (0-1 SW, 0 MT celice), 7.11.2005 (311. dan) (0-1 SW, 0-1 MT celice), in 27.12.2005 (361. dan) pri drevesu 2 (MAI6182JU) (1 SW, 2 MT celice)	46

Slika 39: Rastišče Maigmo: število SW in MT celic na dan 27.12.2005 (361. dan) pri drevesu 3 (MAI6183JU)	47
Slika 40: Rastišče Maigmo: prve SW celice na dan 5.3.2005 (64. dan), MT celice 28.6.2005 (179. dan) in stanje celic ob koncu rastne sezone 2005 pri drevesu 4 (MAI6184JU)	47
Slika 41: Rastišče Maigmo: število PC celic na dan 14.6.2005 (165. dan), poslednje SW celice 25.10.2005 (298. dan) in MT celice 27.12.2005 (361. dan) pri drevesu 6 (MAI6186JU)	48
Slika 42: Rastišče Maigmo, drevo MAI6185JU: nastajanje ksilemske branike v letu 2005. CC - kambijeva cona, PC – celice v fazi primarne stene, SW – celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene, MT – odrasle celice, EW – rani les, LW – kasni les. Merilne daljice 100 µm.....	48
Slika 43: Rastišče Maigmo, drevo MAI6182JU: nastajanje ksilemske branike v letu 2005. CC - kambijeva cona, PC – celice v fazi primarne stene, SW – celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene. Merilne daljice 100 µm	49

1 UVOD

Alepski bor (*Pinus halepensis* Mill.) je pomembna drevesna vrsta v Španiji, ki uspeva na različnih rastiščih.

V letu 2004 so se pod vodstvom dr. Marina De Luisa začele raziskave nastajanja lesa pri Alepskem boru z rastišč Maigmo in Jarafuel (De Luis in sod., 2007). Pri raziskavi so sodelovali raziskovalci iz Univerze Alicante in Univerze Zaragoza v Španiji ter iz Univerze v Ljubljani.

Raziskava je zajemala preučevanje sezonske dinamike kambijeve aktivnosti, nastajanje lesa in pojav anomalij v branikah.

Ugotovljeno je bilo, da je bil kambij večinoma aktiven od marca do novembra. V vročih in sušnih poletnih mesecih (julij, avgust) lahko stopnja celične delitve v kambiju znatno upade, nato pa se ob ugodnejših razmerah jeseni ponovno poveča, kar povzroči pojav lažnih branik (ang. false – ring). Ugotovili so, da ima poletna suša vpliv na prenehanje aktivnosti v kambiju sredi rastne sezone, zgodnje jesenski dež pa vpliva na reaktivacijo kambija in morebitnega nastanka lažnih branik (De Luis in sod., 2007)

Z raziskavami so nadaljevali tudi v prihodnjih letih, ker se je pokazala potreba po boljšem poznavanju anatomske značilnosti sredozemskih drevesnih vrst, ter vpliva podnebnih sprememb na dinamiko priraščanja lesa (De Luis in sod., 2007).

V letu 2005 so vzorce za študij nastajanja lesa odvzeli pri mladih (juvenilnih) drevesih. Ti vzorci so predmet raziskav v pričujoči diplomski nalogi.

Cilji diplomske naloge so

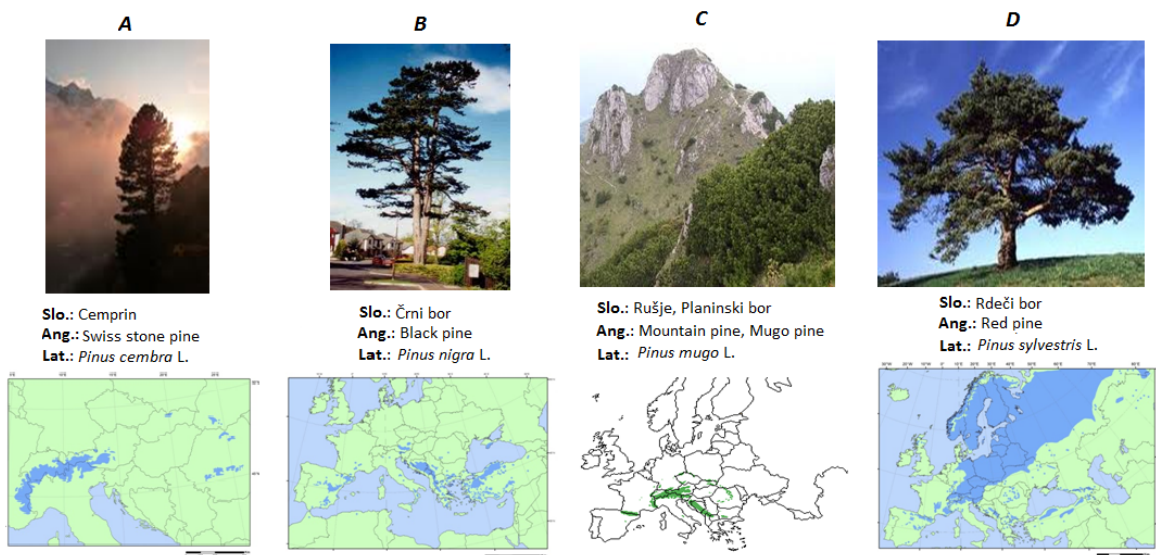
- na mikroskopskih preparatih kambija, lesa in floema spremljati kambijevo delovanje v rastni sezoni 2005,
- v letu 2005 spremljati sezonsko dinamiko nastajanja lesne branike,
- primerjati nastajanje lesa pri mladih drevesih raziskanih v tej študiji in odraslih drevesih z istega rastišča raziskanih v vzporednih študijah.

2 PREGLED OBJAV

2.1 SPLOŠNE ZNAČILNOSTI RODU BORA

V svetu je znanih 111 vrst borov (Stevens in Enquist, 1998; cit. po Novak, 2007), ki pripadajo rodu bora (*Pinus*) in družini borovk (*Pinaceae*). Uspevajo v klimatskih področjih od subtropskih krajev do zgornje gozdne in polarne meje, večinoma na severni polobli od polarnega kroga do Guatemale, Indije, severne Afrike in Indonezije. Vrste iz družine borovk veliko uporabljajo za pogozdovanje v Evropi, Južni Ameriki (Čile, Brazilija), v južni Afriki, Avstraliji in na Novi Zelandiji. Razširjenost areala borovk kaže na veliko prilagodljivost vrst klimatskim in rastiščnim razmeram širom po svetu.

Drevesa in grmi iz rodu bora (*Pinus*) so zimzeleni in dosega različne višine in oblike krošenj (Slika 1). Večinoma so drevesa, nekatere vrste pa se pojavljajo v obliki grmov. Debla dreves so praviloma vitka, a ne vedno ravna, z bolj ali manj razpokanim luskastim lubjem. Za večino borov je značilno vretenasto razraščanje in oblikovanje krošenj nepravilnih oblik. Igllice so v šopkih, po 2 ali po 3 - 5 v skupnem ovoju, kar omogoča ločevanje nekaterih vrst.



Slika 1: Zgoraj so prikazane različne oblike krošenj pri drevesih iz rodu bora (*Pinus*), spodaj njihova rastišča, A – cemprin (*Pinus cembra* L.), B – črni bor (*Pinus nigra* L.), C – rušje (*Pinus mugo* L.), D – rdeči bor (*Pinus sylvestris* L.). (Panoramio ..., 2010; Bedford ..., 2010; European Forest ..., 2010)

Za svojo rast praviloma potrebujejo veliko svetlobe, čeprav v mladosti nekaj časa lahko preživijo v senci drugih dreves. Na boljših rastiščih po navadi dosežejo večjo višino. Višinski prirastek je praviloma bolj odvisen od klimatskih pogojev prejšnjega leta, debelinski prirastek pa od pogojev tekočega leta (Mirov, 1967). Zaradi močne glavne korenine uspevajo tudi na peščenih tleh in so zelo odporni proti vetru. Fiziološko so odporni proti suši, kar prispeva k njihovi prilagodljivosti na različne rastne pogoje in omogoča preživetje na področjih, kjer je vode sicer dovolj, vendar ni dosegljiva zaradi različnih dejavnikov, kot so kamninska sestava tal, zmrznjena zemlja ipd. V zmernih podnebjih rastejo bori periodično (Mirov, 1967). Obdobja nenadne rasti so posledica temperature, fotoperiode (obdobja svetlobe), vode in razpoložljive količine hranilnih snovi. Od slednjih sta odvisni tvorba in širina prirastne plasti lesa, ter delež kasnega in ranega lesa (Čufar, 2006).

Pri različnih vrstah borov nastopa različen vzorec debelinske rasti. Notranji ritem, ki je dedno pogojen, okvirno določa kdaj se začne in kdaj preneha kambijeva aktivnost. Ekološki dejavniki, predvsem klima, imajo poleg genetskih dejavnikov glavni vpliv na kambijevo aktivnost (Novak, 2007).

V Sredozemlju raste vsaj 10 različnih vrst bora, med njimi so rdeči bor (*Pinus sylvestris*), kanarski bor (*Pinus canariensis*), brucijski bor (*Pinus brutia*), alepski bor (*Pinus halepensis*), pinija (*Pinus pinea*), obmorski bor (*Pinus pinaster*), gorski bor oz. ruševje (*Pinus mugo*), črni bor (*Pinus nigra*), cemprin (*Pinus cembra*) in bosanski bor (*Pinus heldreichii*) (Barbéro in sod., 1998). Borovi gozdovi pokrivajo 5 % celotne površine Sredozemlja, delež bora v gozdnih površinah pa znaša 25 %. V SZ delu Sredozemlja so borova drevesa manj dominantna, kljub temu pa imajo pomembno vlogo v oblikovanju pokrajin, posebno v Provansi (Francija), vzhodni Španiji, na Korziki in v južni Grčiji (Novak, 2007).

Bore so v prejšnjem stoletju široko uporabljali za pogozdovanja v Italiji, Franciji in Španiji z namenom nadzora erozije (razjedanje zemeljske površine) prsti in tal. Pogozdovanje ima pomembno vlogo pri razširjanju različnih vrst borov, saj so večinoma skoraj povsod pogozdeni in je težko določiti njihov izvor naravne rasti (Barbéro in sod., 1998; Brus, 2004).

V naši raziskavi smo se ukvarjali s kambijevo aktivnostjo in nastajanjem ksilemske branike pri alepskim boru, zato ga bomo v naslednjih poglavjih natančneje opisali.

2.2 ALEPSKI BOR (*PINUS HALEPENSIS* MILL.)

2.2.1 Značilnosti alepskega bora

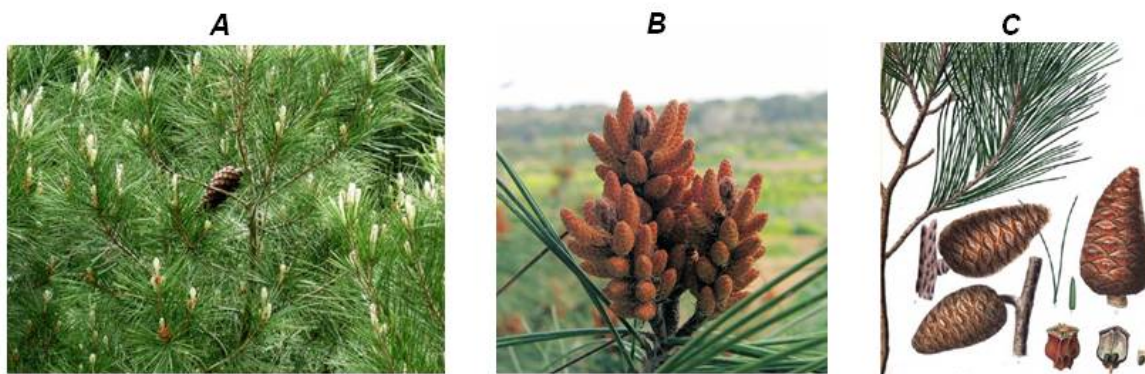
Alepsi bor (

Slika 2) je do 20 m visoko in do 1 m debelo vednozeleno iglasto drevo, s krošnjo, ki je v mladosti valjasta, pri starejših drevesih pa široko zaobljena, redka, svetlejša kot pri drugih sredozemskih borih in pogosto nepravilno oblikovana. Pogosto ima neravno deblo.



Slika 2: Alepsi bor (*Pinus halepensis* Mill.) (Pino carrasco ..., 2010).

Skorja je sprva svetlo siva in gladka, pozneje rdečerjava in močno razpokana. Tanki poganjki so v premeru merijo 2 – 3 mm, so svetlo rjavi in goli, brsti so podolgovato jajčasti, do 10 mm dolgi in brez smole. Moški cvetovi so sprva zeleni, med cvetenjem pa rumeni (Slika 3 A). Živo rdeča ženska socvetja so pokončna in rastejo na 1 cm dolgih pecljih, ki se po oprašitvi ukrivijo navzdol (Slika 3 B). Iglice, ki rastejo po dve v šopku, so 7 – 15 cm dolge in ostanejo na drevesu le dve leti. Zreli storži so jajčasti, 5 – 10 cm dolgi, 2, 5 – 4 cm debeli in bleščeče rjave barve (Slika 3 C) (Brus, 2004).



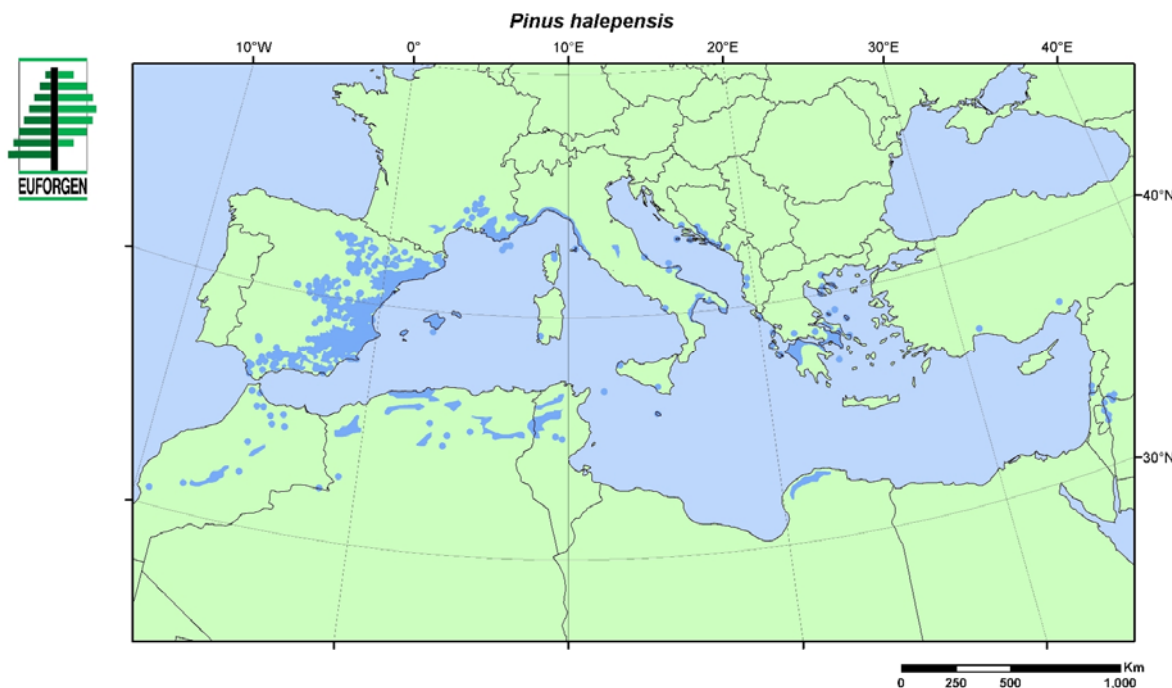
Slika 3: Alepski bor (*Pinus halepensis* Mill): A – moški cvetovi, B – ženski cvetovi, C – storži. (Plants ..., 2010; Familia ..., 2010)

Je značilna sredozemska drevesna vrsta, ki zelo dobro prenaša revna tla. Najraje raste na apnenčastih tleh, uspeva pa tudi na flišu. Zelo dobro prenaša visoke temperature in dolgotrajno sušo (1 - 5 mesecev). Spodnja meja uspevanja je 250mm padavin na leto, pod njo pa je rast anomalna in se ustavi (García-Apaza, 2005; cit. po Novak, 2007).

Nizke zimske temperature (pod -3 °C), ključno omejujejo preživetje alepskega bora. Mraz, slana in sneg ga hitro prizadenejo, zato raste samo v toplih obmorskih krajih. Slanih tal ne mara, dobro pa prenaša sol, ki jo po rastiščih blizu morja nosi veter. Je svetloboljubna in hitro rastoča vrsta. Redko preseže starost 250 let (Brus, 2004).

2.2.2 Alepski bor v svetu

Je značilna sredozemska drevesna vrsta. Najraje raste na nekoliko bazičnih apnenčastih tleh, čeprav prenese tudi fliš in serpentin. Izredno dobro prenaša revna tla, sušo in vročino. Naravno raste v Sredozemlju, njegov areal pa obsega okrog 3 milijone ha. Največje površine porašča v severni Afriki med Marokom in Libijo, ter v južni Franciji in južni Španiji, najdemo pa ga tudi ponekod na Apeninskem polotoku, v Grčiji in zelo malo na Bližnjem vzhodu. Naravno raste tudi na Hrvaškem, in sicer na otokih južno od Šibenika, na celini pa južno od Splita. Je najpogostejša vrsta bora ob Jadranskem morju, vendar je na obalah severnega Jadrana in po severno jadranskih otokih, na primer na Lošinju, umetno nasajen. Raste ob morju vse do nadmorske višine 1000 m v Grčiji in 1500 m v severni Afriki (Slika 4) (Brus, 2004).



Slika 4: Areal alepskega bora (*Pinus halepensis* Mill.). (Euforgen ..., 2010).

2.2.3 Alepski bor v Španiji

V Španiji je alepski bor zelo razširjena drevesna vrsta, predvsem v sredozemskem delu Iberskega polotoka. Največ površine porašča v pokrajinah Katalonija, Valencija, Murcija, Andaluzija ter JV del Aragonije in V del pokrajine Kastilije (Slika 5). Vzroki za tako obsežno razširjenost so zgodovinski in klimatski. V primeru požara se vede kot pionirska, hitro rastoča drevesna vrsta, ki hitro zaščiti razgaljena gozdna tla. Gozdnogojitveno je nezahtevna vrsta, uspeva na revni podlagi. Odporna je na visoke temperature, zato so jo že zgodaj začeli umetno nasajati v puščavska in polpuščavska področja Iberskega polotoka.



Slika 5: Areal alepskega bora na Iberskem polotoku (Universidad ..., 2010).

Ocenjujejo, da je dominantna vrsta na 25.000 km² gozdne površine. V provinci Alicante je kar 2600 od 3000 ha oz. 87 % gozdov poraščenih z alepskim borom. Povprečna gostota alepskih borov je 200 dreves/ha (Maestre in Cortina, 2004; cit. po Novak, 2007).

2.2.4 Alepski bor v Sloveniji

Zaradi svojih skromnih potreb in odpornosti proti suši je alepski bor primeren za pogozdovanje suhih kraških goličav na obmorskih območjih. V Sloveniji alepski bor ne raste samoniklo. Pogosto ga sadimo samo ob morju, pa še tam je zaradi prevladujoče flišne matične podlage, ki mu ne ustreza tako kot apnenčasta, redkejši kot v Istri na Hrvaškem. Sadimo ga kot parkovno drevo v vseh obmorskih krajih, v gozdnih nasadih ga najdemo redkeje. Večji gozdni nasad najdemo na pobočjih nad reko Rižano nad Cepki in Dekani, manjši nasadi so še pri Fiesi, Strunjanu in Sokoličih pri Sočergi. Z njim so pogozdovali tudi v dolini Bračana (Slika 6). Na našem krasu se je izkazal za manj primerno vrsto, saj je tamkajšnje podnebje že preveč podobno celinskemu (Brus, 2004).



Slika 6: S pikami označena rastišča alepskega bora v Sloveniji. (Google Earth 2011).

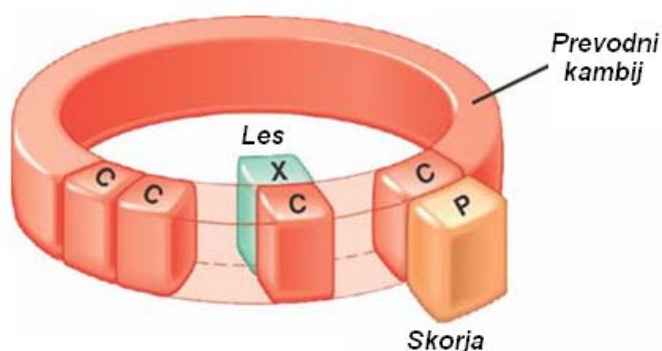
2.2.5 Uporabnost alepskega bora

K razširjanju pripomorejo storži, ki ostanejo dolgo zaprti. Je pomembna vrsta za smolarjenje, ki ga v zadnjem času povsod opuščajo. Zaradi visoke vsebnosti smole in ker raste na najbolj naseljenih obalnih območjih, je požarno močno ogrožen, vendar si po požarih hitro opomore. Čeprav ima le srednje kakovosten les, je v večjem delu Sredozemlja pomemben tudi kot lesna vrsta. Les uporabljajo v gradbeništvu, mizarstvu, sodarstvu, kot kurivo in za gradnjo ladij (Brus, 2004).

2.3 ANATOMIJA LESA BOROV

2.3.1 Delovanje kambija

Kambij kot obroč se nahaja med sekundarnim ksilemom, ki je na notranji strani in sekundarnim floemom, ki se nahaja na zunanji strani debla ali veje (Slika 7) (Gričar, 2009; Čufar, 2006). Kambij sestavljata dva tipa celic: fuziformne oz. vretenaste inicialke, iz katerih nastajajo aksialno usmerjeni elementi (npr. aksialne traheide, vlakna, traheje, aksialni parenhim) ter trakovne, iz katerih nastajajo radialno usmerjeni trakovi. Razmerje med radialnimi in vretenastimi celicami je odvisno od starosti kambija in drevesne vrste. Delež trakovnih celic znaša med 10 % in 40 % (Gričar, 2009). Jedra fuziformnih in trakovnih inicialk se med seboj razlikujejo po obliki, velikosti in včasih celo po številu.

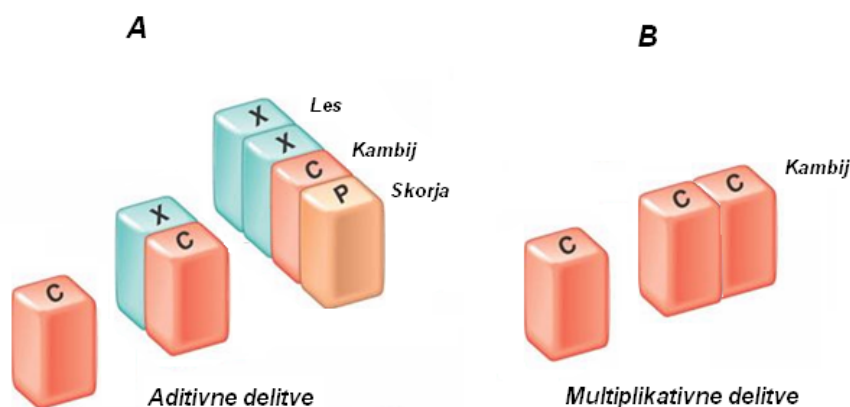


Slika 7: Z aditivnimi delitvami kambijevih celic (C) nastanejo nove celice lesa (X) v centipetalni ter celice floema (P) v centrifugalni smeri. Z multiplikativnimi delitvami (C - C) pa se poveča obseg kambija (Gričar, 2009).

Kambij sodobnih semenk je bifacialen meristem, saj proizvaja na notranjo in zunanjo stran (Slika 7). V kambiju potekata dve vrsti delitev; aditivne in multiplikativne. Aditivne delitve so perikline, tj. usmerjene tangencialno glede na deblo (Slika 8 A) (Torelli, 1998). S temi delitvami nastajajo novi prevodni elementi lesa in floema (ličja), s čimer se povečuje obseg drevesa. So najpogostejše delitve kambijevih celic, saj predstavljajo približno 90 % vseh mitoz. Kambij povečuje svoj obseg z multiplikativnimi delitvami (Slika 8 B) in tako sledi debelitvi drevesa in ohranja svojo kontinuiteto (Gričar, 2009).

Aktiven kambij je izpostavljen stalnim spremembam v številu, obliki in velikosti celic, razporejenih v radialnih nizih. V obdobju mirovanja je v kambiju 4 do 8 slojev celic v radialnem nizu. Ko pa se kambijeve celice začnejo deliti pa se njihovo število znatno poveča, tudi na 16 slojev. Temu pa sledi diferenciacija derivatov v odrasle elemente sekundarnega ksilema oz. sekundarnega floema.

Kambij je torej 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 (Gričar, 2009).



Slika 8: A – aditivne delitve kambijevih celic (C) in nastanek novic lesa (X) in skorje (P), B – multiplikativne delitve kambijevih celic (Gričar, 2009).

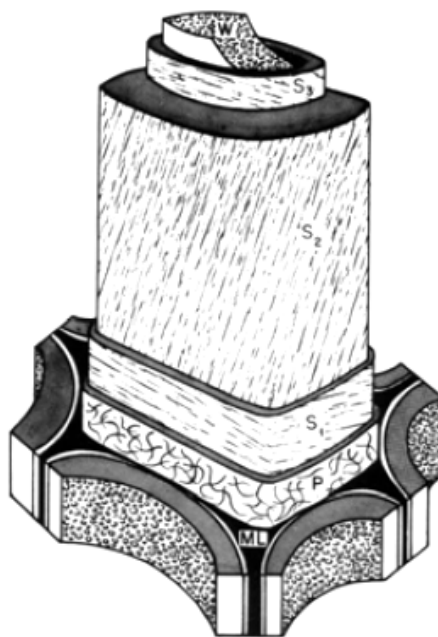
Les borov je tako kot pri drugih vrstah sestavljen večinoma iz traheid, vsebuje heterocelularne trakove in aksialne ter radialne smolne kanale. Smolne kanale obdajajo tankostene epitelne celice. Pknje v križnih poljih so oknaste ali pinoidne. Les nastane z delovanjem vaskularnega kambija, količina in kakovost lesa pa je odvisna od notranjih in zunanjih dejavnikov, ki vplivajo na delovanje kambija in nastanek novih celic (Čufar, 2006).

2.3.2 Nastajanje novih celic lesa

Ko se celica preneha deliti, je obdana s primarno celično steno, ki je zelo tanka in raztegljiva. Prične se specifičen razvoj celice (t.i. diferenciacija), kjer se usposobi za opravljanje določene naloge (Gričar, 2010). Diferenciacija je proces specializacije celic, v kateri nastanejo različni tipi celic z različnimi strukturami in funkcijami (Torelli, 1990 in 1998). Ko je proces celične diferenciacije zaključen, se celica strukturno in/ali biokemijsko loči od izvirne kambijeve celice (Gričar, 2010).

V fazi površinske rasti lahko celica nekajkrat poveča svoje dimenzije. Smer, v kateri je rast najintenzivnejša, je odvisna od tipa celic. Premer povečajo aksialne traheide ranega lesa iglavcev, še posebej trahejni členi in rani les venčasto poroznih listavcev (Torelli, 1998). Površinska rast traheid gre v glavnem na račun povečanja radialnih dimenzij, medtem ko se trahejni členi povečajo najprej v radialni, nato pa še v tangencialni smeri.

Ko je primarna celična stena oblikovana, začne nastajati masivna, toga in večslojna sekundarna celična stena (S1, S2 in S3) (Slika 9). Primarno celično steno zamenja sekundarna, ki sestoji iz celuloznih in hemiceluloznih slojev, ki se v naslednji stopnji lignificirajo. Proces je voden z usklajeno ekspresijo številnih genov specifično vključenih v biosintezo ter zgradbo štirih glavnih komponent celične stene: polisaharidov (lignina in hemiceluloze), lignina, proteinov in drugih topnih (stilbeni, flavoneidi, tanini, terpentini) in netopnih (pektini) komponent celične stene (Plomion in sod., 2001). V tej fazi v celični steni poteka tudi oblikovanje obokanih pikenj.



Slika 9: Shematski prikaz zgradbe celične stene iglavcev (Panshin in de Zeeuw, 1980)

Sinteza lignina je bil eden ključnih dogodkov v evoluciji kopenskih rastlin, saj jim zagotavlja mehansko trdnost in odpor proti razkroju, ki sta bila ključna za prehod z vodnega v kopensko okolje. Lignifikacija oz. olesenitev celičnih sten je pomembna biokemična ter morfološka sprememba v rastlinski celici med diferenciacijo. Proces lignifikacije zajema biosintezo monolignolov, njihov transport v celično steno ter polimerizacijo fenil propanskih molekul v končno makromolekulo lignina (Gričar, 2010).

Lignifikacija celične stene poteka postopoma. Prostorsko in časovno gledano se lignifikacija ksilemskih elementov vedno prične v celičnih vogalih in srednji lameli, nato pa v primarni celični steni takoj na začetku oblikovanja zunanjšega S1 sloja sekundarne celične stene. Sledi lignifikacija zunanjšega S1 sloja sekundarne celične stene, nato pa se postopoma širi po sekundarni celični steni v centripetalni smeri proti lumnu.

Ko je celična stena popolnoma oblikovana, v prevodnih ksilemskih elementih, sledi celična smrt. Celice tako postanejo prazne cevi in so pripravljene za prevajalno funkcijo v drevesu (Gričar, 2010).

2.3.3 Fiziologija nastanka branike

Kambij pri drevesih iz zmerne klime vsako leto proizvede po en prirastni plašč oz. braniko, ki je sestavljena iz ranega in kasnega lesa. Rani les prehaja v kasni les postopno, pri nekaterih vrstah pa je prehod navadno oster. Letni debelinski prirastek je odvisen od razpoložljivosti hormonov in fotosintetske hrane ter vremenskih razmer (predvsem količine padavin in temperature) tekočega leta, in nekoliko manj predhodnega leta. Na prirastek lesa vplivajo tudi gozdarski posegi, onesnaženje okolja, lesni škodljivci in drugi dejavniki. V izjemnih razmerah pri iglavcih nastajajo nepopolne (nesklenjene) branike, prirastek enega leta pa lahko tudi v celoti izostane. Možen pa je tudi pojav lažnih branik, kjer nastane v enem letu več prirastnih con (Čufar, 2006).

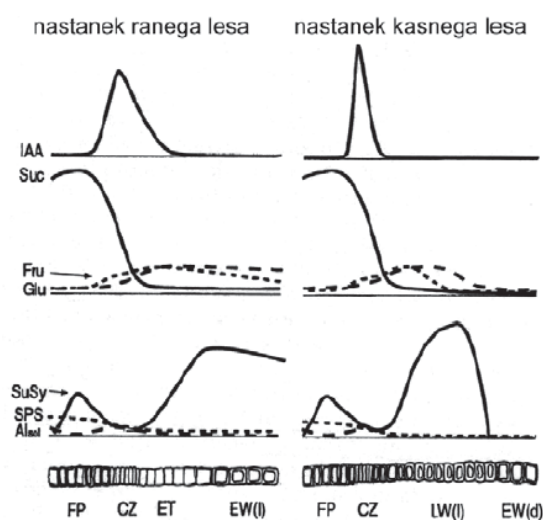
2.3.4 Fiziologija nastajanja ranega in kasnega lesa pri iglavcih

Na nastanek ranega in kasnega lesa vpliva razpoložljiva količina rastnih hormonov in hrane- produktov fotosinteze. Traheide ranega in kasnega lesa se razlikujejo po debelini celične stene in radialnem premeru. Rastni hormoni vplivajo na radialno dimenzijo, razpoložljivost hrane pa na debelino celične stene. Obe spremenljivki sta medsebojno neodvisni in se spreminjata med vegetacijsko dobo. Med rastnimi hormoni je najpomembnejši avksin, ki vpliva na aktivacijo kambija in diferenciacijo njegovih derivatov, posebno površinsko rast celic (Čufar, 2006).

Nastanek branike je pogojen s produkti fotosinteze. To so rastni hormoni (avksini, giberlini, citokinini, etilen) in energija (škrob, sladkor). Spomladi, ko popki začnejo nabrekati in se začne listna površina povečevati, se tvori avksin. Za njega je značilno, da se tvori v listih oz. iglicah. Oskrba z rastnim hormonom je najboljša spomladi v prsni višini drevesa. Na tej lokaciji so tudi fiziološki gradienti najbolj izostreni. Prenos rastnih hormonov poteka po prevodnem floemu navzdol.

Stopnja in trajanje posameznih procesov ksilogeneze določata morfologijo ksilemskih celic. Nastanek kasnega lesa naj bi bil rezultat upočasnjene stopnje celičnih delitev, krajšega trajanja in zmanjšane stopnje postkambijske rasti ter daljšega obdobja sinteze

sekundarne celične stene. Prehod iz ranega lesa v kasnega ni povezan z zmanjšano oskrbo kambijevega področja z IAA (β - indol očetna kislina, najpomembnejši predstavnik skupine avksinov), pač pa je v tesni zvezi z zmanjšanjem širine radialne porazdelitve IAA in posledično s povečano koncentracijo IAA v kambiju. Zmanjšane radialne dimenzije traheid kasnega lesa niso povezane z znižano koncentracijo IAA v območju postkambijske rasti. Prehod iz faze postkambijske koncentracije IAA. Zmanjšanje območja postkambijske rasti naj bi bilo v zvezi z zmanjšanjem širine gradienta rasti v fazo sinteze sekundarne celične stene je povezan s strmim padcem IAA (Slika 10) (Gričar in sod., 2006).



Slika 10: Shematski prikaz porazdelitve avksina, karbohidratov in aktivnosti saharoznih presnovnih encimov v kambiju, diferencirajočih se in zrelih derivatih ranega in kasnega lesa (Gričar in sod., 2006).

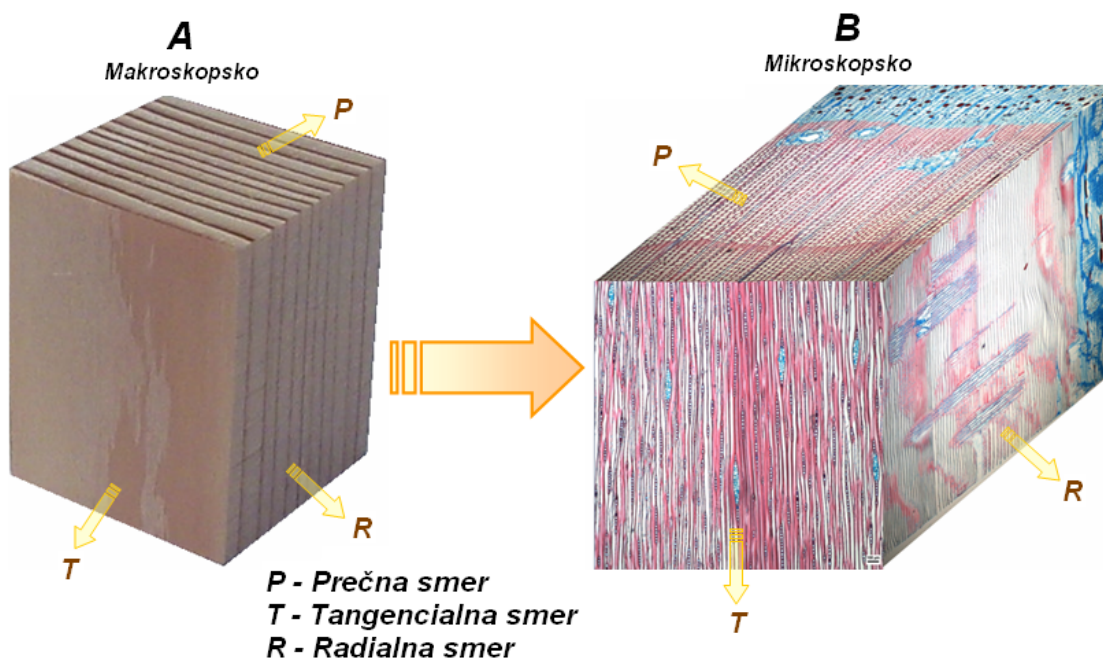
Pomen kratic:

FP – floemske celice, Suc – saharoza, Fru – fruktoza, Glu – glukoza, Susy – saharozna sinteza, Sps – S uc – fosfatna sinteza, AI – kislinska invertaza, FP – floem, CZ – kambij, ET – traheide v postkambijski rasti EW (I) – traheide ranega lesa v procesu odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije, EW (d) – zrele traheide, LW (I) – traheide kasnega lesa v procesu odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije

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

2.3.5 Makroskopski opis borov

Pri borih je sveže posekana jedrovina rdečkasto rumena, kasneje potemni do rjavkaste oz. rdečerjave barve. Beljava je večinoma široka, rumenkasto do rdečkastobela. Branike so razločne s svetlim ranim in temnim kasnim lesom (Slika 11 A), s postopnim do ostrim preходом iz ranega v kasni les. Bori imajo številne in razločne smolne kanale (znatno večji kot pri smreki in macesnu). Les je zmerno trd in srednje gost. Svež les ima aromatičen vonj (Čufar, 2006).



Slika 11: Alepski bor (*Pinus halepensis* Mill): A – makroskopski nivo, B – mikroskopski nivo (foto: Željko M.).

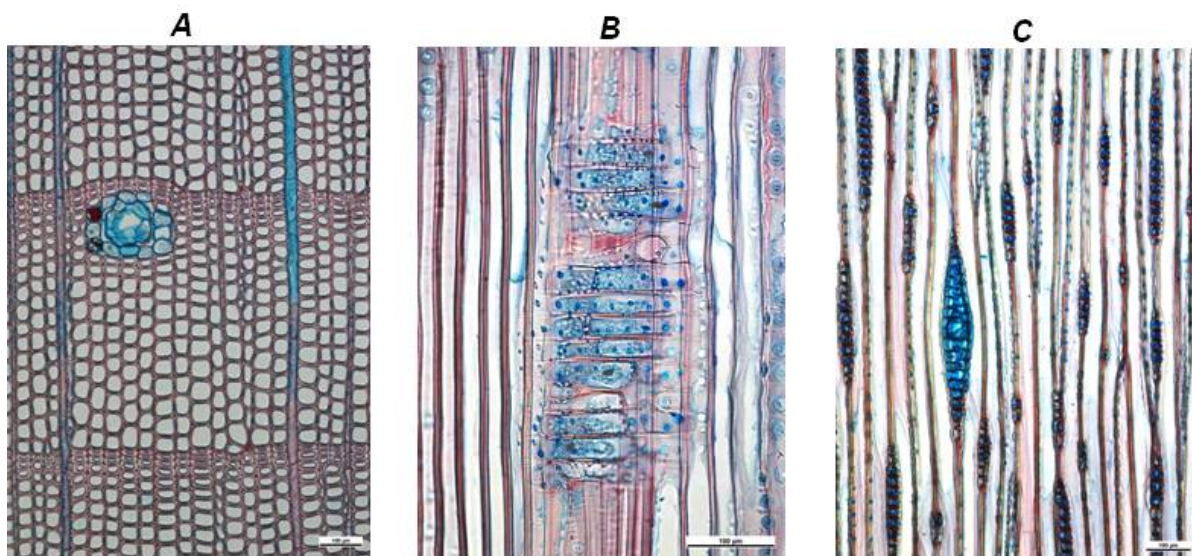
2.3.6 Mikroskopski opis borov

Lesno tkivo iglavcev je sestavljeno pretežno iz aksialnih traheid, ki predstavljajo do 95 % celotnega tkiva. Traheida je neperforirana lesna celica, ki jo z drugimi traheidami povezujejo obokane piknje, ki se nahajajo skoraj izključno v radialnih stenah (Slika 12 B). Dolžina traheid je med 3000 in 5000 μm , izjemoma le 1200 μm ali celo 7400 μm in več. Traheide so urejene v radialnih nizih. Vse celice istega niza so potomke iste vretenaste kambijeve inicialke z bolj ali manj enakimi tangencialnimi dimenzijami. Pri večini domačih iglavcev ločimo rani, prehodni in kasni les. Traheide ranega lesa imajo tanke

celične stene, velike lumne in velike radialne dimenzije. Traheide kasnega lesa imajo debele stene, ozke lumne in manjše radialne dimenzije (Slika 12 A).

Trakovi iglavcev so načeloma enoredni. Samo vretenasti trakovi, ki vsebujejo radialne smolne kanale, so večredni (Slika 12 C).

Ločimo normalne in poškodbene smolne kanale. Normalne smolne kanale delimo na aksialne (Slika 12 A) in radialne (Slika 12 C). Smolni kanali so medcelični prostor, obdani z epitelnimi celicami, ki so pri borih tankostene (Čufar, 2006).



Slika 12: Alepski bor (*Pinus halepensis* Mill.): A – prečni prerez, B – radialni prerez in C – tangencialni prerez (foto: Željko M.).

2.3.7 Anomalije oz. nepravilnosti v lesu bora

V zmernih podnebjih rastejo bori periodično in tako vsako leto (večinoma od konca aprila do začetka septembra) nastane ena branika. Prehod iz ranega v kasni les pa naj bi povzročala sprememba nivoja avksina (rastni hormon) in razpoložljivih asimilantov, ki sta odvisna tudi od zunanjih dejavnikov. Vpliv zunanjih dejavnikov se odraža v različni širini in deležu kasnega lesa.

Pri sredozemskih borih nastopa drugačen vzorec rasti, saj je obdobje kambijeve aktivnosti daljše oz. se lahko začne že ob začetku in traja do konca koledarskega leta, pri čemer so možne prekinitve ali upočasnitve kambijeve dejavnosti poleti (De Luis in sod., 2007). Tak

ritem se odraža tudi na kakovosti lesa, zato je prehod iz ranega lesa manj tipičen, pa tudi letnica je lahko manj izrazita.

2.3.8 Izpad branike

Izpad branik je praviloma posledica tega, da se kambij ne aktivira in ne proizvede novih celic lesa v določeni rastni sezoni. To je pogosto posledica pomanjkanja asimilatov. Do neaktivacije kambija lahko pride samo na določenih delih v drevesu (nesklenjena branika), prirastek pa lahko izpade po celotnem deblu (izpadla branika) (Novak, 2007). Pojav izpadlih ali nesklenjenih branik pri alepskem boru iz Španije lahko delno pojasnimo z dolgimi sušnimi obdobji (Raventós in sod., 2001; cit. po Jokić, 2009).

2.3.9 Smolni kanali

Smolni kanali so medcelični prostori, obdani z epitelnimi celicami. V splošnem ločimo normalne in poškodbene - travmatske smolne kanale. Normalne smolne kanale delimo na aksialne in na radialne. Ti so med seboj povezani in skupaj tvorijo omrežje (Čufar, 2006). Votlina smolnega kanala je medcelični – intercelularni prostor, ki je nastal z razmaknitvijo nezrelih aksialnih elementov, v procesu diferenciacije v kambijevi coni. Epitelne celice okrog smolnega kanala, so žive, kadar so del beljave. Eno ali več celic debelo plast teh celic imenujemo epitelij. Proizvajajo in izločajo balzam. Fiziološko gledano je izločanje balzama sekrecija, kar pomeni odstranjevanje snovi, ki še lahko sodelujejo v presnovnih procesih (Čufar, 2006). Bori vsebujejo smolne kanale, ki imajo tankostene epitelne celice. Stresni dejavniki lahko pospešujejo nastajanje smolnih kanalov.

3 MATERIAL IN METODE

3.1 IZBOR RASTIŠČA

Sezonsko dinamiko kambijeve cone in njeno reaktivacijo smo proučevali pri mladih drevesih alepskega bora (*Pinus halepensis* Mill) z dveh rastišč v Španiji, Jarafuel in Maigmo (Slika 13).

Sodelavci iz Španije so na obeh rastiščih jemali vzorce pri šestih testnih drevesih.

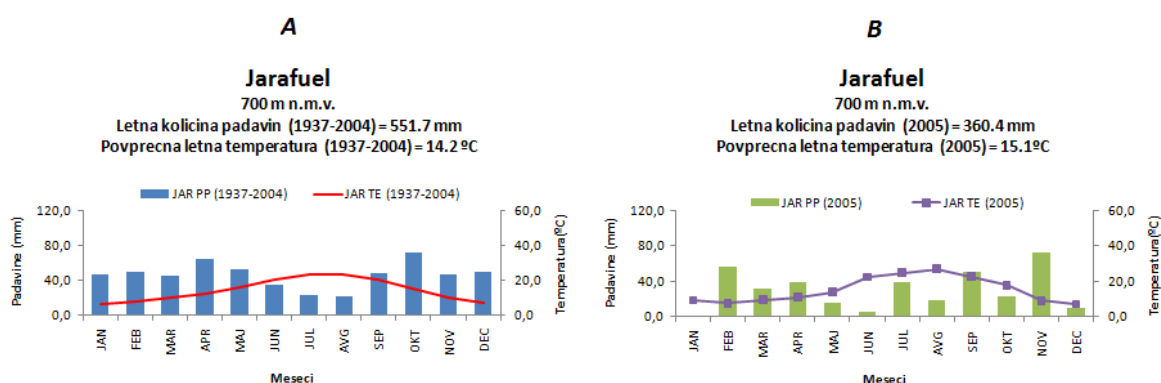


Slika 13: Satelitska slika Iberskega polotoka ter lokacije rastišč Jarafuel in Maigmo. (Google Earth 2011).

Prvo raziskovalno območje s koordinatami 39°8'20"N in 1°4'26"W je bil sestoj alepskega bora v bližini Jarafuela (JAR), na 700 m nadmorske višine, na jugovzhodu Španije, v provinci Alicante (Slika 14). To rastišče se nahaja v območju z mediteranskim podnebju, za katerega so značilne mile in deževne zime, ter suha in vroča poletja.



Slika 14: Satelitska slika sestoja alepskega bora v bližini Jarafuel (Google Earth 2011; foto: Čufar K.).



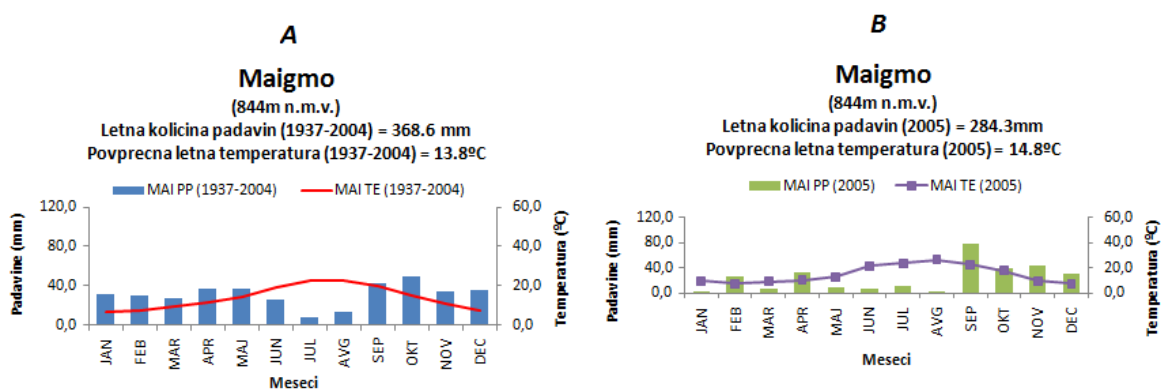
Slika 15: Klimogram; A – dolgoletno povprečje (1937-2004) količine padavin in povprečje temperatur, B – povprečje količine padavin in povprečje temperatur v letu 2005 za Jarafuel.

Klimogram (Slika 15) nam, na levi prikazuje dolgoletno povprečje količin padavin in povprečje letnih temperatur, ter na desni povprečje letne količine padavin in povprečje letne temperature v leto 2005 za Jarafuel. Z levega gafa je razvidno, da je dolgoletno povprečje količine padavin 551,7 mm, ter povprečje letnih temperatur 14,2 °C. Z desnega grafa pa je razvidno, da je bila leta 2005 povprečna letna količina padavin 360,4 mm, ter povprečna letna temperatura 15,1 °C. Kar pomeni, da je bilo leta 2005 v povprečju kar za 191,3 mm manj padavin, ter za 1 °C topleje od dolgoletnih povprečij. Iz grafov lahko tudi razberemo, da je bilo leta 2005 občutno manj padavin v maju in juniju.

Drugo raziskovalno območje s koordinatami 38°3'N in 0°38'W je bil sestoj alepskega bora v bližini Maigmoja (MAI), na 844 m nadmorske višine, še nekoliko bolj jugovzhodno od Jarafuela, v provinci Alicante (Slika 16). To rastišče se prav tako nahaja v območju z mediteranskim podnebjem, za katerega so značilne mile in deževne zime, ter suha in vroča poletja. Vendar je Maigmo nekoliko bolj suh z nižjo povprečno temperaturo v primerjavi z Jarafuelom.



Slika 16: Satelitska slika sestoja alepskega bora na Maigmoju (Google Earth 2011; foto: Čufar K.).



Slika 17: Klimogram; A – dolgoletno povprečje (1937 - 2004) količine padavin in povprečje temperatur, B – povprečje količine padavin in povprečje temperatur v letu 2005 za Maigmo.

Klimogram (Slika 17 A) nam, prikazuje dolgoletno povprečje količin padavin in povprečje letnih temperatur, ter klimogram (Slika 17 B) povprečje letne količine padavin in povprečje letne temperature v leto 2005 za Maigmo. Z levega gafa je razvidno, da je

dolgoletno povprečje količine padavin 368,6mm, ter povprečje letnih temperatur 13,8 °C. Z desnega grafa pa lahko razberemo, da je bila leta 2005 povprečna letna količina padavin 284,3 mm, ter povprečna letna temperatura 14,8 °C. Kar pomeni, da je bilo leta 2005 v povprečju za 84,3 mm manj padavin, ter za 1 °C topleje od dolgoletnih povprečij. Iz grafov lahko tudi razberemo, da je bilo leta 2005 občutno manj padavin v januarju, marcu, maju in juniju.

3.2 OPIS VZORCEV

Na Jarafuelu je bilo izbranih šest testnih dreves, s katerih je bilo skozi rastno sezono 2005, skupno odvzetih 78 vzorcev. Preglednica 1 prikazuje število testnih dreves, zaporedje odvzemov, datumen kdaj so bili vzorci odvzeti in oznake vzorčenja. Vsi vzorci so označeni z oznako kot npr. **1 JAR 3271 JU**, pri kateri

- **1** pomeni zaporedje odvzema (1, 2, 3, ...),
- **JAR** je oznaka za rastišče Jarafuel,
- **3271** predstavlja oznako prvega drevesa (3272 drugo, 3273 tretje drevo, ...),
- **JU** predstavlja mlada »juvenilna« drevesa.

Preglednica 1: Prikaz števila odvzemov, datumov odvzemov in oznake odvzetih vzorcev šestih dreves z rastišča Jarafuel.

Jarafuel													
Odvzemi	1	2	3	4	8	9	10	14	15	16	17	20	22
Datum	22.2.2005	11.3.2005	25.3.2005	16.4.2005	11.6.2005	25.6.2005	8.7.2005	20.9.2005	8.10.2005	22.10.2005	5.11.2005	26.12.2005	8.2.2006
1	1JAR3271JU	2JAR3271JU	3JAR3271JU	4JAR3271JU	8JAR3271JU	9JAR3271JU	10JAR3271JU	14JAR3271JU	15JAR3271JU	16JAR3271JU	17JAR3271JU	20JAR3271JU	22JAR3271JU
2	1JAR3272JU	2JAR3272JU	3JAR3272JU	4JAR3272JU	8JAR3272JU	9JAR3272JU	10JAR3272JU	14JAR3272JU	15JAR3272JU	16JAR3272JU	17JAR3272JU	20JAR3272JU	22JAR3272JU
3	1JAR3273JU	2JAR3273JU	3JAR3273JU	4JAR3273JU	8JAR3273JU	9JAR3273JU	10JAR3273JU	14JAR3273JU	15JAR3273JU	16JAR3273JU	17JAR3273JU	20JAR3273JU	22JAR3273JU
4	1JAR3274JU	2JAR3274JU	3JAR3274JU	4JAR3274JU	8JAR3274JU	9JAR3274JU	10JAR3274JU	14JAR3274JU	15JAR3274JU	16JAR3274JU	17JAR3274JU	20JAR3274JU	22JAR3274JU
5	1JAR3275JU	2JAR3275JU	3JAR3275JU	4JAR3275JU	8JAR3275JU	9JAR3275JU	10JAR3275JU	14JAR3275JU	15JAR3275JU	16JAR3275JU	17JAR3275JU	20JAR3275JU	22JAR3275JU
6	1JAR3276JU	2JAR3276JU	3JAR3276JU	4JAR3276JU	8JAR3276JU	9JAR3276JU	10JAR3276JU	14JAR3276JU	15JAR3276JU	16JAR3276JU	17JAR3276JU	20JAR3276JU	22JAR3276JU

Preglednica 2 prikazuje zaporedje odvzemov, datum odvzema posameznega vzorca in dan v letu.

Preglednica 2: Rastišče Jarafuel: odvzemi vzorcev pri šestih drevesih (JAR3271JU, JAR3272JU, JAR3273JU, JAR3274JU, JAR3275JU, JAR3276JU), zaporedne številke, datumi in dnevi v letu vseh odvzemov.

Številka odvzema	Datum	Dan v letu
1	22.2.2005	53
2	11.3.2005	70
3	25.3.2005	84
4	16.4.2005	106
8	11.6.2005	162
9	25.6.2005	176
10	8.7.2005	189
14	20.9.2005	263
15	8.10.2005	281
16	22.10.2005	295
17	5.11.2005	309
20	26.12.2005	360
22	8.2.2006	39

Tudi na Maigmoju je bilo šest testnih dreves, iz katerih je bilo skozi rastno sezono 2005, skupno odvzetih 70 vzorcev.

Preglednica 3 prikazuje število testnih dreves, zaporedje odvzemov, datume, kdaj so bili vzorci odvzeti in oznake vzorčenja. Vsi vzorci so označeni z oznako po naslednjem ključu:

Primer šifra **9 MAI 6185 JU** pomeni:

- **9** zaporedje odvzema (1, 2, 3, ...),
- **MAI** je oznaka za rastišče Maigmo,
- **6185** predstavlja oznako petega drevesa (6182 drugo, 6183 tretje drevo, ...),
- **JU** predstavlja mlada »juvenilna« drevesa.

Preglednica 3: Prikaz števila odvzemov, datumov odvzemov in oznak odvzetih vzorcev šestih dreves z rastišča Maigmo.

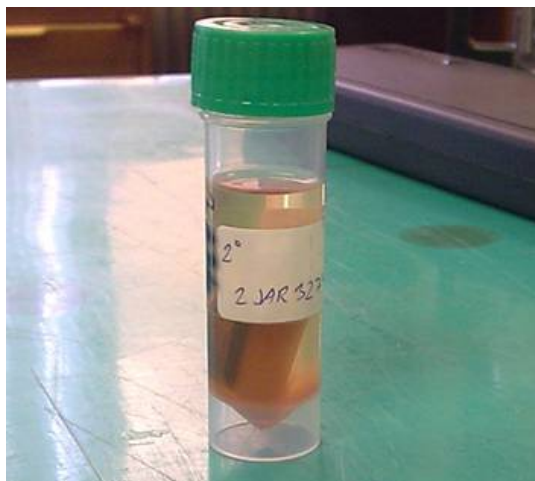
<i>Maigmo</i>												
odvzemi	1	2	3	4	9	10	11	15	16	17	18	21
Datum	18.2.2005	5.3.2005	22.3.2005	4.4.2005	14.6.2005	28.6.2005	12.7.2005	22.9.2005	10.10.2005	25.10.2005	7.11.2005	27.12.2005
1	1MAI6181JU	2MAI6181JU	3MAI6181JU	4MAI6181JU	9MAI6181JU	10MAI6181JU	11MAI6181JU	15MAI6181JU	16MAI6181JU	17MAI6181JU	18MAI6181JU	21MAI6181JU
2	1MAI6182JU	2MAI6182JU	3MAI6182JU	4MAI6182JU	9MAI6182JU	10MAI6182JU	11MAI6182JU	15MAI6182JU	16MAI6182JU	17MAI6182JU	18MAI6182JU	21MAI6182JU
3	1MAI6183JU	2MAI6183JU		4MAI6183JU	9MAI6183JU	10MAI6183JU	11MAI6183JU	15MAI6183JU	16MAI6183JU	17MAI6183JU	18MAI6182JU	21MAI6183JU
4	1MAI6184JU	2MAI6184JU	3MAI6184JU		9MAI6184JU	10MAI6184JU	11MAI6184JU	15MAI6184JU	16MAI6184JU	17MAI6184JU	18MAI6182JU	21MAI6184JU
5	1MAI6185JU	2MAI6185JU	3MAI6185JU	4MAI6185JU	9MAI6185JU	10MAI6185JU	11MAI6185JU	15MAI6185JU	16MAI6185JU	17MAI6185JU	18MAI6182JU	21MAI6185JU
6	1MAI6186JU	2MAI6186JU	3MAI6186JU	4MAI6186JU	9MAI6186JU	10MAI6186JU	11MAI6186JU	15MAI6186JU	16MAI6186JU	17MAI6186JU	18MAI6182JU	21MAI6186JU

Preglednica 4 prikazuje zaporedje odvzemov, datum odvzema posameznega vzorca in dan v letu.

Preglednica 4: Rastišče Maigmol: odvzemi vzorcev pri šestih drevesih (MAI3271JU, MAI3272JU, MAI3273JU, MAI3274JU, MAI3275JU, MAI3276JU), zaporedne številke, datumi in dnevi v letu vseh odvzemov.

Številka odvzem	Datum	Dan v letu
1	18.2.2005	49
2	5.3.2005	64
3	22.3.2005	81
4	4.4.2005	94
9	14.6.2005	165
10	28.6.2005	179
11	12.7.2005	193
15	22.9.2005	265
16	10.10.2005	283
17	25.10.2005	298
18	7.11.2005	311
21	27.12.2005	361

Vzorci, približne velikosti 3×2×2 cm so bili odvzeti s pomočjo dleta in kladiva, po odvzemu fiksirani v raztopini FAA (50 % alkohol, očetna kislina CO₃COOH in 30 % formalin), ter po enem tednu sprani z vodo in shranjeni v 70 % etanolu (Slika 18). Vzorci so zajemali floem, kambij in nekaj ksilemskih branik.



Slika 18: Odvzet vzorec shranjen v zaprti posodi v 70 % etanolu (foto: Željko M.).

3.3 PRIPRAVA MIKROSKOPSKIH PREPARATOV

3.3.1 Obrezovanje vzorcev

Vzorce smo najprej zmanjšali v vseh treh smereh. Pri tem smo najprej z britvico odstranili odvečni ksilem (starejše branike) in nato v radialni smeri vzorec obrezali tako, da smo ohranili približno 3 mm širok del tkiva (tangencialna dimenzija). Vzorec smo skrajšali na dolžino 5 mm. V radialni smeri je vzorec vseboval braniko 2004, nastajajočo braniko 2005, kambijevo cono in najmlajši del floema. Tak vzorec je bil pripravljen za infiltracijo v parafinu. Odstranjeno tkivo smo shranili v epruveti v 70 % etanolu. Pri obrezovanju smo si pomagali z britvico, kladivom, pinceto, če je bil kakšen vzorec prevelik, pa smo uporabili dleto.

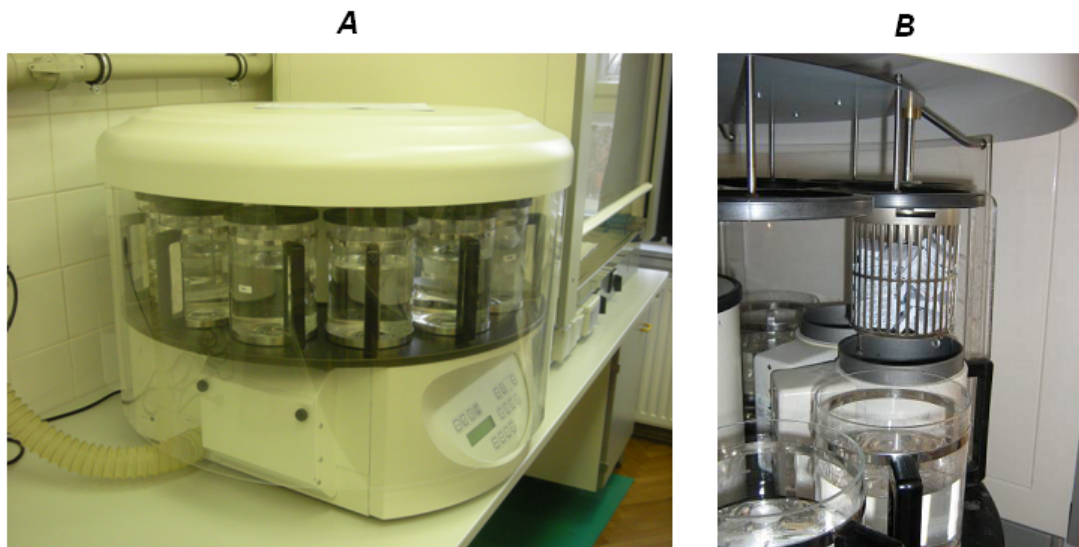
3.3.2 Priprava anatomskih preparatov z rotacijskim mikrotomom za svetlobno mikroskopijo

Trajne anatomske preparate za preiskavo tkiv smo izdelali z rotacijskim mikrotomom pod vodstvom Martina Zupančiča v laboratoriju na Katedri za tehnologijo lesa, po uveljavljenem postopku (Prislan, 2007). Pred pričetkom rezanja je bilo potrebno vzorce prepočiti s parafinom. Vsak vzorec smo dali v označeno kaseto. Potem smo kasete zložili v košaro tkivnega preparatorja Leica TP 1020 (Slika 19 B) in pričeli s postopkom dehidracije

z etanolom in bio-clearom (komercialno ime za topilo na osnovi D-limonena) ter prepajanjem vzorcev s parafinom. Preparator ima 12 reagenčnih posod z različnimi raztopinami, program in mehanizem preparatorja pa omogočata avtomatsko prestavljanje vzorcev iz ene reagenčne raztopine v drugo po želenem času (Slika 19 A). V prvih sedmih reagenčnih posodah smo kasete dehidrirali v različnih koncentracijah etanola različno dolgo po navodilih Rossija in sodelavcev (2006). Pričeli smo s 70 % etanolom ter nadaljevali z 90 %, 95 % in 100 % etanolom. V prvi in drugi reagenčni posodi je bil čas dehidracije 2 uri, v nadaljnjih pa po 1,5 ure. Po dehidraciji v alkoholu smo v treh posodah kasete z vzorci dehidrirali po 1,5 ure v 100 % bio-clearu. V zadnjih dveh posodah pa je po 2 uri potekalo prepajanje s parafinom (Preglednica 5). Celoten postopek je trajal 20 ur.

Preglednica 5: Prikaz zaporedja korakov dehidracije mikro vzorčkov z etanolom in bio-clearom ter prepajanje 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



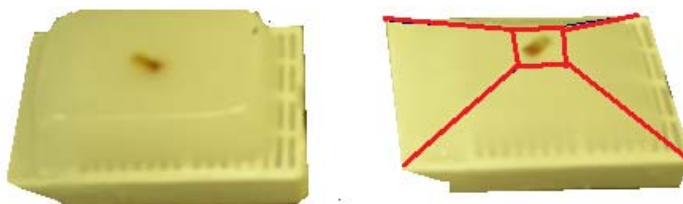
Slika 19: A - Preparator za prepajanje tkiv Leica TP 1020, v katerem izvajamo postopek dehidracije z etanolom in bio-clearom ter prepajanje s parafinom; B – Košara preparatorja Leica TP 1020, v kateri so zložene označene kasete z mikro vzorčki (foto: Željko M.).

Ko je bil postopek prepajanja zaključen, smo pripravili parafinske bloke s tkivi. Kasete z vzorci smo postavili na grelni ploščo parafinskega dispensorja Leica EG 1120. Parafin se je pri tem v kaseti stalil. Kaseto smo nato odprli in obdržali tisto polovico kasete, na kateri je bila s svinčnikom napisana oznaka vzorca. Vzorec, ki je bil z oznako s svinčnikom orientiran v radialni smeri, smo postavili v kovinsko posodico s parafinom (pod kotom 45° glede na robove kasete) in ga zalili s staljenim parafinom (temperatura 60°C), s čemer smo skušali preprečiti nastajanje mehurčkov. Posodico smo postavili v petrijevko z mrzlo vodo in z ogrevano pinceto Leica EG F (Slika 20) držali vzorec na mestu toliko časa, da se je parafin nekoliko strdil (dno kovinske posodice je postalo belkasto). S tem smo dosegli, da se je naš vzorec prijel na dno in se v nadaljevanju ni premikal. V naslednjem koraku smo postavili na posodico označeno polovico kasete, dolili parafin in jo postavili na mizo za toliko časa, da se je parafin pri sobni temperaturi strdil. Vzorce smo nato postavili v hladilnik za približno 20 minut, da smo nato lahko odstranili parafinske bloke iz posodic.



Slika 20: Grelna plošča parafinskega dispenzorja Leica EG 1120 in ogrevana pinceta Leica EG F za obračanje vzorčkov (foto: Željko M.).

Ohlajenim vzorčkom je bilo nato potrebno prikrojiti ploskve. Odvečen parafin na robovih vzorčka smo s tehničnim nožem (olfa nož) obrezali. Obrezali smo toliko odvečnega parafina, da je bil vzorček še vedno varno fiksiran v parafinu (Slika 21).

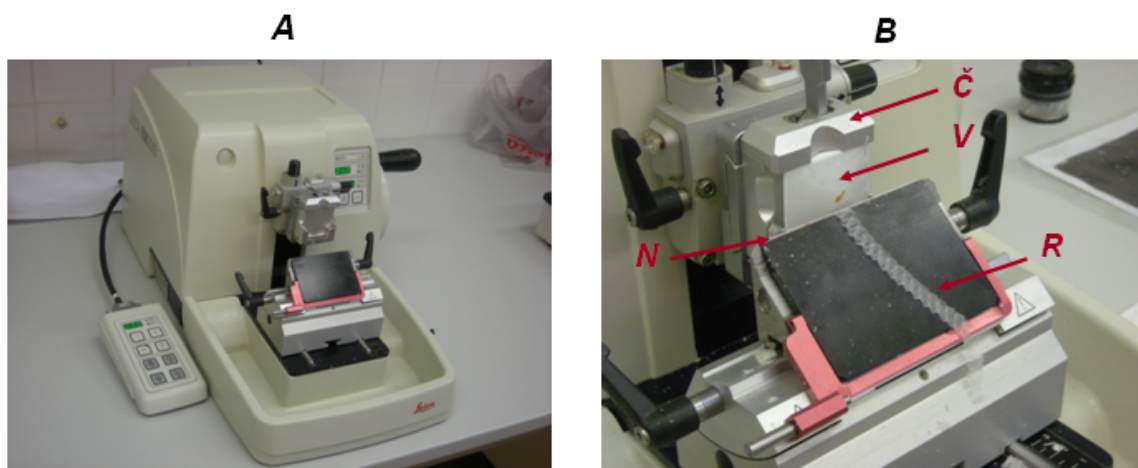


Slika 21: Na levi strani je neobrezan parafinski blok z vzorcem, na desni pa obrezan (foto: Željko M.).

Po tem smo ploskev na bloku vzorca v parafinu, namenjeno za rezanje, izravnali (»potrimali«). To smo storili s polavtomatskim rotacijskim mikrotomom Leica RM 2245 (Slika 22 A). Nato smo vzorce za približno en dan namočili v mrzlo vodo, da se je ksilemsko tkivo nekoliko napojilo z vodo in zmehčalo.

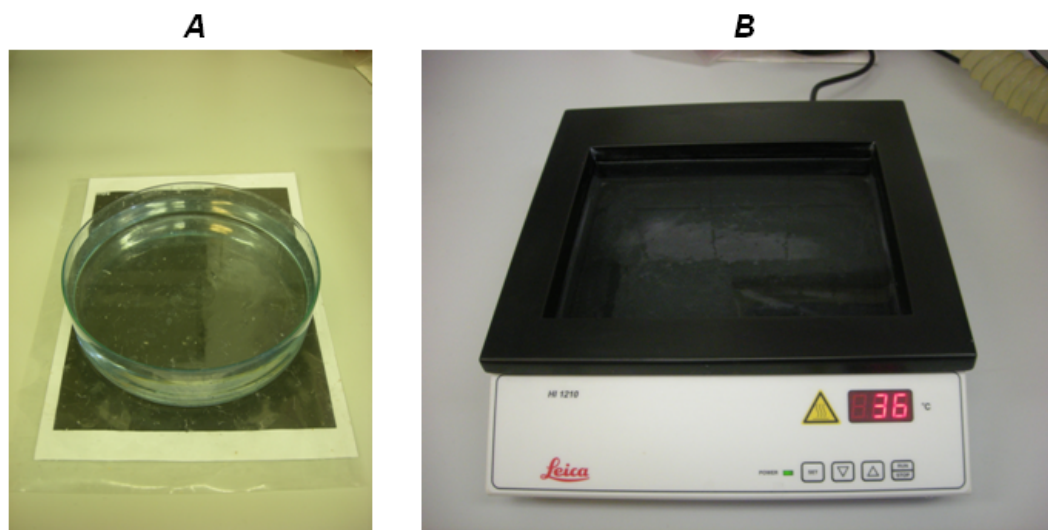
Rezanje preparatov prečnih prereзов tkiv je potekalo s polavtomatskim rotacijskim mikrotomom Leica RM 2245. Uporabili smo nizkoprofilne jeklene nože za rezanje trših

tkiv Feather N34H za enkratno uporabo. Za učinkovito porabo celotnega rezila posameznega noža ter kvalitetno rezanje preparatov smo nož postopoma premikali za dolžino vzorca, tako da smo vedno rezali z neobrabljenim delom rezila. Del rezila, kjer je potekalo odrezovanje, se je namreč že po nekaj rezih skrhal. Za rezanje smo najprej uporabili del noža ob desnem robu, ter nato nadaljevali po celotni širini rezila tako, da smo del obrabljenega noža vedno odmaknili in nadaljevali na neobrabljenem delu.



Slika 22: A - Polavtomatski rotacijski mikrotom Leica RM 2245; B – sestavni deli rezalnega mehanizma mikrotoma sta nizko profilni jekleni nož Feather N34H (N) in vpenjalna čeljust za parafinske blokce (Č) z vzorcem v parafinu (V), prikazan pa je tudi »trak« odrezanih rezin (R) (foto: Željko M.).

Na mikrotomu smo nastavili debelino rezin na 7 μm in med rezanjem po potrebi debelino rezin povečali. Odrezane rezine v parafinu smo s pomočjo igle in pincete postavili v posodo s hladno vodo (Slika 23 A). Tu smo tudi odstranili strgane in neuporabne rezine. Nato smo jih s pomočjo objektnega stekelca prestavili v vodo ogreto na 36 °C, ki je bila v vodni kopeli Leica HI 1210 (Slika 23 B). Zaradi toplote so se prej nagubane rezine nekoliko raztegnile in poravnale. Rezine smo nato pobrali iz vode z objektnim steklom, ki je bil premazan z albuminom, s čemer so povečali oprijem rezin na objektnem stekelcu. Zadostovala je že majhna količina albumina, ki smo jo z rahlim potegom kazalca na roki razmazali po objektnem stekelcu. Objektna stekla z odrezanimi rezinami smo nato postavili v sušilnik na 70 °C za približno 20 min.



Slika 23: A – posoda s hladno vodo, B - vodna kopel Leica HI 1210 s temperaturo 36 °C (foto: Željko M.).

Pred začetkom barvanja preparatov smo morali preparate očistiti, tako da smo odstranili parafin. Podobno kot pri vklapljanju v parafin smo preparate najprej za določen čas izpostavili 100 % raztopini bio-cleara in 99 % koncentraciji etanola (Preglednica 6).

Preglednica 6: Odstranjevanje parafina dehidracija rezin z 99% etanolom in barvanje pred vklopom.

<i>Raztopina</i>	<i>Čas (min)</i>
<i>Bio - clear</i>	<i>10</i>
<i>Bio - clear</i>	<i>10</i>
<i>Etanol 95 %</i>	<i>15</i>
<i>Etanol 95 %</i>	<i>15</i>
<i>Mešanica barvil*</i>	<i>najmanj 30</i>
<i>Etanol 99 %</i>	<i>2 - 3</i>
<i>Etanol 99 %</i>	<i>15</i>

* za 300 ml mešanice barvil smo uporabili safranina, astro modro, deionizirajočo vodo in očetne kisline po recepturi Van der Werfove in sodelavcev (2007) kot sledi:

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

Raztopino smo mešali oz. tresli 20 minut in nato filtrirali. Raztopina se pogosto uporablja za barvanje rezin lesa ali skorje.

Ko smo preparate očistili parafina, smo se lotili barvanja. Rezine smo obarvali z mešanico safranina, astro modre, deionizirajoče vode in očetne kisline (Van der Werf in sod., 2007). Barvanje je trajalo najmanj 30 min, lahko tudi dlje. Barvilo safranin je rdeče obarvalo polifenolne komponente, v našem primeru predvsem lignin, astro modro pa je obarvalo celulozne komponente celične stene. Celoten postopek barvanja je trajal približno 90 min. Po zaključenem barvanju smo odvečno barvilo iz preparata sprali s 95 % etanolom.

Na rezine na objektnem steklu smo nazadnje kanili vklopni medij Euparal, jih prekrili s krovnim steklom, odstranili mehurčke, ujete v vklopnem mediju, ter preparate obtežili z 200 g težkimi kovinskimi utežmi ter jih pustili obtežene vsaj 24 ur, da se je Euparal strdil. Vsako objektno steklo za preparat smo sproti označili z ustrezno oznako, ki je vsebovala številko drevesa ter datum odvzema.

Po končani izdelavi preparatov, smo vse preparate pregledali in izbrali najlepšo rezino na vsakem preparatu, ter jo označili s piko. Kasneje smo označene rezine analizirali. Preparate smo tudi uredili po datumih za vsako drevo. To nam je omogočilo hitrejše merjenje z manj napakami.

3.3.3 Analiza slike

Vse izdelane preparate smo analizirali s pomočjo svetlobnega mikroskopa Nikon Eclipse E800 (Slika 24), digitalne kamere (Nikon-DS Fi1), osebne računalnika in računalniškega programa NIS elements BR-3.0. Mikroskopiranje smo opravili v svetlem polju, po potrebi pa tudi v polarizirani svetlobi, slednje za določanje začetka odlaganja sekundarne celične stene. V polarizirani svetlobi se celice v lesu, kjer se je že začela odlagati sekundarna stena (SW), svetijo. Celice, kjer je odlaganje celične stene že zaključeno (MT), se svetijo najbolj intenzivno, celice, kjer se je sekundarna celična stena šele pričela odlagati, pa nekoliko manj. Celice kambijeve cone (CC) in celice v lesu, ki vsebujejo le primarno steno (PC), pa se ne svetijo (Slika 25 B). Največkrat smo uporabili objektivne z 10× in 20× povečavo.

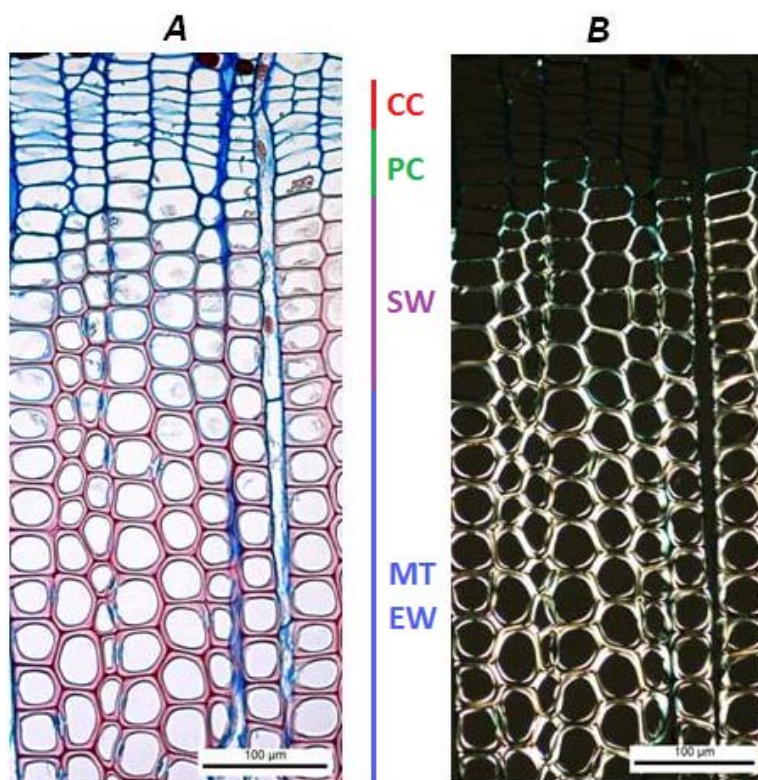
Sliko smo opazovali na zaslonu osebnega računalnika. V veliko pomoč, posebej pri merjenju, je bila premična in vrtljiva objektna miza mikroskopa, ki omogoča obračanje preparatov v poljuben položaj. Položaj slike na zaslonu lahko uravnavamo tudi s položajem oz. zasukom digitalne kamere, ki je nameščena na vrhu mikroskopa. Program NIS elements BR – 3.0. omogoča obdelavo slik s številnimi filtri, s katerimi lahko uravnavamo delež rdeče, zelene in modre barve, svetlost ter kontrast. Ta program, poleg že omenjenih funkcij, z ustrezno opremo (digitalno kamero) omogoča prenos »žive« slike iz mikroskopa na zaslon računalnika. To pomeni, da se v primeru premika objektna mize ustrezno spremeni tudi slika na zaslonu. Vsakokrat, ko smo spremenili povečavo, smo izbrali ustrezno kalibracijo za preračun povečave, na kar smo lahko pričeli s štetjem in merjenjem celic. S kalibracijo smo zagotovili, da so bile merjene enote v skladu s standardnim merskim sistemom (mm, μ m). Vse izvedene meritve (število posameznih tipov celic pri posameznem drevesu) smo vpisovali v posebej pripravljeno tabelo za posamezno rastišče. Po potrebi smo preparat tudi slikali s pomočjo digitalne kamere (Nikon-DS Fi1) na vrhu mikroskopa. Šifra slike je bila sestavljena iz datuma odvzema, rastišča in številke drevesa.



Slika 24: Mikroskop Nikon Eclipse E800 z digitalno kamero Nikon-DS Fi1 (K) s katero s pomočjo računalnika, merimo dimenzije ali štejemo število celic (foto: Željko M.).

Na preučevanem preparatu smo merili oz. šteli število kambijevih celic (CC), število celic v fazi razvoja primarne celične stene (PC), število celic v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in število odraslih celic (MT) na dan vzorčenja. Dobljene rezultate smo vpisovali v posebej pripravljeno tabelo v programu Microsoft Excel, po merjenju pa smo meritve statistično obdelali.

Odlaganje sekundarne celične stene (SW) smo določili z opazovanjem tkiv pod polarizirano svetlobo, indikator pa je bilo tudi obarvanje z barvili safranin in astra modro. V modro obarvanih tkivih je bila prisotna zgolj celuloza in hemiceluloze, popolnoma rdeče obarvane celične stene pa so nakazovale, da se je lignin inkrustriral v celične stene.



11.6.2005 (162. dan)

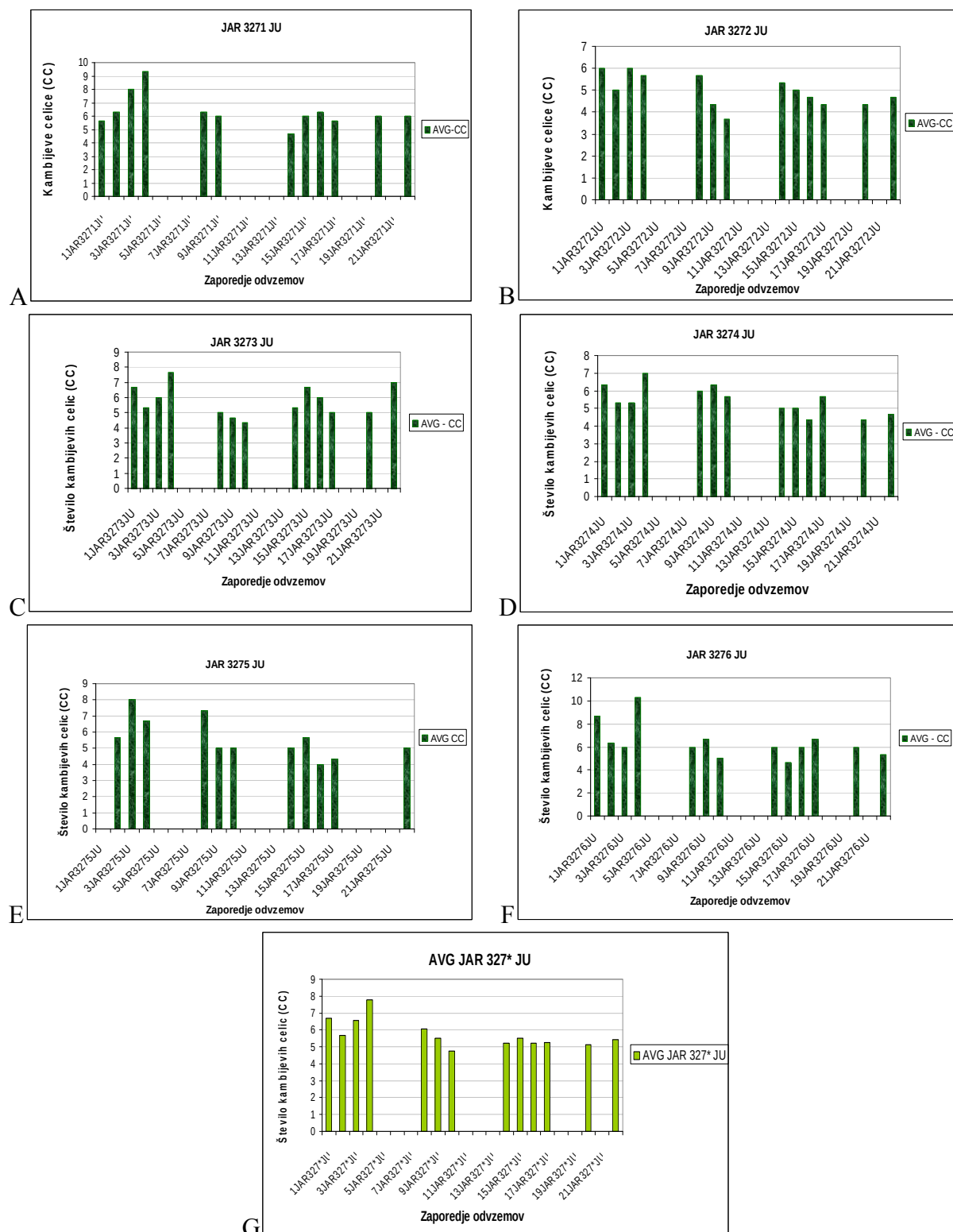
Slika 25: Preparat JAR3275JU, odvzem 11.6.2005, rastiščem Jarafuel pripravljen za analizo. A – preparat obarvan z rdečim safraninom in modrim astra modrim, tehnika svetlo polje; B – isti preparat v polarizirani svetlobi; CC – kambijeve celice, PC – postkambijeve celice, SW – celice v fazi lignifikacije celične stene, MT EW – odrasle celice ranega lesa (foto: Željko M.).

4 REZULTATI IN RAZPRAVA

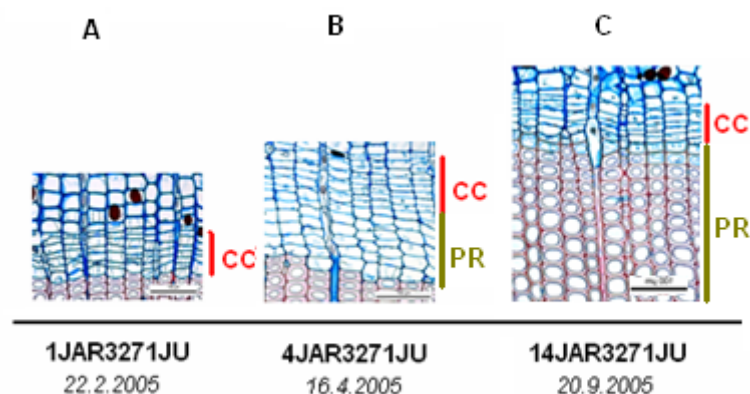
4.1 KAMBIJEVA AKTIVNOST PRI ALEPSKEM BORU

4.1.1 Rastišče Jarafue

Slika 26 prikazuje število CC celic pri šestih drevesih z rastišča Jarafuel od 22.2.2005 (53. dan v letu) do 8.2.2006 (39. dan v letu 2006). Razvidno je kako se je število CC celic spreminjalo pri posameznem drevesu v času rastne sezone 2005. Prikazane pa so tudi skupne povprečne vrednosti vseh 6 dreves (Slika 26 G) za omenjeno rastišče. Kambij je v času od 22.2.2005 (53. dan) do 25.3.2005 (84. dan) sestavljalo od 4 do 8 slojev celic z majhnimi radialnimi dimenzijami. Ob kambiju nismo opazili novonastalih celic v SW fazi, kar nakazuje, da je kambij miroval in da se celične delitve še niso začele. Povečanje števila CC celic smo zabeležili v času od 11.3.2005 (70. dan) do 25.3.2005 (84. dan), ko je v povprečju štela 5 do 9 celic v radialnem nizu. Povečanje števila CC celic in celice v SW fazi nakazujejo, da je prišlo do aktivacije kambija. Iz grafov (Slika 26) lahko razberemo, da se je pri drevesih 1 in 5 (JAR3271JU in JAR3275JU) število CC celic povečalo, pri drevesih 2, 3, 4 in 6 (JAR3272JU, JAR3273JU, JAR3274JU in JAR3276JU) pa se je število CC celic od 22.2.2005 (53. dan) do 11.3.2005 (70. dan) celo nekoliko zmanjšalo. To je najverjetneje posledica variabilnosti števila CC celic po obodu drevesa. Iz dobljenih rezultatov je moč razbrati, da se po tem število CC celic pri vseh drevesih razen pri drevesu 5 (JAR3275JU) povečuje do 16.4.2005 (106 dan) (Slika 27). Pri drevesu 5 (JAR3275JU) smo maksimalno število CC celic zabeležili v obdobju od 11.3.2005 (70. dan) do 25.3.2005 (84 dan). Takrat je kambij vseboval 7 do 11 slojev celic. Nato je število CC celic začelo upadati in od 25.6.2005 (176. dan) do 8.7.2005 (189. dan) je bilo doseženo minimalno število, 3 do 6 slojev celic. V nadaljevanju rastne sezone se je število CC celic pri drevesu 5 (JAR3275JU) nekoliko povečalo in od 20.9.2005 (263. dan) do 8.10.2005 (281. dan) je bil dosežen drugi maksimum števila celic v kambiju. Takrat je kambij vseboval 4 do 8 celic. Zaključek kambijeve aktivnosti pri drevesih 2, 4 in 6 (JAR3272JU, JAR3274JU in JAR3276JU) je nastopil že v obdobju od 25.6.2005 (176. dan) do 8.7.2005 (189. dan). Pri drevesih 1, 3 in 5 (JAR3271JU, JAR3273JU in JAR3275JU) pa je bil kambij aktiven vse do 20.9.2005 (263. dan) oz. 8.10.2005 (281. dan). Takrat je kambij sestavljalo 4 do 7 slojev celic, toliko kot pred njeno reaktivacijo spomladi.



Slika 26: Rastišče Jarafuel: število CC celic pri šestih drevesih (JAR3271JU, JAR3272JU, JAR3273JU, JAR3274JU, JAR3275JU, JAR3276JU) (A-F) in povprečje za vseh šest dreves (G) v obdobju od 22.2.2005 do 8.2.2006.



Slika 27: Rastišče Jarafuel, drevo JAR3271JU: Število CC celic na dan 22.2., 16.4. in 20.9.2005. A – kambijeva cona (CC) v mirujočem stanju, sestavljena je iz 4 do 5 celic v radialnem nizu. B – aktivna kambijeva cona, vsebuje 6 do 8 celic, vidna je ksilemska branika, nastala v letu 2005 (prirastek PR – ksilemske celice, nastale v tem letu). C – kambijeva cona ni več aktivna. Merilna daljica 100 µm (foto: Željko M.).

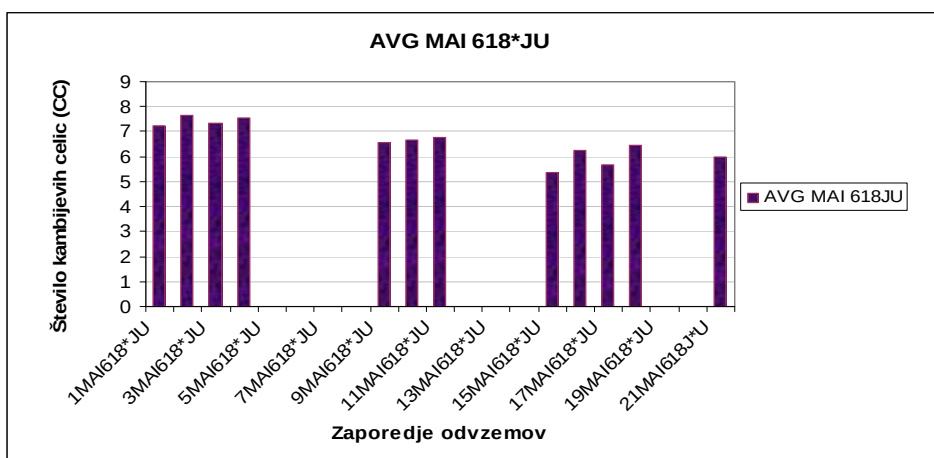
4.1.2 Rastišče Maigmo

Število CC celic pri posameznem drevesu z rastišča Maigmo v rastni sezoni 2005 predstavljamo v preglednicah. Po pregledu nekaj naključnih vzorcev smo se odločili, da ne bomo naredili in analizirali preparatov vseh vzorcev. Izkazalo se je namreč, da pri nekaterih dreves s tega rastišča ni prišlo do aktivacije kambija in da branika 2005 ni nastala.

PC celic sicer ni bilo, vendar so bile CC celice številne s tankimi celičnimi stenami in majhnimi radialnimi dimenzijami, zato smo sklepali, da kambij ni v dormantnem stanju.

Preglednica 7: Maigmo: število celic v kambijevi coni od 18.2.2005 do 27.12.2005 pri raziskanih vzorcih.
Opomba »Ni preparata«, pomeni, da preparata nismo naredili.

Odvzem	Datum	Drevo 1	Drevo 2	Drevo 3	Drevo 4	Drevo 5	Drevo 6
1	18.2.2005	8	7	Ni preparata	Ni preparata	7	Ni preparata
2	5.3.2005	8	8	Ni preparata	8	7	Ni preparata
3	22.3.2005	7	8	Ni preparata	5	Ni vzorca	Ni preparata
4	4.4.2005	7	7	9	8	9	8
9	14.6.2005	7	5	7	7	7	6
10	28.6.2005	7	6	Ni preparata	8	6	Ni preparata
11	12.7.2005	8	7	Ni preparata	Ni preparata	6	Ni preparata
15	22.9.2005	6	4	6	5	6	6
16	10.10.2005	8	5	Ni preparata	Ni preparata	5	Ni preparata
17	25.10.2005	6	5	5	7	6	5
18	7.11.2005	7	6	Ni preparata	Ni preparata	7	6
21	27.12.2005	6	6	7	4	6	5

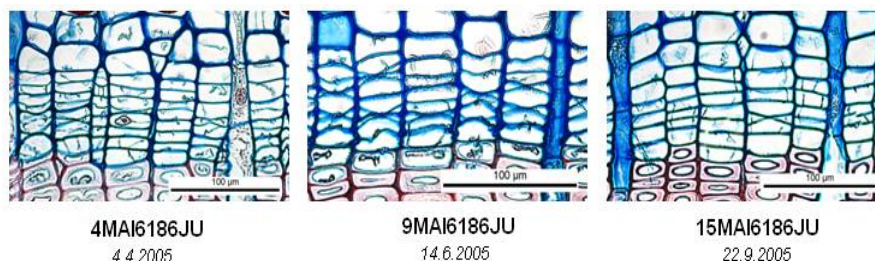


Slika 28: Maigmo 2005: število celic v kambijevi coni, povprečje za drevesa 1, 2 in 5 (MAI6181JU, MAI6182JU in MAI6185JU).

Slika 28 prikazuje število celic v kambiju pri drevesih 1, 2 in 5 (MAI6181JU, MAI6182JU in MAI6185JU) iz Maigmoja od 18.2.2005 (49. dan v letu) do 27.12.2005 (361. dan v letu). Iz slike je razvidno, da je spreminjanje števila CC celic tekom rastne sezone manj izrazito kot pri drevesih z Jarafuela. Vidno je tudi, da število CC celic med 18.2. in 5.3.2005 najprej naraste iz 5 do 8 na 7 do 9 slojev celic nato med 5.3. in 22.3.2005 upade in med 22.3 in 4.4.2005 spet naraste. Tudi v nadaljevanju rastne sezone med 4.4 in 7.11.2005 je opaziti variiranje CC celic in sicer 4 do 9 slojev.

Kambij je v času od 18.2.2005 (49. dan) do 4.4.2005 (94. dan) sestavljalo 5 do 8 slojev celic z majhnimi radialnimi dimenzijami. PC celic še ni bilo vendar po številu, radialnih dimenzijah in po debelini celičnih sten CC celic se zdi, da kambij ni bil v popolnoma mirujočem stanju. V obdobju od 18.2.2005 (49. dan) do 5.3.2005 (64. dan) pa je bilo v kambiju 7 do 9 slojev celic pri izbranih drevesih na tem rastišču v letu 2005. Sledi upad števila CC celic vse do 22.9.2005 (265. dan), ko je v kambiju 4 do 6 nizov celic. Takrat doseže število CC celic minimum. V nadaljevanju rastne sezone od 10.10.2005 (283. dan) do 7.11.2005 (311. dan) je zaznati ponoven porast števila CC celic in na koncu rastne sezone je kambij sestavljalo 4 do 7 slojev celic.

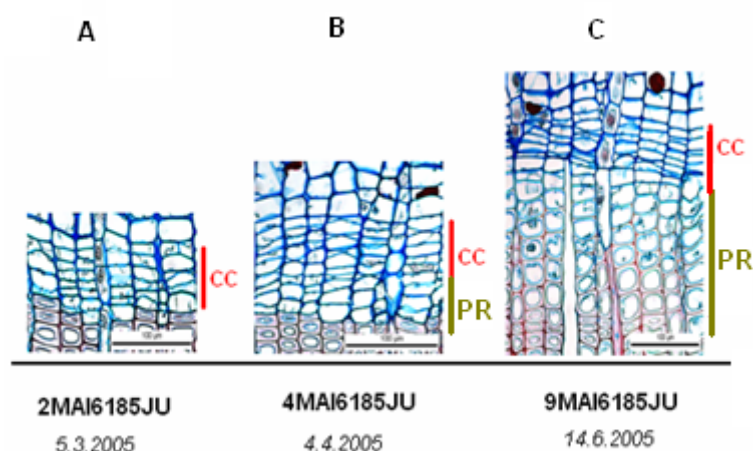
Pri drevesih 3, 4 in 6 (MAI6183JU, MAI6184JU in MAI6186JU) pa dinamike kambijevega delovanja nismo zabeležili, ker nismo naredili vseh preparatov. Izdelali smo preparate naključno izbranih vzorcev odvzetih v različnih trenutkih domnevne vegetacijske dobe, ko je bilo po našem predvidevanju najbolj verjetno da bo kambij aktiven (4.4.2005 - 94. dan, 14.6.2005 - 165. dan, 22.9.2005 - 265. dan, 25.10.2005 - 298. dan in 27.12.2005 - 361. dan). Ker na vse našete datume kambij ni bil aktiven smo sklepali, da pri teh drevesih sploh ni prišlo do aktivacije CC celic.



Slika 29: Maigmo 2005: prikaz kambijeve neaktivnosti v obdobju od 4.4.2005 do 22.9.2005 pri drevesu 6 (MAI6186JU) (foto: Željko M.)

Na osnovi podatkov, ki smo jih pridobili s pomočjo preparatov vzorcev dreves 1, 2 in 5 (MAI6181JU, MAI6182JU in MAI6185JU) pa lahko sklepamo, da je število CC celic postopno naraščalo in 4.4.2005 (94. dan) doseglo maksimum (Slika 30). V kambiju je bilo takrat 6 do 10 slojev celic. Do konca rastne sezone je število CC celic postopno upadlo in 22.9.2005 (265. dan) doseglo minimum (5 slojev celic). Do konca rastne sezone 2005 je število CC celic zopet nekoliko naraslo (6 slojev celic).

Na tem rastišču se je pokazala tudi velika variabilnost števila CC celic, tako po obodu drevesa, kot tudi med drevesi.



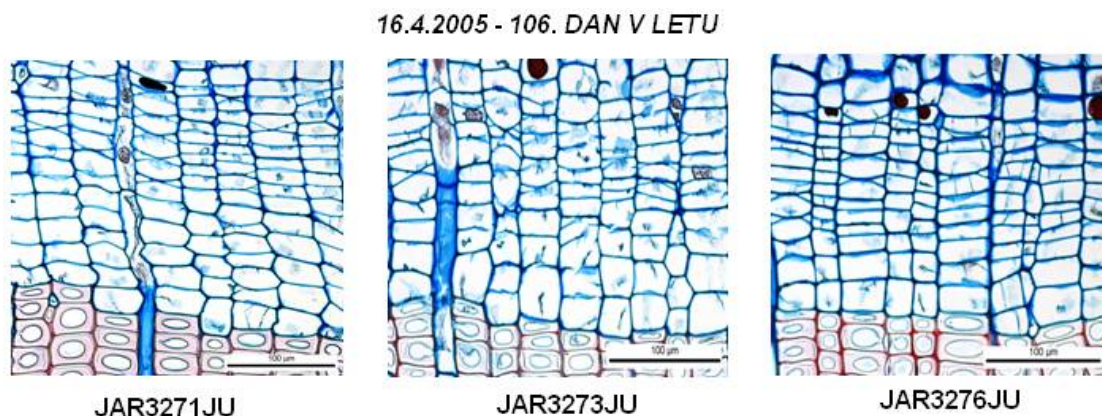
Slika 30: Rastišče Maigmo, drevo MAI6185JU: širina kambijeve cone na dan 5.3., 4.4. in 14.6.2005. A - kambijeva cona (CC) v mirujočem stanju, sestavljena je iz 6 do 8 celic v radialnem nizu. B – aktivna kambijeva cona, vsebuje 7 do 9 celic, vidna je ksilemska branika, nastala v letu 2005 (prirastek PR – ksilemske celice, nastale v tem letu). C – kambijeva cona ni več aktivna. Merilna daljica 100 μ m (foto: Željko M.).

4.2 NASTAJANJE KSILEMSKE BRANIKE V RASTNI SEZONI 2005

4.2.1 Rastišče Jarafuel

Slika 32 prikazuje število postkambialnih celic (PC), celic v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in zrelih celic (MT) pri šestih drevesih iz Jarafuela od 22.2.2005 (53. dan v letu 2005) do 8.2.2006 (39. dan v letu 2006). Sledimo lahko razvoj ksilemske branike in števila celic v različnih fazah diferenciacij.

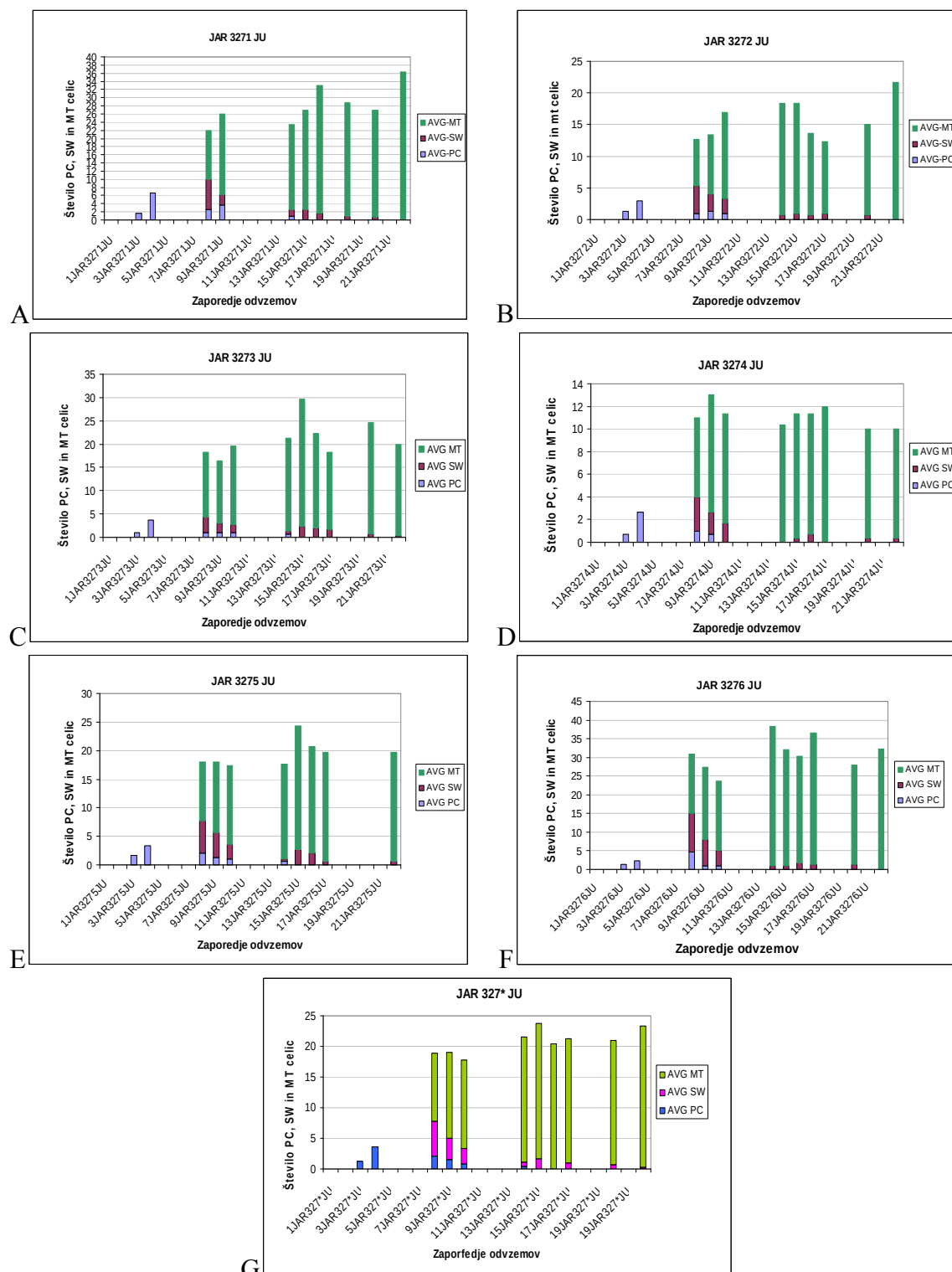
Po začetku celične delitve v kambiju so se po prvih periklinih delitvah pojavile nove celice lesa, ki najprej rastejo površinsko. To so PC celice. Pri vseh šestih drevesih so se prve PC celice pojavile v obdobju med 11.3.2005 (70. dan) in 25.3.2005 (84. dan). V obdobju med 25.3.2005 (84. dan) in 16.4.2005 (106. dan) PC celice dosežejo maksimalno število in sicer od 2 do 4 slojev (Slika 31) razen pri 6. drevesu, ko celice dosežejo maksimalno število v obdobju med 16.4.2005 (106. dan) in 11.6.2005 (162. dan) in sicer od 4 do 5 slojev. V tem obdobju pa je začelo pri ostalih petih drevesih število PC celic upadati.



Slika 31: Rastišče Jarafuel: maksimalno število postkambijalnih celic (PC) 16.4.2005 (106. dan) pri treh drevesih (JAR3271JU, JAR3273JU in JAR3276JU) (foto: Željko M.).

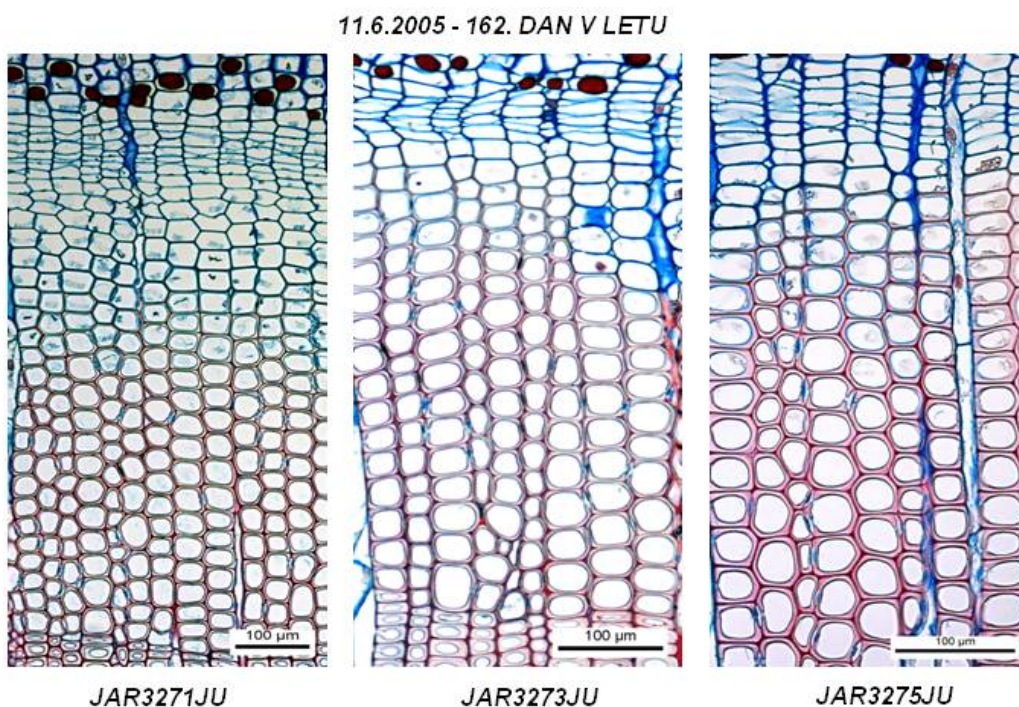
V obdobju od 16.4.2005 (106. dan) do 11.6.2005 (162. dan) niso bili odvzeti vzorci z dreves zato ne moremo natančno določiti kdaj so se pojavile prve SW celice in kdaj prve MT celice. Zabeležili smo variabilnost v številu SW in MT celic po obodu posameznega drevesa, kot tudi med drevesi. Do dne 11.6.2005 je drevo 4 (JAR3274JU) razvilo od 2 do 4

slojev SW in od 6 do 8 slojev MT celic. Drevo 6 (JAR3274JU) pa je do istega dne razvilo od 10 do 11 slojev SW in od 14 do 18 slojev MT celic.



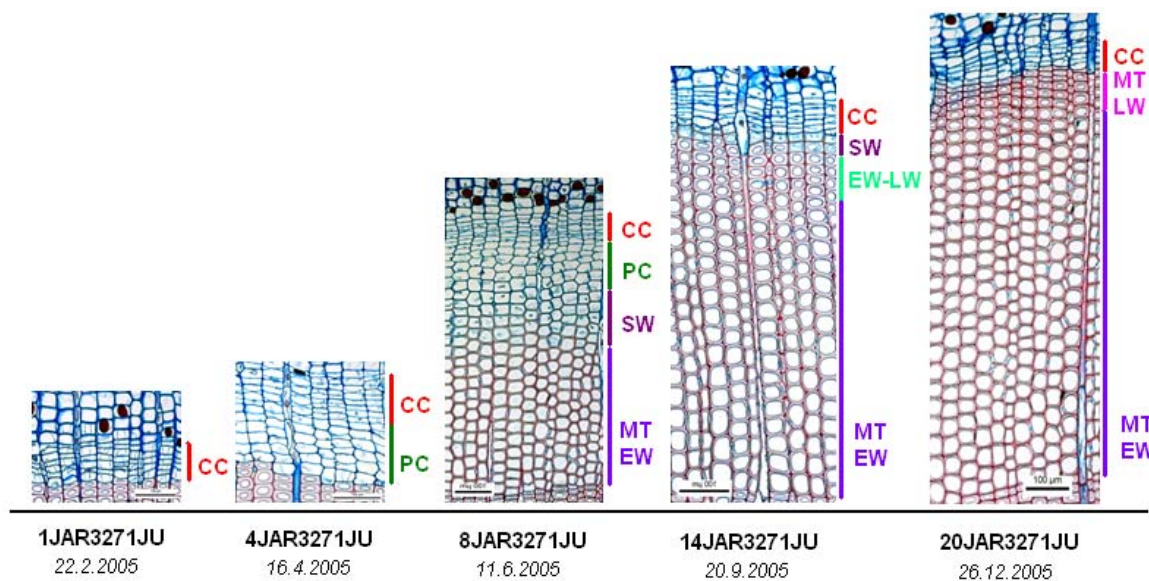
Slika 32: Rastišče Jarafuel: število postkambialnih celic (PC), celic v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in zrelih celic (MT) pri izbranih šestih drevesih (A-F) in povprečje za vsa drevesa (G) za obdobje od 22.2.2005 do 8.2.2006.

V obdobju od 16.4.2005 (106. dan) do 11.6.2005 (162. dan) smo zasledili prve SW in MT celice (Slika 33). V tem obdobju doseže število SW celic maksimum in sicer od 3 do 11 slojev in od 11.6.2005 (162. dan) naprej začne število SW celic upadati. Razvidno je tudi, da se pri drevesih 1, 2, 3 in 6 (JAR3271JU, JAR3272JU, JAR3273JU in JAR3276JU) v obdobju od 26.12.2005 (360. dan) do 8.2.2006 (39. dan v letu 2006) še poslednje SW celice razvile v MT celice. Pri drevesu 4 in 5 (JAR3274JU in JAR3275JU) pa smo opazili, da so 1 do 2 SW celice svoj razvoj nadaljevale v letu 2006.



Slika 33: Rastišče Jarafuel: prve celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in prve odrasle celice (MT) na dan 11.6.2005 (162. dan), pri treh drevesih (JAR3271JU, JAR3273JU in JAR3275JU) (foto: Željko M.).

V času od 16.4.2005 (106. dan) do 11.6.2005 (162. dan) se pojavijo tudi prve MT celice. Ker v tem času ni bil odvzet noben vzorec ne vemo natančno kdaj so se pojavile prve MT celice. V obdobju od 16.4.2005 do 11.6.2005 je nastalo od 7 do 17 MT celic v radialnem nizu. Na koncu rastne sezone je bilo kar pri štirih drevesih število MT celic manjše kot na sredini vegetacije. To je posledica variabilnosti števila celic oz. širine ksilemske branike po obodu drevesa.



Slika 34: Rastišče Jarafuel, drevo JAR3271JU: nastajanje ksilemske branike v letu 2005. CC - kambijeva cona, PC - celice v fazi primarne stene, SW – celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene, MT – odrasle celice, EW – rani les, LW – kasni les. Merilne daljice 100 μ m (foto: Željko M.)

4.2.2 Rastišče Maimo

Na tem rastišču so razvojne faze posameznih lesnih celic pri izbranih drevesih nastajali ob različnem času tekom vegetacijske sezone. Pri drevesu 3 in 4 (MAI6183JU in MAI6184JU) ni bilo na koncu rastne sezone niti ene odrasle celice za katero bi lahko zanesljivo trdili, da je nastala v letu 2005 čeprav smo med letom zabeležili posamezne PC in SW celice.

Presenetilo nas je, da smo zabeležili PC celice tekom rastne sezone ob koncu leta pa nismo mogli prepoznati zrelih celic, ki so nastale v letu 2005. Pri drevesu 3 (MAI6183JU) smo v obdobju od 14.6.2005 (165. dan) do 22.9.2005 (265. dan) in 4 (MAI6184JU) v obdobju od 5.3.2005 (64. dan) do 22.9.2005 (265. dan) opazili kar 1 do 4 PC celice v radialnem nizu. Med rastno sezono, v obdobju med 14.6.2005 (165. dan) in 25.10.2005 (298. dan), smo zabeležili 1 do 2 SW celici, na koncu rastne sezone 2005 pa nobene MT celice.

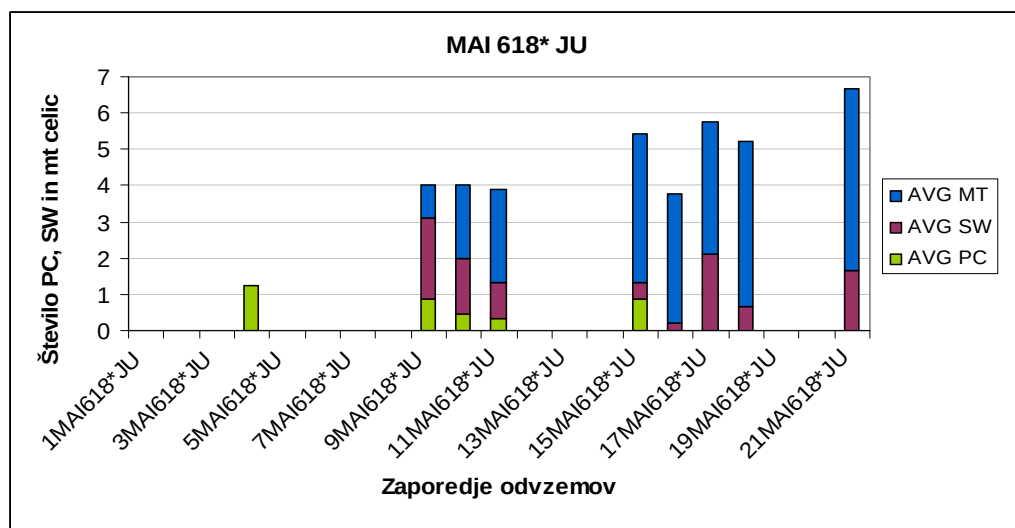
Pri drevesih 1, 2 in 5 (MAI6181JU, MAI6182JU in MAI6185JU), za katera so bili izdelani vsi preparati iz odvzetih vzorcev, so rezultati predstavljeni v Preglednica 8 kot tudi na skupnem grafu (Slika 35), ki prikazuje povprečne vrednosti celic v različnih fazah razvoja pri vzorcih odvzetih tekom rastne sezone. Iz Preglednica 8 je razvidno, da so se pri drevesu 2 (MAI6182JU) v obdobju od 5.3.2005 (64. dan) do 22.3.2005 (81. dan) pojavile prve PC celice. V tem obdobju sta pri tem drevesu nastali 1 do 2 PC celici. Pri drevesu 1 in 5 (MAI6181JU in MAI6185JU) pa so prve PC celice nastale v času od 22.3.2005 (81. dan) do 4.4.2005 (94. dan). V tem času pri teh dveh drevesih nastanejo 2 do 3 PC celice. To število celic (Slika 35) predstavlja tudi maksimalno število PC celic v tej rastni sezoni na tem rastišču. V času od 4.4.2005 (94. dan) do 14.6.2005 (165. dan) ni bil odvzet noben vzorec z dreves tako da nimamo podrobnih podatkov o nastajanju ksilemske branike v tem obdobju. V času med 14.6 (165. dan) in 12.7.2005 (193. dan) pri odvzetih vzorcih nismo zabeležili nič PC celic. Iz rezultatov je razvidno, da je na dan 12.7.2005 (193. dan) število PC celic upadlo z 1 do 2 na 0 do 1 PC slojev. Zadnje PC celice so se prešle v fazo SW v obdobju od 12.7.2005 (193. dan) do 22.9.2005 (265. dan). Pri drevesu 1 in 5 (MAI6181JU in MAI6185JU) v obdobju od 4.4.2005 (94. dan) do 14.6.2005 (165. dan) nastanejo tudi prve SW in MT celice. Takrat smo zabeležili 2 do 5 SW in 2 do 3 MT celice (Slika 36).

Preglednica 8: število PC, SW in MT skozi celotno rastno obdobje od 22.2.2005 do 8.2.2006, za vseh šest dreves z Maigmoja.

	Drevo 1			Drevo 2			Drevo 3		
	AVG PC	AVG SW	AVG MT	AVG PC	AVG SW	AVG MT	AVG PC	AVG SW	AVG MT
1MAI618JU	0	0	0	0	0	0	Ni preparata		
2MAI618JU	0	0	0	0	0	0	Ni preparata		
3MAI618JU	0	0	0	1	0	0	Ni preparata		
4MAI618JU	2	0	0	0	0	0	0	0	0
9MAI618JU	0	3	2	2	0	0	1	2	0
10MAI618JU	0	2	3	1	0	0	Ni preparata		
11MAI618JU	0	0	5	1	0	0	Ni preparata		
15MAI618JU	2	0	4	1	1	0	2	0	0
16MAI618JU	0	0	5	0	0	0	Ni preparata		
17MAI618JU	0	3	7	0	2	0	0	1	0
18MAI618JU	0	1	2	0	0	1	Ni preparata		
21MAI618JU	0	2	6	0	1	2	0	1	0

	Drevo 4			Drevo 5			Drevo 6		
	AVG PC	AVG SW	AVG MT	AVG PC	AVG SW	AVG MT	AVG PC	AVG SW	AVG MT
1MAI618JU	Ni preparata			0	0	0	Ni preparata		
2MAI618JU	0	4	0	0	0	0	Ni preparata		
3MAI618JU	0	1	0	Ni preparata			Ni preparata		
4MAI618JU	4	3	0	2	0	0	0	0	0
9MAI618JU	1	2	0	1	4	3	1	1	0
10MAI618JU	1	1	3	0	2	4	Ni preparata		
11MAI618JU	Ni preparata			0	1	5	Ni preparata		
15MAI618JU	1	1	0	0	1	8	1	0	0
16MAI618JU	Ni preparata			0	1	6	Ni preparata		
17MAI618JU	0	1	0	0	1	4	0	1	5
18MAI618JU	Ni preparata			0	1	11	0	0	2
21MAI618JU	0	1	0	0	2	9	0	0	4

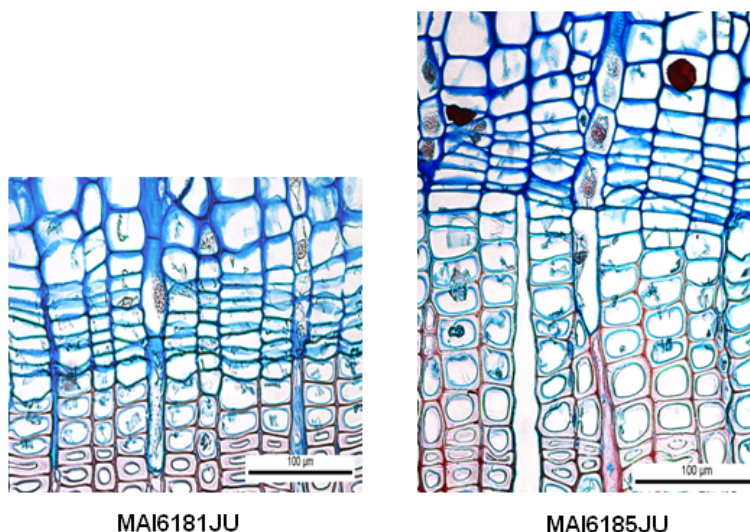
A



B

Slika 35: Rastišče Maigmo: (A) število postkambijalnih celic (PC), celic v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in zrelih celic (MT) pri šestih drevesih in (B) povprečje za 1. (MAI6181JU), 2. (MAI6182JU) in 5. (MAI6185JU) drevo od februarja 2005 do decembra 2005.

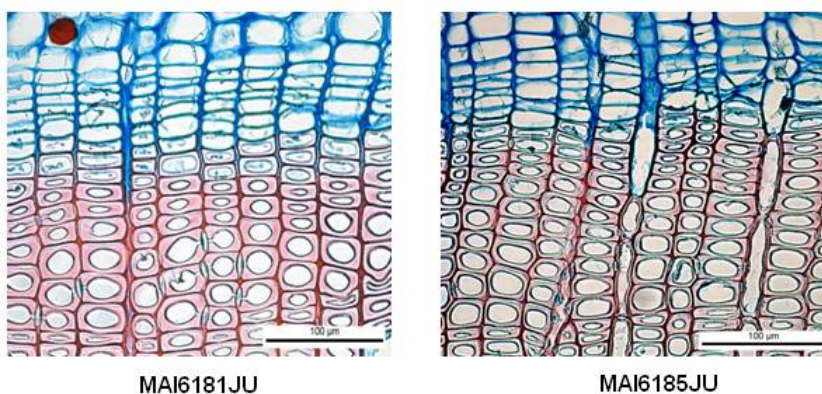
14.6.2005 - 165. DAN V LETU



Slika 36: Rastišče Maigmo: prve celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene (SW) in prve odrasle celice (MT) na dan 14.6.2005 (165. dan), pri dveh drevesih (MAI6181JU in MAI6185JU) (foto: Željko M.).

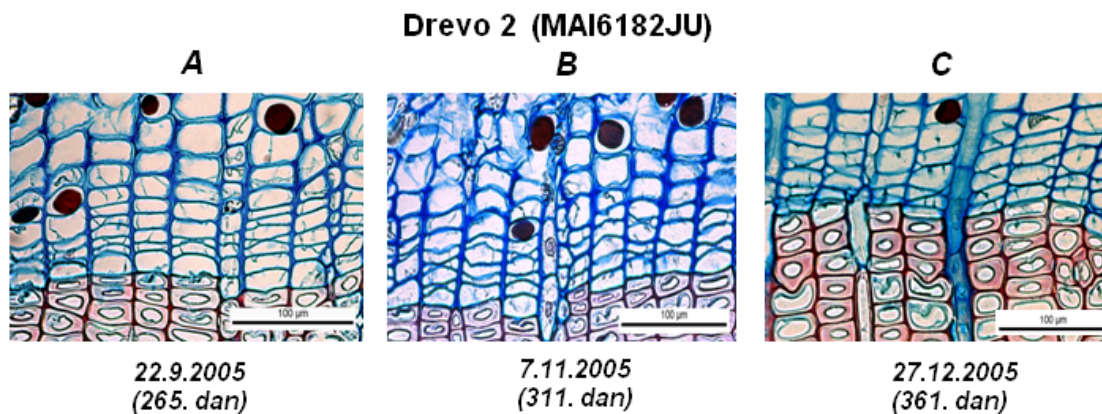
Skozi rastno sezono 2005 smo zasledili naraščanje in upadanje SW in MT, kar je posledica variabilnosti števila celic po obodu pri posameznem drevesu. Na koncu rastne sezone, 27.12.2005 (361. dan), je število MT celic 5 do 10 celic v radialnem nizu. Zanimivo pa je, da se ob koncu leta 2005, niso vse SW celice pretvorile v MT celice. Po 2 SW celici v radialnem nizu nista zaključili z odlaganjem in lignifikacijo celične stene (Slika 37). Svoj razvoj so nadaljevale v letu 2006.

27.12.2005 - 361. DAN V LETU



Slika 37: Rastišče Maigmo: SW in MT celice ob koncu rastne sezone na dan 27.12.2005 (361. dan), pri drevesu 1 in 5 (MAI6181JI in MAI6285JU) (foto: Željko M.).

Pri drevesu 2 (MAI6182JU) smo prve SW celice opazili v času od 12.7.2005 (193. dan) do 22.9.2005 (265. dan). V novo nastajajoči braniki je bilo 0 do 1 SW celic (Slika 38 A). Prve MT celice so nastale v času od 25.10.2005 (298. dan) do 7.11.2005 (311. dan). Takrat je dozorela 0 do 1 MT celica (Slika 38 B).



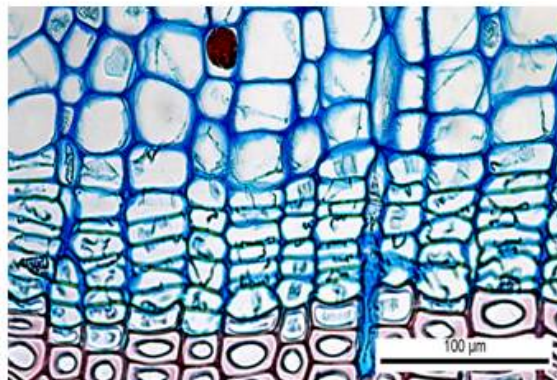
Slika 38: Rastišče Maigmo: število SW in MT celic na dan 22.9.2005 (265. dan) (0-1 SW, 0 MT celice), 7.11.2005 (311. dan) (0-1 SW, 0-1 MT celice), in 27.12.2005 (361. dan) pri drevesu 2 (MAI6182JU) (1 SW, 2 MT celice) (foto: Željko M.).

Do konca rastne sezone je število SW celic nekoliko upadlo in ob zaključku rastne sezone naraščalo. Število MT celic je ob koncu rastne sezone 27.12.2005 (361. dan) naraslo z 0 do 1 na 1 do 2 celici v radialnem nizu. Na koncu rastne sezone se nekatere SW celice niso popolnoma oblikovale oz. dozorele v MT celice. Namreč 0 do 2 SW celici v radialnem nizu nista zaključili z odlaganjem in lignifikacijo celične stene. Svoj razvoj so nadaljevale v letu 2006. Ugotovili smo, da je pri drevesu 2 (MAI6182JU) v rastni sezoni 2005 nastala zelo ozka branika, ki je vsebovala 0 do 2 SW in 1 do 2 MT celici v radialnem nizu (Slika 38 C).

Pri drevesih 3, 4 in 6 (MAI6183JU, MAI6184JU in MAI6186JU) za katera niso bili izdelani vsi preparati je razvoj ksilemske branike v splošnem zelo podoben kot pri opisanih drevesih 1, 2 in 5 z nekaj razlikami. Pri drevesu 3 (MAI6183JU) smo opazili, da ob koncu rastne sezone 2005, 27.12. (361. dan), še vedno nekaj SW celic katere so svoj razvoj nadaljevale v letu 2006. Odraslih MT celic, ki bi nastale v rastni sezoni 2005 nismo mogli določiti, čeprav smo na preparatih tkiv odvzetih tekom rastne sezone opazili 1 do 4 SW celic (Slika 39). To je lahko posledica variabilnosti števila celic po obodu drevesa. Lahko

je tudi nastala kakšna MT celica pa je odvzeti vzorec ni zajemal ali pa so bile celice podobne celicam kasnega lesa in smo jih pomotoma prišteli k celicam nastalih v letu 2004.

27.12.2005 - 361. DAN V LETU

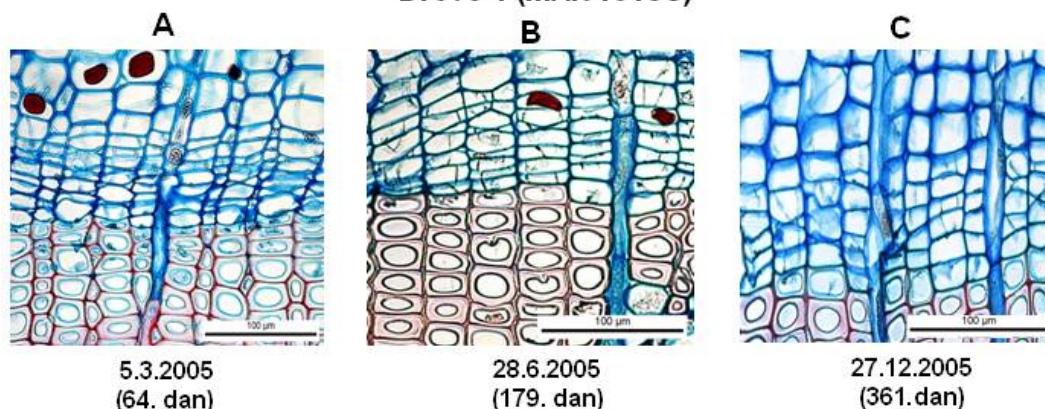


MAI6183JU

Slika 39: Rastišče Maigmo: število SW in MT celic na dan 27.12.2005 (361. dan) pri drevesu 3 (MAI6183JU) (foto: Željko M.).

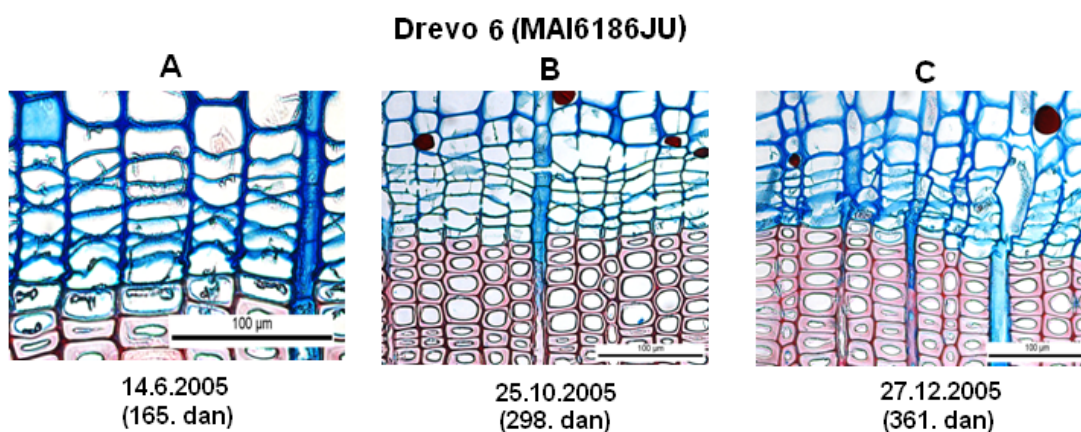
Pri drevesu 4 (MAI6184JU) so bile do 5.3.2005 (64. dan) prisotne 4 do 5 SW celice. Sklepamo, da so to SW celice iz ravnega obdobja 2004, ki niso zaključile s procesom odlaganja in lignifikacije celične stene se je njihov razvoj nadaljeval v letu 2005 (Slika 40 A). V času od 14.6.2005 (165. dan) do 28.6.2005 (179. dan) smo opazili od 2 do 3 MT celic (Slika 40 B) v nadaljevanju in na koncu rastne sezone 27.12.2005 (361. dan) pa nobene (Slika 40 C). Sklepamo, da je to posledica variabilnosti števila celic oz. širine branike po obodu drevesa.

Drevo 4 (MAI6184JU)

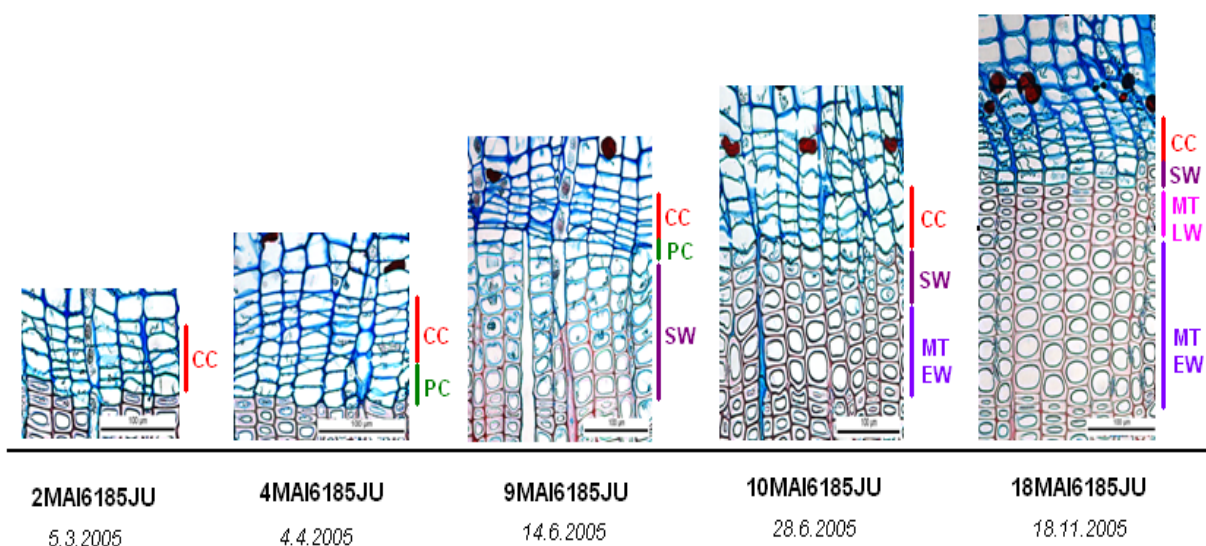


Slika 40: Rastišče Maigmo: prve SW celice na dan 5.3.2005 (64. dan), MT celice 28.6.2005 (179. dan) in stanje celic ob koncu rastne sezone 2005 pri drevesu 4 (MAI6184JU) (foto: Željko M.).

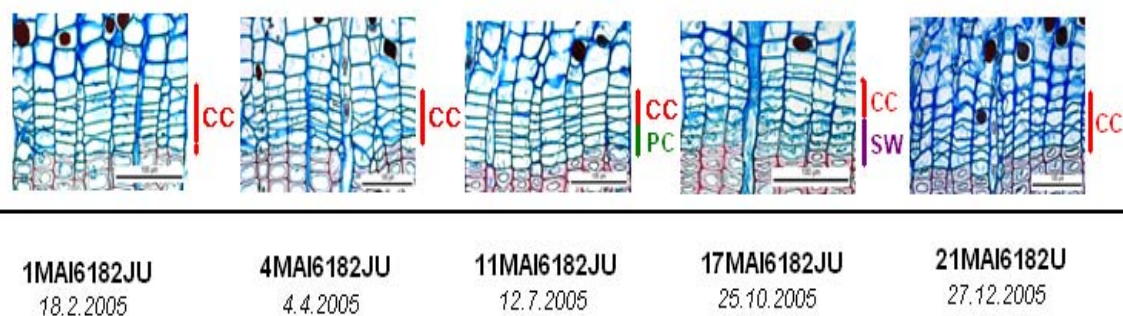
Pri drevesu 6 pa je bila dinamika nastanka ksilemske branike običajna. Prve PC celice so se pojavile v obdobju od 4.4.2005 (94. dan) do 14.6.2005 (165. dan) (Slika 41 A). V obdobju do 25.10.2005 (298. dan) sta še zadnja 1 do 2 sloja celic v SW fazi zaključila z razvojem. Tako je ob koncu rastne sezone 27.12.2005 (361. dan) popolnoma oblikovana ksilemska branika štela 2 do 5 MT celic (Slika 41 C). Podobno je tudi pri drevesu 6 (MAI6186JU) v rastnem obdobju 2005 nastala zelo ozka branika (2 do 5 celic v radialnem nizu).



Slika 41: Rastišče Maigmo: število PC celic na dan 14.6.2005 (165. dan), poslednje SW celice 25.10.2005 (298. dan) in MT celice 27.12.2005 (361. dan) pri drevesu 6 (MAI6186JU) (foto: Željko M.).



Slika 42: Rastišče Maigmo, drevo MAI6185JU: nastajanje ksilemske branike v letu 2005. CC - kambijeva cona, PC – celice v fazi primarne stene, SW – celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene, MT – odrasle celice, EW – rani les, LW – kasni les. Merilne daljice 100 µm (foto: Željko M.).



Slika 43: Rastišče Maigmo, drevo MAI6182JU: nastajanje ksilemske branike v letu 2005. CC - kambijeva cona, PC – celice v fazi primarne stene, SW – celice v fazi odlaganja in lignifikacije celične stene. Merilne daljice 100 μm (foto: Željko M.).

4.3 PRIMERJAVA MLADIH (JU) IN STAREJŠIH (DU) DREVES V RASTNI SEZONI 2005 NA RASTIŠČIH JARAFUEL IN MAIGMO

Eden izmed ciljev te diplomske naloge je bila primerjava dinamike nastajanja lesa pri mladih (JU) drevesih z dinamiko nastajanja lesa pri odraslih (DU) drevesih na rastiščih Jarafuel in Maigmo. Primerjalne rezultate dinamike nastajanja lesa pri odraslih (DU) drevesih je pripravil Klemen Novak (osebna komunikacija). Rezultati primerjave so prikazani v spodnji preglednici (Preglednica 9).

Preglednica 9: Nastajanje lesa pri mladih (JU) drevesih v primerjavi z odraslimi (DU) drevesi na Jarafuelu in Maigmoju (podatki za primerjavo, Novak, osebna komunikacija). CC-kambijeve celice, PC-postkambijalne celice, SW-celice v fazi odlaganja sekundarne celične stene, MT-odrasle celice.

Rastna sezona 2005				
	Jarafuel		Maigmo	
	Mlada (JU) drevesa	Odrasla (DU) drevesa	Mlada (JU) drevesa	Odrasla (DU) drevesa
Aktivacija kambija (na osnovi števila CC celic)	25. marec 2005	16. april 2005	4. april 2005	18. marec 2005
Prve PC celice	25. marec 2005	14. maj 2005	4. april 2005	18. marec 2005
Prve SW celice	med 25. marcem in 11. junijem 2005	14. maj 2005	med 4. aprilom in 14. junijem 2005	maj 2005
Prve MT celice		28. maj 2005		/
Branika 2005	34 MT celic	12 MT celic	6 MT celic	Izpad branike

4.3.1 Jarafuel

Pri mladih (JU) drevesih je bilo aktiviranje kambija (povečanje števila CC celic) mogoče zaznati v drugi polovici marca (25. 3. 2005) kar sovпада tudi z nastankom prvih PC celic. V sredini aprila (16. 4. 2005) je bila stopnja kambijeve modifikacije, ki smo jo opazili na podlagi povečanja števila celic še bolj očitna. Po končani delitvi v kambiju so bile zadnje

nastale traheide v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacija. Natančno ne moremo določiti nastanka prve SW celice ker v času od 16.4. do 11.6.2005 vzorčenj ni bilo. Zaradi istih razlogov ne moremo natančno določiti nastanka prvih MT celic. Tako lahko le zaključimo, da so prve SW in prve MT celice nastale v obdobju od 16.4. do 11.6.2005. Nastajanje celic ranega lesa je poteklo od konca aprila oz. začetek maja do začetka julija (8.7.2005) sledilo je obdobje nastajanja celic kasnega lesa, to je od začetka julija (8.7.2005) do konca leta 2005.

Kambij je bil aktiven od konca marca (25.3.2005) do konca septembra (20.9.2005) ko so se delitve celic v kambiju zaključile. Odlaganje sekundarne celične stene (SW) je intenzivno poteklo do konca oktobra (22.10.2005), zadnje MT celice pa so se oblikovale ob koncu rastne sezone (26.12.2005).

Pri odraslih (DU) drevesih se je kambijeva aktivnost začela v prvi polovici aprila (16.4.2005). Konec aprila (29.4.2005) je bil kambij zelo aktiven. Prve PC celice so nastale sredi aprila (16.4.2005). V prvi polovici maja se je začela faza SW (14.5.2005), ki je bila še bolj opazna 14 dni kasneje, t.j. konec maja (28. 5. 2005). V tem času so se že oblikovale prve MT celice (28.5.2005) ranega lesa. Priraščanje ranega lesa je trajalo do konca julija (23.7.2005). Po tem datumu se je začelo priraščanje kasnega lesa, ki se je zaključilo do konca leta. Kambij je bil aktiven do konca julija (23.7.2005). Aktivno odlaganje sekundarne celične stene (SW) je trajalo do konca avgusta (22. 8. 2005). Zadnje MT celice kasnega lesa so nastale pozimi (16.12.2005). Obstaja možnost, da so nekatere celice v SW fazi nadaljevale svoj razvoj v letu 2006 (Novak, osebna komunikacija).

4.3.2 Maigmo

Pri mladih (JU) drevesih s tega rastišča je bila stopnja aktivnosti kambija zelo šibka zato smo težko natančno določili začetek reaktivacije. Sklepamo, da je prišlo do prve delitve v začetku aprila (4.4.2005), ker so se takrat pojavile prve PC celice. Po končani površinski rasti celic se je začela SW faza. Tudi na tem rastišču nismo mogli natančno določiti nastanka prvih SW in MT celic, ker v času od 4.4. do 16.6.2005 niso bila opravljena vzorčenja. Zato lahko le ocenimo, da so prve SW in prve MT celice nastale nekje v obdobju od 4.4. do 16.6.2005. Ker je bila produktivnost kambija zelo nizka in je bila branika zelo ozka smo težko določili obdobje prehoda iz ranega v kasni les. Tako je konec

rastne sezone braniko sestavljalo največ 6 MT celic. Sklepali smo tudi, da so pri vseh šestih vzorčnih drevesih 2 do 4 traheide kasnega lesa, ki so že deloma razvile sekundarno steno, najverjetneje niso zaključile z razvojem v letu 2005.

Pri odraslih (DU) drevesih se je kambij aktivira v drugi polovici marca, vendar je bilo kambijevih delitev in PC celic malo (0 do 2 sloja). Odlaganje sekundarne celične stene (SW) se začne sredi maja. Kambijeva aktivnost se je zaključila do začetka septembra, debeljenje celičnih sten (SW) pa je trajalo do konca leta, vendar je bilo število celic je zanemarljivo (0 do 2 slojev). Ker je bil kambij le mestoma aktiven je na teh področjih nastalo 1 do 2 slojev celic. Obstaja možnost, da nekatere celice v SW fazi nadaljujejo svoj razvoj v letu 2006. Na nekaterih odvzetih vzorcih tkiv niso zasledili kambijevih delitev ali celic v naslednjih fazah razvoja, zato menijo, da je na teh delih prišlo do izpada branike.

Tudi pri odraslih (DU) drevesih branika 2005 večinoma manjka. Kadar pa je prisotna je zelo ozka z malo ranega in kasnega lesa, včasih skoraj brez ranega lesa. Iz pridobljenih vzorcev je razvidno, da je branika 2005 prisotna le v 20 % odraslih (DU) dreves, kar pomeni, da je kar v 80 % primerov branika 2005 v prsni višini dreves izpadla. Pri mladih (JU) drevesih pa je možnost izpada branike 2005 manjša in to 25 % (Novak, osebna komunikacija).

5 SKLEPI

Kambijev aktivnost in dinamika nastajanja lesa se pri mladih drevesih alepskega bora (*Pinus halepensis* Mill.) z rastišč Jarafuel in Maigmo v Španiji razlikuje.

Kambijeva delitvena aktivnost se je na Jarafuelu začele konec marca, na Maigmoju pa 10 dni kasneje t.j. v začetku aprila. Kambij je bil na Jarafuelu najaktivnejši v obdobju od konca marca (25.3.2005) do sredine aprila (16.4.2005). Na Maigmoju je bila stopnja celične delitve zelo nizka skozi celo rastno obdobje.

Ker zaradi izpada vzorčenja v tem obdobju nismo mogli bolj natančno določiti nastanek prvih SW in MT celic smo ocenili, da so prve celice v SW fazi in prve MT celice na Jarafuelu nastale v obdobju od 16.4. do 11.6.2005, na Maigmoju pa od 4.4. do 14.6.2005.

Zmanjšanje kambijeve aktivnosti smo na Jarafuelu zaznali konec junija in na Maigmoju v začetku julija.

Na rastišču Maigmo smo tekom rastne sezone zasledili 1 do 2 celice v SW fazi, ob koncu leta 2005 pa nobene MT celice. Branika 2005 ni nastala, oblikovale so se le posamezne celice. Ob koncu rastne sezone 2005, SW celice niso končale z odlaganjem in lignifikacijo celične stene in so svoj razvoj nadaljevale v letu 2006.

Kambij je pri nekaterih drevesih reaktiviral, pri določenih pa ne. Najverjetneje je prišlo do lokalne reaktivacije kambija po obodu posameznega drevesa. Odvzeti vzorci tkiv so bili lahko odvzeti na mestih, kjer do reaktivacije kambija ni prišlo.

Lahko je prišlo do šibke reaktivacije kambija po celotnem obsegu drevesa, kjer je konec leta 2005 novonastala ksilemska branika štela le 1 do 3 MT celice. V tem primeru so novonastale ksilemske celice izredno podobne celicam kasnega lesa in smo jih pomotoma prišteli k celicam nastalih v letu 2004.

Na Jarafuelu se je prehod iz ranega v kasni les zgodil med začetkom julija (8.7.2005) in koncem septembra (20.9.2005). Pri vzorčenju v decembru 2005 je bila lesna branika popolnoma oblikovana in je v povprečju štela 34 slojev celic.

Na Maigmoju smo ob koncu leta 2005 še vedno zasledili 2 do 3 slojev celic v SW fazi. Sklepamo, da so z razvojem nadaljevale v letu 2006. Ob koncu leta 2005 je prirasla lesna branika zelo ozka, saj je v povprečju štela le okoli 6 slojev MT celic. Prehoda iz ranega v kasni les nismo mogli določiti.

Ugotovili smo, da je bila na obeh rastiščih celična produkcija v rastni sezoni 2005 večja pri mladih drevesih kot pri odraslih. Mlada drevesa na rastišču Jarafuel so v povprečju proizvedla 34 slojev MT celic, odrasla drevesa pa v povprečju le 12 slojev celic. Na rastišču Maigmo je bila kambijeva celična produkcija na strani lesa tako pri mladih kot pri odraslih drevesih zelo majhna. Branika 2005 je namreč pri mladih drevesih štela le 6 slojev celic, medtem ko je lesni prirastek pri odraslih drevesih v tem letu izostal.

6 POVZETEK

Alepski bor (*Pinus halepensis* Mill.) je razširjena drevesna vrsta na Iberskem polotoku, predvsem v Španiji. Dobro je prilagojen na pomanjkanje vode in visoke temperature. V Španiji je zelo pomemben dejavnik preživetja Alepskega bora in priraščanja lesa pomanjkanje padavin v poletnem času, ter visoke temperature v sušnem obdobju. S klimatskimi spremembami se nevarnost pojavljanja suše povečuje, preživetje bora pa zaostreje.

Cilji diplomske naloge so

- na mikroskopskih preparatih kambija, lesa in floemo, spremljati kambijevo delovanje v rastni sezoni 2005,
- v letu 2005 spremljati sezonsko dinamiko nastajanja lesne branike,
- primerjati nastajanje lesa pri mladih drevesih raziskanih v tej študiji in odraslih drevesih z istega rastišča raziskanih v vzporednih študijah.

Vzorci intaktnih tkiv so bili odvzeti pri mladih (JU) drevesih z dveh rastišč v Španijo in sicer na Jarafuelu in Maigmoju, v rastni sezoni 2005. Vzorce smo pripravili za izdelavo preparatov v laboratoriju Katedre za tehnologijo lesa. Pripravili smo jih tako, da smo odstranili skorjo in odvečen floem. Odstranili smo tudi starejši ksilem, tako da so na vzorcu ostale dve do tri najmlajše branike. Trajne anatomske preparate za histometrično preiskavo smo izdelali z polavtomatskim rotacijskim mikrotomom Leica RM 2245. Uporabili smo nizkoprofilne jeklene nože Feather N34H. Odrezovanje je potekalo pri 5° kotu, glede na navpičnico, debelina odrezanih rezin pa se je gibala od 7µm do 10µm, odvisno od kvalitete vzorcev. Tanjše rezine so se lažje odrezovale, debelejše pa kasneje lepše obarvale.

Meritve tkiv in štetje celic smo opravili s pomočjo svetlobnega mikroskopa Nikon Eclipse E 800, digitalne kamere Nikon DS-Fil, osebnega računalnika ter računalniškega programa NIS elements BR 3.0. Z opazovanjem sezonske dinamike nastajanja lesa mladih (JU) dreves, smo poskušali posamezne faze razvoja branike (aktivacija CC celic v SW fazi in MT celice)) časovno umestiti znotraj rastne sezone 2005.

Kambijev aktivnost in dinamika nastajanja lesa se pri mladih drevesih alepskega bora (*Pinus halepensis* Mill.) z rastišč Jarafuel in Maigmo v Španiji razlikuje

Kambijeva delitvena aktivnost se je na Jarafuelu začele konec marca, na Maigmoju pa 10 dni kasneje t.j. v začetku aprila. Kambij je bil na Jarafuelu najaktivnejši v obdobju od konca marca (25.3.2005) do sredine aprila (16.4.2005). Na Maigmoju je bila stopnja celične delitve zelo nizka skozi celo rastno obdobje.

Ker zaradi izpada vzorčenja v tem obdobju nismo mogli bolj natančno določiti nastanek prvih SW in MT celic smo ocenili, da so prve celice v SW fazi in prve MT celice na Jarafuelu nastale v obdobju od 16.4. do 11.6.2005, na Maigmoju pa od 4.4. do 14.6.2005. Zmanjšanje kambijeve aktivnosti smo na Jarafuelu zaznali konec junija in na Maigmoju v začetku julija.

Na rastišču Maigmo smo tekom rastne sezone zasledili 1 do 2 celice v SW fazi, ob koncu leta 2005 pa nobene MT celice. Branika 2005 ni nastala, oblikovale so se le posamezne celice. Ob koncu rastne sezone 2005, SW celice niso končale z odlaganjem in lignifikacijo celične stene in so svoj razvoj nadaljevale v letu 2006.

Kambij je pri nekaterih drevesih reaktiviral, pri določenih pa ne. Najverjetneje je prišlo do lokalne reaktivacije kambija po obodu posameznega drevesa. Odvzeti vzorci tkiv so bili lahko odvzeti na mestih, kjer do reaktivacije kambija ni prišlo.

Lahko je prišlo do šibke reaktivacije kambija po celotnem obsegu drevesa, kjer je konec leta 2005 novonastala ksilemska branika štela le 1 do 3 MT celice. V tem primeru so novonastale ksilemske celice izredno podobne celicam kasnega lesa in smo jih pomotoma prišteli k celicam nastalih v letu 2004.

Na Jarafuelu se je prehod iz ranega v kasni les zgodil med začetkom julija (8.7.2005) in koncem septembra (20.9.2005). Pri vzorčenju v decembru 2005 je bila lesna branika popolnoma oblikovana in je v povprečju štela 34 slojev celic.

Na Maigmoju smo ob koncu leta 2005 še vedno zasledili 2 do 3 slojev celic v SW fazi. Sklepamo, da so z razvojem nadaljevale v letu 2006. Ob koncu leta 2005 je prirasla lesna branika zelo ozka, saj je v povprečju štela le okoli 6 slojev MT celic. Prehoda iz ranega v kasni les nismo mogli določiti.

Ugotovili smo, da je bila na obeh rastiščih celična produkcija v rastni sezoni 2005 večja pri mladih drevesih kot pri odraslih. Mlada drevesa na rastišču Jarafuel so v povprečju proizvedla 34 slojev MT celic, odrasla drevesa pa v povprečju le 12 slojev celic. Na rastišču Maigmo je bila kambijeva celična produkcija na strani lesa tako pri mladih kot pri odraslih drevesih zelo majhna. Branika 2005 je namreč pri mladih drevesih štela le 6 slojev celic, medtem ko je lesni prirastek pri odraslih drevesih v tem letu izostal.

7 VIRI

- Barbéro M., Loisel R., Quezel P., Richardson M.D., Romane F. 1998. Pines of the Mediterranean Basin. Ecology and Biogeography of Pines: 153 -170
- Brus R. 2004. Drevesne vrste na Slovenskem. Ljubljana, Mladinska knjiga, d.d.: 399 str.
- Čufar K. 2006. Anatomija lesa. Univerzitetni učbenik. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 185 str.
- De Luis M., Gričar J., Čufar K., Raventós Bonvehi J. 2007. Seasonal dynamics of wood formation in *Pinus halepensis* from dry and semi-arid ecosystems in Spain. IAWA Journal, 28, 4: 389-404
- García-Apaza E. 2006. Balance de agua y carbono en un ecosistema mediterráneo de costa. Tesis doctoral. Universidad de Alicante, Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología: 259 str.
- Gričar J., Oven P., Čufar K. 2006. Vpliv eksogenih in endogenih dejavnikov na ksilogenezo. Les, 58, 5: 152-157
- Gričar J. 2009. Prevodni kambij. Les 61, 11/12: 444-450
- Gričar J. 2010. Celična stena rastlin in nova spoznanja o procesih nastanka lesa. Les 62, 1: 2-9
- Jokić M. 2009. Anatomske posebnosti alepskega bora in pinije zaradi klimatskih anomalij. Diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 100 str.
- Maestre T. F., Cortina J. 2004. Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas? Forest Ecology and Management, 198: 303-317
- Mirov N.T. 1967. The Genus Pinus. Berkeley, University of California: 602 str.

- Novak K. 2007. Variabilnost prirastka na različnih višinah v deblu pinije in alepskega bora. Diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 89 str.
- Panshin, A.J., De Zeeuw, C. 1980 Textbook of wood technology. Fourth edition. New York, McGraw-Hill: 722 str.
- Plomion C., Leprovost G., Stokes A. 2001. Wood formation in trees. Plant Physiology, 127: 1513-1523
- Prislan P. 2007. Nastajanje lesa pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) v rastni sezoni 2006. Diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 68 str.
- Raventós J., De Luis M., Gras M. J., Čufar K., González-Hidalgo J. C., Bonet A., Sánchez J. R. 2001. Growth of *Pinus pinea* and *Pinus halepensis* as effected by dryness, marine spray and land use changes in a mediterranean semiarid ecosystem. Dendrochronologia, 19, 2: 211-220
- Srebotnjak K. 1997. Dendroekološka analiza črnega bora (*Pinus nigra* Arn.) na Divaško Komenskem krasu. Diplomsko delo. Ljubljana: 80 str.
- Stevens C.G., Enquist B. 1998. Macroecological limits to the abundance and distribution of *Pinus*. Ecology and Biogeography of Pine: 183-190
- Torelli N. 1990. Les in skorja. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Ljubljana: 70 str.
- Torelli N. 1998. Zunajkambijska rast v lesu dvokaličnic. Les, 50: 293-298
- 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

8 VIRI INTERNETNIH POVEZAV

Bedford Audubon Society 2010.

<http://www.bedfordaudubon.org/seasons/winter/index.html> (10.7.2010)

European Forest Genetic Resources Programme. 2010. Euforgen 2010.

http://www.euforgen.org/distribution_maps.html (12.7.2010)

Familia – murciaregion.net 2010. Verdes 2010.

http://www.murciaregion.net/trevi/agrupacion_verde.htm (12.7.2010)

Panoramio - Jan Madaras. 2010.

<http://www.panoramio.com/photo/16491495> (10.7.2010)

Pino carrasco. 2010. José Ángel Rodríguez's photostream, Flickr 2010.

<http://www.flickr.com/photos/joseangelrodriguez/> (10.7.2010)

Plants for a future 2010.

<http://www.pfaf.org/user/Plant.aspx?LatinName=Pinus%20halepensis> (10.7.2010)

Universidad politecnica de Valencia 2010. Familia Pinaceae (Pinaceas) 2010.

<http://www.euita.upv.es/varios/biologia/temas%20gimnospermas/pin%C3%A1ceas.htm>
(12.7.2010)

ZAHVALA

Iskreno se zahvaljujem mentorici prof. dr. Katarini Čufar in somentorici dr. Jožici Gričar za vodenje, pomoč in nasvete pri izdelavi diplomske naloge.

Zahvala gre tudi prof. dr. Mihi Humarju za recenzijo diplomskega dela.

Iskrena zahvala gre tudi mlademu raziskovalcu, univ. dipl. ing. les. Petru Prislanu, univ. dipl. inž. les. Klemenu Novaku, tehničnemu sodelavcu, dipl. inž. les. Luku Kržetu, asistentu dr. Maksu Mereli in strokovnemu sodelavcu Martinu Zupančiču.

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA LESARSTVO

Marko ŽELJKO

**NASTAJANJE LESA PRI ALEPSKEM BORU
Z DVEH RASTIŠČ V ŠPANIJ V RASTNI SEZONI 2005**

DIPLOMSKO DELO

Visokošolski strokovni študij

Ljubljana, 2011