

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA GOZDARSTVO IN OBNOVLJIVE GOZDNE VIRE

Marko BEBER

**KAMBIJEVA AKTIVNOST IN NASTANEK LESA PRI BUKVI S
PANŠKE REKE**

DIPLOMSKO DELO
Visokošolski strokovni študij

**CAMBIAL ACTIVITY AND WOOD FORMATION IN BEECH FROM
PANŠKA REKA, SLOVENIA**

GRADUATION THESIS
Higher professional studies

Ljubljana, 2012

Diplomsko delo je zaključek Visokošolskega strokovnega študija gozdarstva. Terensko delo je bilo opravljeno v revirju Polje, kjer od leta 1999 opravljam delo revirnega gozdarja. Laboratorijsko delo je bilo opravljeno na Katedri za tehnologijo lesa Oddelka za lesarstvo, Biotehniške fakultete, Univerze v Ljubljani.

Komisija za študijska in študentska vprašanja Oddelka za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire je za mentorico diplomskega dela imenovala prof. dr. Katarino Čufar, za somentorico doc. dr. Jožico Gričar in za recenzenta prof. dr. Jurija Diacija.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik:

Član:

Član:

Datum zagovora:

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela. Podpisan se strinjam z objavo svoje naloge v polnem tekstu na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je naloga, ki sem jo oddal v elektronski obliki, identična tiskani verziji.

Marko Beber

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD Vs
DK GDK 811.13:176.1(*Fagus sylvatica* L.)(043.2)=163.6
KG *Fagus sylvatica*/bukev/nastanek lesa/kambij
AV BEBER, Marko
SA ČUFAR, Katarina (mentorica) / GRIČAR, Jožica (somentorica)
KZ SI- 1000 Ljubljana, Večna pot 83
ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire
LI 2012
IN KAMBIJEVA AKTIVNOST IN NASTANKEK LESA PRI BUKVI S PANŠKE REKE
TD Diplomsko delo (Visokošolski strokovni študij)
OP IX, 54 str., 1 pregl., 43 sl., 36 vir.
IJ sl
JI sl/en
AI V letu 2006 so bili tekom rastne sezone v tedenskih razmakih odvzeti vzorci lesa, kambija in skorje iz 6 odraslih bukev (*Fagus sylvatica* L.) s Panške reke pri Ljubljani. Na mikroskopskih preparatih prečnih prerezov tkiv so s pomočjo svetlobnega mikroskopa opazovali, kako se je od aprila do septembra 2006 spreminjala širina kambijeve cone in kako je nastajala branika v lesu in floemu v drevesih številka 5 in 6. Celice lesa so začele nastajati med 18. in 24. aprilom 2006. To je sovpadalo z olistanjem dreves. Prve zrele celice lesa, kjer je bila zaključena debelinska rast in lignifikacija celične stene, so opazili 8 tednov po njihovem nastanku v kambiju. Okoli 20. junija so v lesu lahko jasno razločili rani in kasni les. Nastajanje novih celic lesa se je zaključilo konec julija oz. v začetku avgusta. Konec avgusta je bil razvoj vseh celic popolnoma končan. V mirujoči kambijevi coni so v radialnem nizu zabeležili 3 do 5 celic, v kambijevi coni na višku aktivnosti (med 25. aprilom in 2. majem 2006) pa 10 do 13 celic. Na preparatih prečnih prerezov je bil viden tudi razvoj branike v floemu. V razpravi so ovrednotili pomen rezultatov za gozdarsko prakso.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Vs
 DC FDC 811.13:176.1(*Fagus sylvatica* L.)(043.2)=163.6
 CX *Fagus sylvatica*/beech/ wood formation/cambium
 AU BEBER, Marko
 AA ČUFAR, Katarina (supervisor) / GRIČAR, Jožica (co-supervisor)
 PP SI- 1000 Ljubljana, Večna pot 83
 PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Forestry and Renewable Forest Resources
 PY 2012
 TI CAMBIAL ACTIVITY AND WOOD FORMATION IN BEECH FROM PANŠKA REKA, SLOVENIA
 DT Graduation Thesis (Higher professional studies)
 NO IX 54 p., 1 tab., 43 fig., 36 ref.
 LA sl
 AL sl/en
 AB Samples of wood, bark and cambium from six adult beech trees (*Fagus sylvatica* L.) were collected at weekly intervals throughout the 2006 growing season. The selected sampling trees originated from the forest at Panška reka, near Ljubljana. The tissue cross-sections were observed under the light microscope. On the tissues taken from April until September 2006 the changing width of cambial zone and the formation of the tree ring in wood and in phloem were recorded. In the trees No. 5 and No. 6 the first formed cells occurred in the wood between 18 and 24 April 2006. This coincided with general leaf unfolding of the trees. First mature cells, with completed radial growth and cell wall lignification, were observed 8 weeks after their formation in the cambium. On 20 June it was possible to clearly differentiate early and late wood. Formation of new cells of wood ended in late July or in early August. The development of all cells was completed at the end of August. The dormant cambial zone contained 3 to 5 cells in a radial row. At the peak of the cambial activity (between 25 April and 2 May 2006) the cambial zone consisted of 10 to 13 cells. The development of phloem ring could be observed on cross sections as well. Finally, the importance of the obtained results for forestry practice is presented.

KAZALO VSEBINE

	str.
Ključna dokumentacijska informacija (KDI)	III
Key Words Documentation (KWD)	IV
Kazalo vsebine	V
Kazalo preglednic.....	VI
Kazalo slik.....	VII
Kazalo prilog.....	IX
1 UVOD.....	1
2 SPLOŠNI DEL	2
2.1 BUKEV KOT GOZDNO DREVO	2
2.2 BUKEV V LJUBLJANSKEM GOZDNOGOSPODARSKEM OBMOČJU	4
2.3 FENOLOGIJA BUKVE	6
2.4 LES BUKVE	7
2.5 KAMBIJ IN NJEGOVO DELOVANJE	8
2.6 POMEN TEMATIKE ZA GOZDARSTVO	10
2.7 LEGA SESTOJA V GGE POLJE	11
2.7.1 Splošne značilnosti GGE Polje	11
2.7.2 Preteklo gospodarjenje z gozdom v Panški reki	12
2.7.3 Današnja podoba sestojev v Panški reki	13
3 MATERIAL IN METODE	15
3.1 OPIS RAZISKOVALNEGA OBJEKTA	15
3.2 ODVZEM VZORCEV	15
3.3 PRIPRAVA VZORCEV	17
3.4 PRIPRAVA REZIN ZA SVETLOBNO MIKROSKOPIJO Z ROTACIJSKIM MIKROTOMOM	18
3.5 ANALIZA SLIKE	21
4 REZULTATI	22
4.1 Anatomija nastajajoče branike v lesu	22
4.1.1 Začetek aktivnosti kambijeve cone	22
4.1.2 Faza postkambialne rasti celic	23
4.1.3 Faza odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacija	25
4.1.4 Konec kambijeve aktivnosti	26
4.2 Sezonska dinamika nastajanja lesne branike pri bukvi št. 5	28
4.3 Sezonska dinamika nastajanja lesne branike pri bukvi št. 6	35
5 RAZPRAVA	46
5.1 POMEN REZULTATOV ZA GOZDARSKO PRAKSO	46
6 SKLEPI.....	51
7 POVZETEK	53
8 VIRI.....	55

ZAHVALA
PRILOGE

KAZALO PREGLEDNIC

str.

Preglednica 1: Datumi odvzema vzorcev intaktnih tkiv pri šestih bukvah s Panške reke v letu 2006.	16
--	----

KAZALO SLIK

str.

Slika 1: Odvzem vzorca za raziskave (Foto K. Čufar).....	17
Slika 2: Obdelani količki v 15 ml penicilinki s 70 % etanolom (Prislan, 2007).....	18
Slika 3: A - Pravilna orientacija vzorca v kaseti za optimalno kakovost preparatov. Moder okvir prikazuje običajno orientacijo vzorcev, rdeč pa boljšo orientacijo vzorcev pod kotom 45°; B – Končni izgled vzorcev vklopljenih v parafin (Prislan, 2007).....	19
Slika 4: A - Polavtomatski rotacijski mikrotom Leica RM 2245; B – Osnovna sestavna dela mikrotoma sta nož Feather N34H in vpenjalna glava za kasete z vzorcem vklopljenim v parafin. C – Vodna kopel Leica HI 1210 z nastavljeno temperaturo 40 °C (Prislan, 2007).....	20
Slika 5: Začetek kambijeve aktivnosti pri bukvi (<i>Fagus sylvatica</i>) A- Mirujoča kambijeva cona (KC). B in C – Aktivna kambijeva cona (KC). Pod KC so vidne celice v poskambialni rasti (PR). Daljice 100µm.	23
Slika 6: Prve nastale ksilemske celice v fazi poskambialne rasti pri bukvi (<i>Fagus sylvatica</i>). A- Aktivna kambijeva cona (KC) in pod njo celice v fazi postkambialne rasti (PR). B - Aktivna kambijeva cona (KC). Pod KC so vidne celice v postkambialni rasti (PR). in celice v fazi odlaganja sekundarne celične stene (SL). C – Aktivna kambijeva cona (KC) in branika s popolnoma zreliimi vlakni (ZV) ter celicami v fazi PR in SL. Daljica 100 µm.	24
Slika 7: Faza odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacija v lesnih elementih pri bukvi. A- Aktivna kambijeva cona (KC) in pod njo celice v fazi postkambialne rasti (PR) in celice v fazi (SL). B – Isti vzorec kot A, vendar pod polarizirano svetlobo. C – Mirujoča kambijeva cona (KC) in branika s popolnoma zreliimi vlakni (ZV) ter celicami v zaključni fazi odlaganja celične stene (SL). Daljica 100 µm (Prislan, 2007).....	26
Slika 8: Zaključek aktivnosti kambijeve cone pri bukvi.. A- Mirujoča kambijeva cona (KC) in pod njo terminalne celice kasnega lesa v zaključnih fazah debelitve celične stene in lignifikacije (SL) ter branika s popolnoma zreliimi vlakni (ZV). B -Mirujoča kambijeva cona (KC) in popolnoma oblikovana branika na dan 22. avgusta 2006. C – Popolnoma oblikovana branika 2006. Daljice 100 µm (Prislan, 2007).....	27
Slika 9: Stanje v drevesu 5 na dan 25. aprila 2006. (a) pri 100-kratni in (b) 200-kratni povečavi (Daljica = 100 µm).....	28
Slika 10: Stanje v drevesu 5 na dan 3. maja 2006. (a) pri 100-kratni in (b) 200-kratni povečavi (Daljica = 100 µm).	28
Slika 11: Stanje v drevesu 5 na dan 9. maja 2006.....	29
Slika 12: Stanje v drevesu 5 na dan 16. maja 2006.....	29
Slika 13: Stanje v drevesu 5 na dan 23. maja 2006.....	30
Slika 14: Stanje v drevesu 5 na dan 30. maja 2006. (a) Prikaz celotne novo nastale branike (objektiv 4x) in (b) diferencirajočega dela (Daljica = 100 µm).	30
Slika 15: Stanje v drevesu 5 na dan 6. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela (Daljica = 100 µm).....	31
Slika 16: Stanje v drevesu 5 na dan 13. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela (Daljica = 100 µm).....	31
Slika 17: Stanje v drevesu 5 na dan 20. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela (Daljica = 100 µm).....	32
Slika 18: Stanje v drevesu 5 na dan 27. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	32
Slika 19: Stanje v drevesu 5 na dan 4. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	33
Slika 20: Stanje v drevesu 5 na dan 10. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	33

Slika 21: Stanje v drevesu 5 na dan 25. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	34
Slika 22: Stanje v drevesu 5 na dan 9. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	34
Slika 23: Stanje v drevesu 5 na dan 16 avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	35
Slika 24: Stanje v drevesu 6 na dan 25 aprila 2006. (a) pri 100-kratni in (b) 200-kratni povečavi.....	35
Slika 25: Stanje v drevesu 6 na dan 3 maja 2006. (a) pri 100-kratni in (b) 200-kratni povečavi	36
Slika 26: Stanje v drevesu 6 na dan 9. maja 2006.....	36
Slika 27: Stanje v drevesu 6 na dan 16. maja 2006.....	37
Slika 28: Stanje v drevesu 6 na dan 16. maja 2006.....	37
Slika 29: Stanje v drevesu 6 na dan 23. maja 2006.....	38
Slika 30: Stanje v drevesu 6 na dan 30. maja 2006.....	38
Slika 31: Stanje v drevesu 6 na dan 6. junij 2006.....	39
Slika 32: Stanje v drevesu 6 na dan 13. junija 2006. (a) Prikaz celotne novo nastale branike in (b) diferencirajočega dela.....	39
Slika 33: Stanje v drevesu 6 na dan 20. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	40
Slika 34: Stanje v drevesu 6 na dan 27. junija 2006. (a) Prikaz celotne nastajajoče branike in (b) diferencirajočega dela.....	40
Slika 35 : Stanje v drevesu 6 na dan 4. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	41
Slika 36 : Stanje v drevesu 6 na dan 10. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	41
Slika 37 : Stanje v drevesu 6 na dan 18. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	42
Slika 38 : Stanje v drevesu 6 na dan 25. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	42
Slika 39 : Stanje v drevesu 6 na dan 1. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	43
Slika 40 : Stanje v drevesu 6 na dan 9. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	43
Slika 41 : Stanje v drevesu 6 na dan 16. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	44
Slika 42 : Stanje v drevesu 6 na dan 22. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.....	44
Slika 43: Dinamika nastajanja lesa v drevesu 4 s Panške reke. Razmiki med puščicami nakazujejo širino dela branike, ki je nastal v enem tednu. Delitve v kambijevi coni so se 18 aprila, do 6. Junija je nastalo 50% branike. Dinamika nastajanja branike je bila največja okoli 6. junija (po Čufar in sod., 2008a).....	48

KAZALO PRILOG

str.

1 UVOD

Bukev (*Fagus sylvatica*) je poleg smreke (*Picea abies*) naša najpomembnejša drevesna in lesna vrsta. Kljub njeni razširjenosti in pomenu je proces nastajanje lesa pri bukvi še vedno premalo raziskan. Trahejni členi, vlakna (traheide) in aksialni parenhim, ki v lesu bukve prevladujejo, nastanejo z delitvami vretenastih kambijevih inicialk. Delitvam sledi proces diferenciacije. Slednji vključuje površinsko rast celic, debelitev celične stene z biosintezo posameznih slojev sekundarne stene ter lignifikacijo celične stene. Pri trahejnih členih in vlaknih na koncu sledi še dezintegracija protoplazme in programirana smrt celice (Gričar, 2006, Prislan in sod. 2008). Ko je proces diferenciacije zaključen, lesni elementi začnejo opravljati svojo funkcijo.

Za študijo sezonske dinamike kambijeve aktivnosti in nastajanja ksilema pri bukvi je bila izbrana metoda vzorčenja intaktnih tkiv. Eksperimentalni del diplomske naloge je bil opravljen na 6 bukvah s Panške reke pri Ljubljani. Intaktna tkiva smo odvezemali skozi celotno rastno sezono 2006, v obdobju med 23. 4. in 19. 10. Raziskava je temeljila na proučevanju prečnih prereзов tkiv lesa in kambijeve cone obarvanih z astra modrim in safraninom s pomočjo svetlobnega mikroskopa (svetlo polje in polarizirana svetloba).

Metodo vzorčenja intaktnih tkiv smo izbrali zato, da smo lahko spremljali nastajanje lesne branike in posameznih faz diferenciacije, ki so bile doslej pri bukvi na splošno manj raziskane, na čim manj poškodovanih odvzetih tkivih.

Cilji pričujoče diplomske naloge so bili:

- a) zabeležiti začetek in konec aktivnosti kambijeve cone pri bukvah s Panške reke v letu 2006,
- b) določiti faze nastajanja ksilemske branike in potek diferenciacije ksilemskih celic ter jih slikovno prikazati,
- c) ovrednotiti pomen poznavanja dinamike nastajanja lesa za gozdarsko prakso.

2 SPLOŠNI DEL

2.1 BUKEV KOT GOZDNO DREVO

Bukev (*Fagus sylvatica* L.) je zaradi pogostnosti in velikih dimenzij ob smreki naša gospodarsko najpomembnejša drevesna vrsta (Brus, 2005).

Navadna bukev je do 40 m visoko in do 1 m debelo listopadno drevo z veliko, zaobljeno krošnjo in razvejanim srednje globokim koreninskim sistemom. Navadna bukev spada v družino bukovk (*Fagaceae*) (Brus, 2004).

Bukev je prava evropska vrsta. Severna meja njenega areala poteka preko južne Skandinavije, vzhodna: od Poljske (Visla) in ob vzhodnem obrobju Karpatov do Krima in Kavkaza. Na jugu poteka preko Male Azije, južnega dela Balkanskega polotoka (do srednje Grčije), Italije in Korzike do severozahodne Španije. Od tu se bukev razprostira po vsej zahodni Evropi, vključno z delom Anglije do Danske in Skandinavije (Mlakar, 1990).

Naravno je razširjena v vsej Sloveniji, razen v nižinskem svetu severovzhodne in osrednje Slovenije in na suhih rastiščih sredozemskega sveta. V Koprskih brdih je izjema sestoj navadne bukve pri Laborju nad dolino Rokave na vsega 200 m n.v., navadno pa raste v pasu med 500 in 1600 m n.v., včasih se vzpne vse do gozdne meje na 1800 m n.v. (Brus, 2005).

Splošna razširjenost bukve v Sloveniji ni samo posledica ekoloških razmer, ki so ji pri nas naklonjene, temveč prevladuje tudi zaradi njenih bioloških in socioloških lastnosti (Marinček, 1987).

Deblo bukve je ravno in včasih razvito do vrha krošnje, skorja pa je tudi pri starejših drevesih tanka, siva in gladka. Veje so razmeroma tanke in največkrat usmerjene navzgor. Poganjki so rjavkasti, goli in bleščeči. Brsti so rjavi, podolgovato zašiljeni, lateralni so od vejic vedno odklonjeni za kot 45°. Listi so na pokončnih poganjkih razporejeni premenjalno, na stranskih bolj ali manj dvoredno, so enostavni, eliptični ali podolgovato

jajčasti, zgoraj so temno zeleni in bleščeči, spodaj svetlejši. Cvetovi so enospolni. Moške mačice so okroglaste in visijo na dolgem peclju. Ženski cvetovi so v parih v ovoju na koncu nekoliko debelejših pecljev, vsak pestič ima jajčasto plodnico. Iz vsake plodnice se razvije trirob rjav orešek oziroma žir, po dva skupaj ležita v oleseneli skledici ali bukvi. Žir in bukva skupaj predstavljata plod. . Je enodomna in vetrocvetna vrsta, cveti maja, hkrati z olistanjem ali takoj po njem. Najpogosteje se razmnožuje s semeni, v naravi tudi vegetativno (Brus, 2005).

Bukev je izredno vitalna drevesna vrsta, zaradi česar se hitro širi in je ekološko prilagodljiva. Opeša le v zelo neugodnih rastiščnih razmerah, kakršne so na primer suhe prisojne in skalne strmine in gibljiva melišča (Marinček, 1987).

Najraje raste na svežih in globokih, rahlih in odcednih, s kalcijem bogatih humoznih tleh. Matične podlage ne izbira, saj uspeva tako na bazični kot kisli podlagi. Na plitvih, peščenih, revnih, težkih ilovnatih ali močvirnih tleh uspeva slabo. Potrebuje precej talne in zračne vlage in je v tem pogledu primerljiva s smreko in jelko, le da prenese tudi bolj suh in topel zrak. Kjer je manj kot 600 mm letnih padavin ne uspeva. Potrebuje precej toplote in za dobro uspevanje vsaj 5-mesečno vegetacijsko dobo. Daljšo sušo slabo prenaša, občutljiva je na sončno pripeko, ki jo poškoduje, kadar prehitro odpremo sestoje. Navadna bukev je sencovzdržna drevesna vrsta, kar kaže tudi v gosti sklenjenosti odraslih bukovih sestojev. Je izrazita sestojna drevesna vrsta, saj drevesa v sestoju, kjer vlada gozdna mikroklima, rastejo bolje kot na prostem. Uspešno se pomlajuje tudi v gosti senci lastnih sestojev (Brus, 2005).

Slovenija leži na stičišču štirih velikih geografskih enot: Sredozemlja, Dinaridov, Alp in Panonske nižine; zaradi različnih podnebnih vplivov se bukovi gozdovi med seboj razlikujejo. Tako so npr. na obmorski strani Dinaridov razviti submediteranski bukovi gozdovi (*Seslerio-Fagetum*), po gričevnatih predelih, zlasti na Notranjskem in na Dolenjskem predgorski (*Hacquetio-Fagetum*) in (*Quercus-Fagetum*) in v sredogorju predalpski (*Abieti-Fagetum prealpinum*) in dinarski (*Abieti-Fagetum dinaricum*) (Mlakar, 1990).

Bukev seveda najdemo tudi v združbah na nekarbonatni kamnini. Najbolj kisloljubni, a redkejši so bukovi gozdovi z rebrenjačo (*Blechno-Fagetum*), v gričevju prevladuje združba bukve s kostanjem (*Castaneo-Fagetum sylvaticae*), kisloljubni so tudi gozdovi z belkasto bekico (*Luzulo albidae-Fagetum*) (Brus, 2005).

Bukov les ima gostoto v absolutnem suhem stanju (r_0) 680 kg/m^3 in je trden in trd, vendar neobstojen. Ustrezno prepariran in obdelan je široko uporaben, od železniških pragov do furnirjev, vezanih plošč in galanterijskih izdelkov. Les ima visoko kalorično vrednost. V preteklosti so iz njega s sežiganjem pridobivali pepeliko za steklarske obrate (glažute), še danes pa tu in tam pridobivajo kakovostno bukovo oglje (Mlakar, 1990; Čufar, 2006).

2.2 BUKEV V LJUBLJANSKEM GOZDNOGOSPODARSKEM OBMOČJU

Bukev lahko štejemo kot vodilno drevesno vrsto v ljubljanskem gozdnogospodarskem območju. Zavod za gozdove Slovenije, območna enota Ljubljana ima celotno površino gozdnogospodarskega območja 251.154 ha , kar predstavlja $12,4 \%$ celotne Slovenije. Gozdnatost na tem območju je $55,9 \%$, tako da znaša površina gozda 140.344 ha (območni načrt).

Značilnost območja je izredno velika raznolikost v vseh pogledih, tako krajinskih, kot rastiščnih, saj zajema zelo različne predele (dele Notranjske, Gorenjske, Zasavja, Dolenjske, osrednjo Slovenijo). Ti različni predeli pripadajo tudi različnim fitogeografskim območjem; predalpsko, alpsko, predinarsko in dinarsko (območni načrt).

V Kamniških planinah preide iz varovalne vegetacije rušja (*Rhodothamno-Pinetum mugo*) v termofilne bukove gozdove (*Ostryo-Fagetum* var. geogr. *Anemone trifolia*) (območni načrt).

V Zasavskem hribovju so se izoblikovale štiri vzporedne doline: Tuhinjska dolina, Črni graben, Moravska dolina in dolina reke Save. Osrednja dolina Črnega grabna poteka po trojanski antiklinali in je izoblikovana v karbonskih in permskih skrilavcih. Iz istega

geološkega obdobja je tudi hribovje ob Savi. Obe sosednji dolini imata v svojem podolju ozek pas miocenskih plasti, pobočja nad njimi so pretežno iz triadnih apnencev in dolomitov. Značilno je, da so severna pobočja dosti bolj strma. Na karbonatnih kamninah najdemo bukove gozdove (*Hacquetio-Fagetum* in *Arunco-Fagetum*), na skrilavcih pa se pojavlja predvsem združba acidofilnega bukovega gozda z rebrenjačo (*Blechno-Fagetum*) (območni načrt).

V Grosupeljski kotlini je matična podlaga iz apnenca in dolomita iz triadne dobe. Na njej so se razvili bukovi gozdovi (*Hedero-Fagetum*, *Hacquetio-Fagetum* in *Arunco-Fagetum*). Dinarsko pogorje južno in zahodno od Ljubljanskega barja tvorijo kredni, jurski in triasni apnenci in dolomiti. Na njih najdemo obsežne jelovo bukove gozdove (*Omphalodo-Fagetum*) (območni načrt).

Za Polhograjsko hribovje je značilno, da je domala ves vznožni del hribov iz karbonskih in permskih skrilavcev in peščenjakov, na večjem delu površine pa leže na njih debele plasti dolomita. Tudi tu se pojavlja na starih kameninah bukov gozd z rebrenjačo (*Blechno-Fagetum*), na dolomitu pa bukov gozd s tevjem (*Hacquetio-Fagetum*) (območni načrt).

V vseh omenjenih združbah se bukev pojavlja, kot graditeljica sestojev ali kot udeleženka. Njen delež v lesni zalogi v ljubljanskem območju ocenjujemo na 33,8 %, kar jo uvršča na prvo mesto. Bukev in smreka sta prisotni skoraj na vsaki površini, saj imata ti dve drevesni vrsti skupaj 65 % delež v območju. Druge drevesne vrste kot so jelka, rdeči bor in hrasti imajo znatno nižje deleže, vsaka okoli 7 % (območni načrt).

Zanimiv je tudi podatek, da bukev gradi 78 % sestojev. Bukev se ne uveljavlja na zgornji gozdni meji in na zamočvirjenih, težkih tleh, drugje pa je najbolj pogosta drevesna vrsta (območni načrt).

2.3 FENOLOGIJA BUKVE

Fenologija je veda, ki proučuje periodične biološke faze in vzroke njihovega pojava ob upoštevanju živih in neživih dejavnikov okolja (Leith, 1997 cit. po Črepinšek in Kajfež-Bogataj 2005). Fenologijo delimo na rastlinsko in živalsko, pri čemer izraz fenološka opazovanja pogosto označuje samo opazovanja razvoja rastlin, saj je število raziskav na tem področju bistveno večje. Fitofenološka opazovanja vključujejo datume pojava določenih faz v razvoju rastlin, kot so na primer olistanje, cvetenje, zorenje plodov ali jesensko rumenenje listja. Fenološka opazovanja vključujejo datum pojava fenofaze, ki je naveden kot julijanski dan (zaporedni dan v letu), dolžino fenofaze, ter časovni interval med zaporednimi fenofazami iste rastline (Črepinšek, 2007).

Fenofaze se pojavljajo kot posledica biokemičnih procesov v rastlini, ki potekajo po genetsko določenih zakonitostih, a pod izredno močnim vplivom vseh ekoloških dejavnikov (Smole, 1979). Preučevanje fenoloških faz v dolgem časovnem nizu je vse pomembnejše orodje za ugotavljanje vpliva klimatskih sprememb tako na rastlinski kot živalski svet (Črepinšek, 2002).

V Sloveniji razpolagamo s kvalitetnimi fenološkimi podatki, ki jih pri Agenciji republike Slovenije za okolje (ARSO) beležijo od leta 1955 (Črepinšek, 2002). Za bukev so na razpolago podatki o datumu olistanja in splošnega rumenenja listja za 47 lokacij iz vse Slovenije od nadmorske višine 55 do 1050 m (Čufar in sod., 2012a).

Črepinšek (2002) ugotavlja, da je olistanje bukve v Ljubljani za obdobje od 1955 do 1999 najbolj povezano s temperaturami v marcu in aprilu, rumenenje bukve pa s temperaturami od julija do septembra.

Tudi Veselič (1990) ugotavlja, da temperaturne razmere v predpomladanskem in spomladanskem obdobju pojasnjujejo 45 % variacije časa olistanje bukve. Za bukev, brezo in lipo so izračunali tudi trajanje obdobja med olistanjem in rumenenjem listja, ki ga številni avtorji uporabljajo kot kazalnik za dolžino rastne dobe. Povprečno traja obdobje

med olistanjem in rumenenjem listja za omenjene tri drevesne vrste od 170 do 180 dni, med posameznimi vrstami pa ni bistvenih razlik (Črepinšek, 2002).

V novejših raziskavah, ki so vključevale fenologijo bukve (čas olistanja in splošnega rumenenja listov) so Čufar in sodelavci (2008) ugotovili, da čas olistanja sovpada z začetkom nastajanja novih celic v lesu na prsni višini odraslih dreves, nastajanje novih celic lesa pa se zaključi skoraj 2 meseca prej, kot nastopi splošno rumenenje listov. Ugotovili so tudi, da tako na fenologijo listov kakor tudi fenologijo delovanja kambijeve cone in nastajanja lesa vplivajo klimatski dejavniki, vendar pa so vplivi dejavnikov na fenologijo listov in fenologijo delovanja kambija različni. Ugotovitve različnih novejših študij vse bolj kažejo, da velja fenologiji delovanja kambijeve cone in nastajanja lesa (ki zahtevata zamudno vzorčenje in pripravo preparatov) nameniti več raziskav.

Najnovejše raziskave listne fenologije pri bukvi v Sloveniji so tudi pokazale, da se vplivi klime in klimatskih sprememb na fenologijo bistveno razlikujejo glede na nadmorsko višino (Čufar in sod., 2012).

2.4 LES BUKVE

Glede na to, da je v svetu za predelavo in uporabo na razpolago vsaj nekaj sto vrst iglavcev in listavcev in glede na veliko mednarodno trgovsko povezanost, obstaja velika potreba po pravilni določitvi (identifikaciji) in pojmovanju lesnih vrst. Pri identifikaciji lesa si pomagamo z makroskopskimi in mikroskopskimi ključi za identifikacijo lesa, pri čemer moramo določiti ključne anatomske znake v lesu (Čufar, 2006).

Stopnjo evolucijske naprednosti lesa listavcev določa tip osnovnega tkiva, dolžina in oblika trahejnih členov, tip perforiranih ploščic ter količina in vrsta aksialnega parenhima. Vsi ti elementi lesa so najboljše vidni na mikroskopskih slikah lesa, katere dobimo pri prečnih, radialnih in tangencialnih prerezih lesa (Čufar, 2006).

V lesu bukve so traheje na prečnem prerezu razporejene difuzno. Trahejni člen imajo lestvičaste in enostavne perforacije. Intervaskularne piknje so razporejene nasprotno ali lestvičasto. Traheje so pogosto zatiljene. Tangencialni premer trahej je cca. 100 μ m (Čufar, 2006).

Bukev ima za osnovno tkivo traheide z obokanimi piknjami. Obokane piknje so vidne v radialnem prerezu. Traheide sodelujejo pri prevajanju vode. Povezava prevodnega sistema preko letnic poteka po traheidah (Čufar, 2006).

Bukev ima dve vrsti trakov 2 do 4 redne in nizke ter nad 10 redne in visoke. Široki, nad 10 redni trakovi so visoki preko 1 mm. Trakovno tkivo je heterogeno (tipa 3); tj. sestavljeno iz parenhimskih celic različnih oblik. Osrednji del je iz ležečih celic, na robovih je po ena vrsta kvadratastih celic. Piknje med trakovi in trahejami so velike in ovalne (režaste) (Čufar, 2006).

Aksialni parenhim je apotrahealen in difuzen. Lahko je tudi difuzen v agregatih. Bukev je evolucijsko primitiven listavec. Znaki, ki nakazujejo evolucijsko primitivnost, so: trahejni členi relativno dolgi, zašiljeni, pogosto z lestvičastimi perforacijami. Osnovno tkivo je iz traheid z razločnimi obokanimi piknjami, ki skupaj s trahejami prevajajo vodo. Aksialni parenhim je apotrahealen in redek (Čufar, 2006)

2.5 KAMBIJ IN NJEGOVO DELOVANJE

V lesnatih rastlinah že v prvem letu rasti primarna prevodna tkiva poganjkov in korenin nadomestijo sekundarna prevodna tkiva, ki jih tvori sekundarni lateralni meristem, imenovan vaskularni oziroma prevodni kambij. Kambij izhaja iz prokambija, ki se razvije iz apikalnega meristema. Kambij kot nepretrgan obroč leži med sekundarnim ksilemom na notranji strani in sekundarnim floemom na zunanji strani (Čufar, 2006). Po enoplastnem konceptu je kambij sestavljen iz ene plasti inicialk, kambijeva cona pa zajema kambijeve inicialke in njihove nediferencirane derivate (Torelli, 1990). Aktivnost sekundarnega

meristema se izraža kot debelinska rast, ki omogoča večanje volumna prevodnega sistema ter formiranje mehanskih in zaščitnih tkiv (Torelli, 1990).

Proces nastanka lesa (ksilogeneza) zajema celične delitve v kambijevi coni in diferenciacijo, kjer se kambijevi derivati razvijejo v funkcionalne lesne elemente z lignificirano sekundarno celično steno. Diferenciacijo pri trahealnih elementih in vlaknih razdelimo na več zaporednih faz, ki so med seboj povezane: determinacijo, postkambijsko rast celic, biosintezo slojevite sekundarne celične stene, lignifikacijo ter programirano celično smrt. Ksilogeneza vodi do specializacije celic glede na njihovo kemijsko zgradbo, morfološke značilnosti in funkcije. Iz kambijeve celice nastanejo različni tipi ksilemskih celic, katerih edinstvene lastnosti in tridimenzionalna zgradba določajo strukturo in s tem lastnosti lesa (Gričar, 2010).

Kambij sestavljata dva tipa inicialk: kratke, precej izodiametrične trakovne inicialke, iz katerih nastanejo radialni trakovi, ter aksialno podaljšane fuziformne oziroma vretenaste kambijeve inicialke, iz katerih nastanejo aksialni elementi lesa in floema. Dolžina fuziformnih inicialk je pri primitivnejših listavcih, kot je bukev, med 1000 in 2000 μm , pri najnaprednejših pa med 300 in 600 μm . Z delitvijo inicialke nastaneta dve identični hčerinski celici, kjer ena obdrži meristemski značaj, druga pa se pred diferenciacijo v odraslo celico ksilema ali floema še nekajkrat deli. Iz iste fuziformne inicialke lahko nastanejo pri bukvi trije tipi ksilemskih celic: trahejni členi, vlakna in aksialni parenhim, medtem ko iz trakovnih inicialk nastanejo celice trakov. Lesni elementi se med seboj morfološko razlikujejo, kar je v veliki meri posledica različne stopnje rasti celice in oblikovanja celične stene v procesu diferenciacije (Čufar, 2006).

Prvi znak diferenciacije, ki sledi determinaciji, je razločna ekspanzija kambijevih derivatov (podaljševanje vlaken in prečna rast trahej), ki nastane zaradi povečanja volumna vakuol brez kakršnih koli očitnih sprememb v strukturi celice. V fazi površinske rasti celica poveča svoje dimenzije. Sledi faza debelitve celične stene, kjer se na primarno celično steno v centripetalni smeri sintetizira večslojna sekundarna celična stena (Plomion in sod., 2001).

Lignifikacija se začne najprej v trahejah in sosednjih celicah, ki že imajo delomaoblikovano sekundarno celično steno. Celične stene vlaken in parenhimskih celic, ki niso v stiku s trahejami, pa se lignificirajo pozneje. Ko je lignifikacija končana, sledi programirana smrt celic v prevodnem tkivu. Preko signala, ki je do sedaj še neznan, tok kalcija povzroči kolaps vakuole, od koder se sprostijo hidrolaze, ki razkrojijo vso celično vsebino razen sekundarne celične stene (Mellerowicz in sod., 2001).

2.6 POMEN TEMATIKE ZA GOZDARSTVO

V Sloveniji imamo več kot polovico površine pokrite z gozdom. Ko obravnavamo bukev, ne moremo mimo podatka, da ima bukev več kot tretjinski delež v vsej lesni zalogi, ter gradi in sestavlja kar 70 % (Medved in sod., 2011) gozdnih združb. Gozd kot skupek različnih rastlinskih vrst opravlja določene naloge. Človeku je gozd že od nekdaj dajal les za kurjavo, material za različne predmete, nudil mu je senco. V zadnjem času, ko se številčnost ljudi znatno povečuje, so dobrine, ki jih dobimo iz gozda, redkejše in zato bolj iskane.

V svoji raziskavi sem ugotavljal rast drevesa preko vegetacijske dobe. Kot vemo, v zimskem času drevesa mirujejo zaradi različnih dejavnikov in rast se vsakič začne spomladi, ko so za to ustrezni pogoji. Koliko zraste posamezno drevo in kakšna je produktivnost sestojev, je odvisno od mnogih dejavnikov. Nekatere poznamo, nekatere še ne. Dendroekologija proučuje zvezo med okoljskimi dejavniki in nastankom lesa. Kako zraste in se oblikuje branika je deloma zapisano tudi v genih. Nastali specifični proteini določajo identiteto celice (Gričar, 2009, 2010). Poleg neživih dejavnikov, na katere nimamo vpliva, raziskujemo celice, da nam bodo dale odgovor na vprašanje rasti in razvoja drevesa, posledično pa tudi na delovanje sestojev. Zgradba lesa se pri različnih drevesnih vrstah razlikuje, ravno tako je mehanizem nastanka lesa različen, zato ugotovitev ni mogoče preprosto aplicirati iz ene drevesne vrste na drugo.

Nekatera drevesa rastejo dolgo časa, tudi več kot 150 let, v njihovem lesu je zabeležena informacija o klimatskem dogajanju v njihovem življenjskem obdobju. Zvezo med

klimatskimi dejavniki in nastankom lesa pa preučuje dendroklimatologija (Čufar, 2006). Ker so v lesu shranjene informacije o vplivih okolja na rast drevesa, je bukev vse bolj zanimiva tudi za dendrološke in dendroklimatološke študije (Di Filippo in sod., 2007, Čufar in sod. 2008b, c).

Pri rasti in razvoju tkiv v drevesih se porabljajo produkti fotosinteze, s čimer se skladišči tudi ogljik. Nastajanje lesa tako predstavlja tudi akumulacijo oz. skladiščenje ogljika in energije, ki v lesu ostaneta vezana dolga leta. V 1 kg absolutno suhega bukovega lesa je vezanega okoli 1,8 kg ogljikovega dioksida (Lipušček in Tišler, 2003).

Rastno obdobje dreves je pomembno tudi s stališča pridobivanja lesa. Na začetku rastne dobe, ko je kambijeva cona na višku celične delitvene aktivnosti, predstavlja posek in spravilo lesa iz gozda veliko težavo zaradi možnih mehanskih poškodb rastočih dreves. Takrat so poškodbe drevja večje in številnejše. Poleg tega tudi nekateri menijo da les, posekan spomladi, ni tako kvaliteten kot les, ki ga posekamo v zimskem času. Za bukev pa velja, da so jo tradicionalno najraje sekali v času med 15. avgustom in 8. septembrom (Kunaj, 2007).

2.7 LEGA SESTOJA V GGE POLJE

2.7.1 Splošne značilnosti GGE Polje

Raziskave za to diplomo smo opravili v sestoji združbe *Hacquetio-Fagetum* (bukovje s tevjem) v oddelku 22, k.o. Lipoglav, ki spada v Gozdnogospodarsko enoto Polje. GGE Polje obsega 6.600 ha gozdov, ki so pretežno v zasebni lasti (Gozdnogospodarski načrt Polje 2003-2012). GGE Polje predstavlja vzhodni hriboviti in pretežno gozdnati predel Mestne občine Ljubljane, med reko Savo in Grosupeljsko kotlino, na vzhodu pa sega do Posavskega hribovja.

Podnebne značilnosti so poudarjeni temperaturni ekstremi; topla poletja in hladne zime. Razporeditev padavin je enakomerna preko vegetacijske dobe in povprečno letno količino padavin okrog 1400 mm (GGE Polje).

V GGE Polje prevladujejo nekarbonatne kamenine iz permkarbonskega obdobja (različni peščenjaki in konglomerati). V južnem delu se preko k.o. Trebeljevega in južnega dela k.o. Lipoglava v k.o. Podmolnik vleče pas mlajših triadnih dolomitov in apnencev. Kamnine in površinsko odtekajoča voda sta izoblikovala jarkast in grebenast relief z dvema dolinama Besnice in Dobrunjščice. Dobrunjščica ima bogato vodno zajetje Javorski potok, Rekarjeva reka, Žagarski potok, Kižlovka, Gobovšek, Podmolniški potok in Panško reko (GGE Polje).

V oddelku 22 so se na dolomitu razvila rjava pokarbonatna tla, na njih pa prevladujejo predgorski bukovi gozdovi na rastišču združbe *Hacquetio-Fagetum*. Oddelek leži na pobočju z nadmorskimi višinami od 400 do 560 m, relief je valovit, ekspozicija severovzhodna, naklon do 30 stopinj. Skalovitosti ni, ker je dolomitna matična kamenina.

2.7.2 Preteklo gospodarjenje z gozdom v Panški reki

Pred II. svetovno vojno so kmetje iz Panc hodili sekat bukve v svoje gozdove na območje Panške reke. Na leto so pri eni kmetiji posekali in naredili v povprečju po 15 metrov drv za prodajo. Na Pancah je bilo 11 kmetij, vendar vsaka ni imela gozda. Gozd je sedmim kmetijam pomenil vir zaslužka, saj so takrat, kadar je primanjkovalo denarja, odšli v gozd, ter drva in butare prodali pericam v Bizoviku. Gozd na območju Panške reke je bil v fazi drogovnjaka (prsni premer ni bil večji kot 30 cm). Debelih dreves v sestojih ni bilo, saj so jih podrli takoj, ko so lahko iz drevesa dobili nekaj drv (F. Koncilija, osebna komunikacija).

Po II. svetovni vojni so dolino Panške reke in območje Cirja zaprli za javnost. Za potrebe vojske je bilo območje zaprto do leta 1955. V tem času kmetje iz okoliških vasi niso smeli sekati v oddelkih 21, 22, in 23. Po odprtju območja so po letu 1960 gozdarji naredili taksacijo – uredili so meje, ter z načrtom predpisali 10-letni etat. V desetletnem obdobju je bilo posekanih v 21 oddelku 270 m³, v 22 oddelku 210 m³ in v 23 oddelku 270 m³ lesa, od tega večinoma bukve.

Tudi po umiku vojske iz območja Panške reke in Javorske reke kmetje niso veliko sekali. Med letoma 1970 in 1990 je veljalo obvezno odkazilo. Sekali so v okviru 10-letnega etata, ki je bil okoli 250 m³ na oddelek. Kmetje so delali drva zase, saj so za prodajo morali plačati davek, zato so sekali manj in bližje kmetij.

Območje Panške reke sta prizadela dva snegoloma v letih 1996 in 1999. Prvi snegolom ni polomil veliko drevja, drugi je bil veliko hujši. Prsti na dolomitni podlagi ni veliko, kot tudi sam dolomit ne daje veliko opore koreninam. Zaradi težkega snega, ki se je nabral na krošnjah bukve, se bukve niso lomile, ampak izruvale. V petih letih od 1996 do 2001 so posekali v 21. oddelku 540 m³ lesa, v 22. oddelku 240 m³ lesa in v 23. oddelku 540 m³ lesa. Med 10-letnim ureditvenim obdobjem do leta 2001 je bil zaradi snegoloma posekan ves predpisan etat.

2.7.3 Današnja podoba sestojev v Panški reki

Danes najdemo v oddelku 22, k.o. Lipoglav debeljake bukve (17 ha) s smreko, gradnom in gorskim javorjem. Na različnih parcelah so sestoji v fazi drogovnjakov (13 ha), ki ponekod že preraščajo v debeljake. V oddelku imamo 2 ha gošče, 5 ha letvenjakov in 2 ha sestojev v obnovi. V vseh sestojih prevladuje bukev, ki jo je 65 %, nato sledi gorski javor 11 %, smreka 10 %, graden 9%, rdeči bor 5 % od lesne zaloge.

Na raziskovalnem objektu, kjer smo v letu 2006 izbrali šest bukev, se nahaja pomlajenec. Izbrana drevesa oziroma semenjaki so bila poleg pomlajene površine v fazi gošče, mladja in so dajala zastor ter semenila. Izbrana drevesa so imela vso krošnjo sproščeno tako, da so lahko maksimalno priraščala. Drevesa niso imela konkurentov (ostalih dreves v sestoju), zato so lahko optimalno izrabljala vse ekološke dejavnike.

Raziskovalni objekt se je nahajal na nadmorski višini 450 m, približno na sredini pobočja, ki je obrnjeno proti vzhodu. Pobočje ni skalnato s 30 stopinjskim naklonom. Z drugo

stopnjo je poudarjena hidrološka funkcija. Pri poseku in spravilu lesa s traktorjem je priporočljiva uporaba bio olj, pri gradnji vlak se držimo predpisanih elementov vlake.

3 MATERIAL IN METODE

3.1 OPIS RAZISKOVALNEGA OBJEKTA

Raziskovalni objekt v GGE Polje, Oddelku 22, k.o. Lipoglav, ki spada v Gozdnogospodarsko enoto Polje se je nahajal na nadmorski višini 450 m, približno na sredini pobočja, ki je obrnjeno proti vzhodu. Pobočje ni bilo skalnato in je imelo 30 stopinjski naklon. Za raziskave smo izbrali šest bukev iz sestoja združbe *Hacquetio-Fagetum* (bukovje s tevjem). Izbrana drevesa so bila stara okoli 100 let in so imela premer v prsni višini okoli 50 cm, na deblu in koreninah pa niso imela vidnih mehanskih poškodb.

3.2 ODVZEM VZORCEV

Za raziskave sezonske dinamike aktivnosti kambijeve cone smo uporabili metodo odvzema vzorcev intaktnih tkiv. Primerna je zato, ker omogoča študij nastanka ksilemske in floemske branike na celičnem nivoju. Ta metoda je primerna za odvzem tkiv, ne da bi se celice kambijeve cone porušile (Gričar in sod., 2007).

Odvzem vzorcev je potekal celotno vegetacijsko obdobje v letu 2006, od 24. aprila do 20. septembra na vseh šestih drevesih. Za natančnejše proučevanje reaktivacije kambijeve cone pomladi 2007, smo na drevesu št. 4 odvzeli tudi vzorce v obdobju med 2. marcem in 24. aprilom 2007. V preglednici (Preglednica 1) so navedeni datumi ter zaporedni dnevi odvzema vzorcev.

Preglednica 1: Datumi odvzema vzorcev intaktnih tkiv pri šestih bukvah s Panške reke v letu 2006.

Zaporedni odvzem	Datum	Dan v letu
1	25. 4. 2006	115
2	2. 5. 2006	122
3	9. 5. 2006	129
4	16. 5. 2006	136
5	23. 5. 2006	143
6	30. 5. 2006	150
7	6. 6. 2006	157
8	13. 6. 2006	164
9	20. 6. 2006	171
10	27. 6. 2006	178
11	4. 7. 2006	185
12	10. 7. 2006	191
13	18. 7. 2006	199
14	25. 7. 2006	206
15	1. 8. 2006	213
16	9. 8. 2006	221
17	16. 8. 2006	228
18	22. 8. 2006	234
19	29. 8. 2006	241
20	5. 9. 2006	248
21	12. 9. 2006	255
22	20. 9. 2006	263

Odvzeti vzorci (okvirnih dimenzij 1 x 1 x 3 cm) so zajemali celoten nekolabirani floem, del kolabiranega floema, kambijvo cono, celotno ksilemsko braniko tekočega leta in leta 2005, ter vsaj del branike iz rastle sezone 2004. Vzorce smo odvezemali v prsni višini (1,3 m nad tlemi) po celotnemu obodu drevesa (Slika 1). Razmik med posameznimi vzorci je znašal vsaj 10 cm. Tako smo se izognili kalusnemu tkivu in poranitvenemu lesu, ki nastane kot odziv kambijeve cone na mehanske poškodbe pri predhodno odvzetih sosednjih vzorcih. Za odvzem, ki je potekal v štirih korakih, smo potrebovali olfa nož, široko in ozko dleto ter kladivo. Najprej smo na omenjeni višini s širokim dletom odstranili zunanji, kolabirani del floema. Nato smo z ostrim nožem v obod naredili dva globoka horizontalna vzporedna reza, ki sta določala širino vzorca. Zatem smo zasekali z ozkim dletom pod kotom 45° v prečnih smereh in s tem določili aksialno dimenzijo vzorca. Na ta način smo lahko lažje in previdneje odstranili vzorec iz drevesa. Predvsem v prvi in zadnji fazi vegetacijske dobe, kjer je število nediferenciranih ksilemskih ter celic kambijeve cone veliko in je tkivo med odvzemom podvrženo raznim poškodbam, kot sta porušitev ali tlačenje. Dolžino vzorca smo nato definirali z dvema vzporednima horizontalnima rezoma.

V zadnji fazi smo z ozkim dletom previdno odstranili vzorec iz debla. Pri tem smo dleto uporabili kot vzvod za generiranje strižne napetosti med tkivi starejših branik. Takoj po odvzemu iz drevesa smo vzorce shranili v prahovke s fiksacijsko tekočino FAA (500 ml FAA vsebuje: 25 ml 37 % formalina, 450 ml 50 % etanola, in 25 ml 100% očetne kisline) in jih dostavili na Oddelek za lesarstvo Biotehniške fakultete.



Slika 1: Odvzem vzorca za raziskave (Foto K. Čufar)

3.3 PRIPRAVA VZORCEV

Vzorce intaktnih tkiv smo približno 1 teden hranili v fiksacijski tekočini, nato je sledila dehidracija v etanolu rastočih koncentracij (30 %, 50 % in 70 %). V vsaki raztopini so bili vzorci 5 do 7 dni. Sledil je postopek dodatnega obrezovanja, kjer so sodelavci najprej z britvico odstranili odvečni ksilem in nato v radialni smeri odrezali približno 3 mm širok del tkiva (tangencialna dimenzija) dolžine 5 mm in ga namenili za pripravo prečnih rezin za svetlobno mikroskopijo. Preostali del vzorca so shranili v označenih 15 ml penicilinkah v 70 % etanolu. Na vsako penicilinko (Slika 2) so prilepili etiketo z datumom odvzema ter številko drevesa.



Slika 2: Obdelani količki v 15 ml penicilinki s 70 % etanolom (Prislan, 2007).

3.4 PRIPRAVA REZIN ZA SVETLOBNO MIKROSKOPIJO Z ROTACIJSKIM MIKROTOMOM

Trajne anatomske preparate je z rotacijskim mikrotomom izdelala dr. Jožica Gričar v laboratoriju na Katedri za tehnologijo lesa. Ta metoda omogoča kakovostno in relativno hitro rezanje. Pred pričetkom rezanja je potrebno vzorce tkiv prepojit s parafinom. Vsak posamezni vzorec so vstavili v kaseto, na katero so predhodno zapisali oznako vzorca (oznake so bile enake kot na penicilinkah). Po pripravi zadostne količine kaset so napolnili reagenčno posodo v preparatorju, to je pripravili za preparacijo tkiv Leica TP 1020 in pričeli s postopkom dehidracije z etanolom in bio-clearom (D-limonen) ter prepajanjem vzorcev s parafinom. Na tkivnem preparatorju, ki vsebuje 12 reagenčnih posod, so nastavili ustrezen program, po katerem je potekalo prepajanje vzorcev. V prvih sedmih reagenčnih posodah so tkiva dehidrirali v različnih koncentracijah etanola različno dolgo. Pričeli so s 70 % etanolom ter nadaljevali z 90 %, 95 % in 100 % etanolom. V prvi reagenčni posodi je bil čas dehidracije 2 uri, v nadaljnjih pa po 1,5 ure. V naslednjih treh posodah so kasete z vzorci dehidrirali po 1,5 ur v 100 % bio-clearu. V zadnjih dveh posodah pa je po 2 uri potekalo prepajanje s parafinom.

Ko je bil postopek prepajanja zaključen, so pripravili parafinske bloke s tkivi. Kasete z vzorci so postavili na grelno ploščo parafinskega dispenzerja Leica EG 1120. Parafin se je pri tem v kaseti stalil. Kaseto so nato odprli in obdržali tisto polovico kasete, na kateri je bila s svinčnikom napisana oznaka vzorca. Pravilno orientiran vzorec s staljenim parafinom so postavili v kovinsko posodico in ga zalili s staljenim parafinom (tališče pri 58

°C), s čemer so poskušali preprečiti nastajanje mehurčkov. Posodico so postavili v petrijevko z mrzlo vodo in z ogrevano pinceto Leica EG F držali vzorec na mestu toliko časa, da se je parafin nekoliko strdil (robovi so postali belkasti). V naslednjem koraku so postavili na posodico označeno polovico kasete, dolili parafin in jo postavili na mizo za toliko časa, da se je parafin strdil. Vzorce so nato postavili v zmrzovalnik za približno 30 min, da so odstranili parafinske bloke iz posodic.

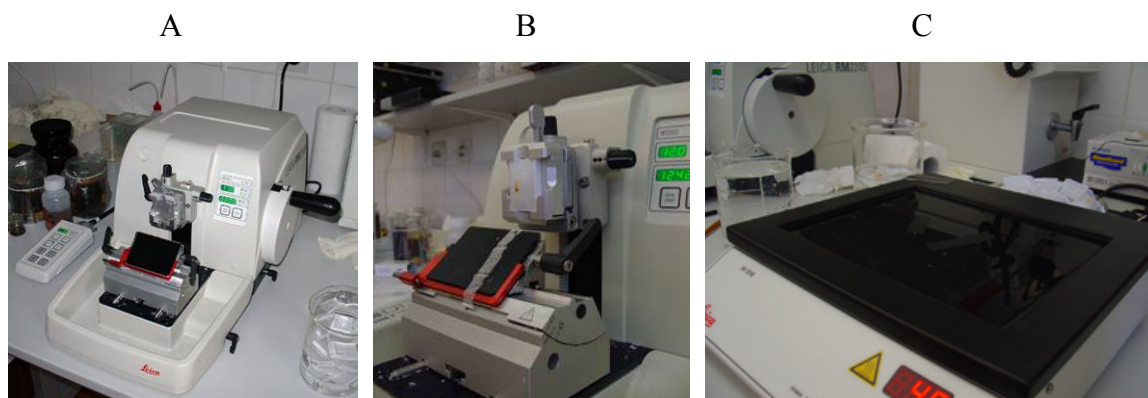
V predhodnih pripravih rezin so ugotovili, da je orientacija vzorca pri nadaljnjem rezanju z rotacijskim mikrotomom zelo pomembna. Posebej pri bukvi je zaradi trdega lesa bolje, da vzorci niso orientirani pravokotno, ampak pod določenim kotom glede na rezilo, kakor prikazuje slika (Slika 3). Na takšen način še dodatno izboljšamo kakovost izdelane rezine.



Slika 3: A - Pravilna orientacija vzorca v kaseti za optimalno kakovost preparatov. Moder okvir prikazuje običajno orientacijo vzorcev, rdeč pa boljšo orientacijo vzorcev pod kotom 45°; B – Končni izgled vzorcev vklopljenih v parafin (Prislan, 2007).

Rezanje prečnih prereзов tkiv je potekalo s polavtomatskim rotacijskim mikrotomom Leica RM 2245. Uporabljali so nizkoprofilne jeklene nože za rezanje trših tkiv Feather N34H za enkratno uporabo. Za učinkovito porabo celotnega rezila posameznega noža so za rezanje najprej uporabili del ob robu noža ter nato nadaljevali po celotni širini rezila tako, da so del obrabljenega noža vedno označili in nadaljevali na neobrabljenem delu. Najprej so ploskev namenjeno za rezanje prikrojili na ustrezno velikost, odstranili presežni parafin in ploskev izravnali. Pred pričetkom so vzorce za približno eno uro namočili v vodo, da se je ksilemsko tkivo nekoliko zmehčalo. Na mikrotomu so nastavili debelino rezin na 12 μm . Odrezane rezine so najprej postavili v posodo s hladno vodo. Nato so jih prestavili v vodo

ogreto na 40 °C, ki je bila v vodni kopeli Leica HI 1210, kakor prikazuje slika 4C (Slika 4). Zaradi tega so se rezine nekoliko raztegnile. Rezine so nato pobrali iz vode z objektnim steklom premazanim z albuminom, s čemer so povečali oprijemnost. Objektna stekla so nato položili v pečico na 70 °C za približno 30 min.



Slika 4: A - Polavtomatski rotacijski mikrotom Leica RM 2245; B – Osnovna sestavna dela mikrotoma sta nož Feather N34H in vpenjalna glava za kasete z vzorcem vklopljenim v parafin. C – Vodna kopel Leica HI 1210 z nastavljeno temperaturo 40 °C (Prislan, 2007).

Preden so preparate obarvali, jim je bilo treba po določenem postopku odstraniti parafin. Podobno kot pri vklopljanju parafina so preparate za določen čas izpostavili 100% raztopini bio-cleara (komercialno ime za topilo na osnovi ksilena) in 95 % raztopini etanola.

Najprej so preparate obarvali s safraninom (0,5 %, v 95 % etanolu), barvanje je trajalo 1 uro. Safranin rdeče obarva polifenolne komponente, kot je npr. lignin. Po pretečenem času so barvilo iz preparata sprali s 95 % etanolom. Sledilo je obarvanje z astra modrim (0,5 %, v 95 % etanolu), ki obarva celulozne komponente celične stene. Zaradi agresivnosti barvila, so preparate barvali le 30 sekund. Nazadnje je spet sledilo spiranje s 95 % etanolom, dokler niso odstranili vsega odvečnega barvila.

Rezine na objektnem steklu so nazadnje prepojili z vklopnim medijem Euparal, prekrili s krovnim steklom, odstranili mehurčke, ujele v vklopnem mediju, ter preparate obtežili z 200 g težkimi kovinskimi utežmi in pustili obtežene vsaj 24 ur, da se je smola strdila. Vsak

preparat so sproti označili z ustrezno oznako, ki je vsebovala informacijo o številki drevesa ter datumu odvzema.

3.5 ANALIZA SLIKE

Vse izdelane preparate smo zajeli s pomočjo svetlobnega mikroskopa Nikon Eclipse E800, digitalne kamere (PIXElink, PL-A66Z Camera kit), osebnega računalnika in računalniškega programa LUCIA G 4.8. Za analizo slike smo uporabili mikroskopiranje v svetlem polju ob uporabi različnih filtrov, kot je npr. filter za polarizirano svetlobo, ki omogoča lažje prepoznavanje različnih faz diferenciacije. Največkrat smo uporabili objektivne z 2x, 4x, 10x in 20x povečavo. Sliko smo opazovali na zaslonu osebne računalnika. V veliko pomoč pri merjenju je bila 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. S pomočjo programa LUCIA G 4.8 smo lahko slike obdelali (sprememba intenzitete barv, svetlost, kontrast), s čim smo lahko izboljšali njeno kvaliteto oziroma poudarili določena območja, strukture itd. 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.

4 REZULTATI

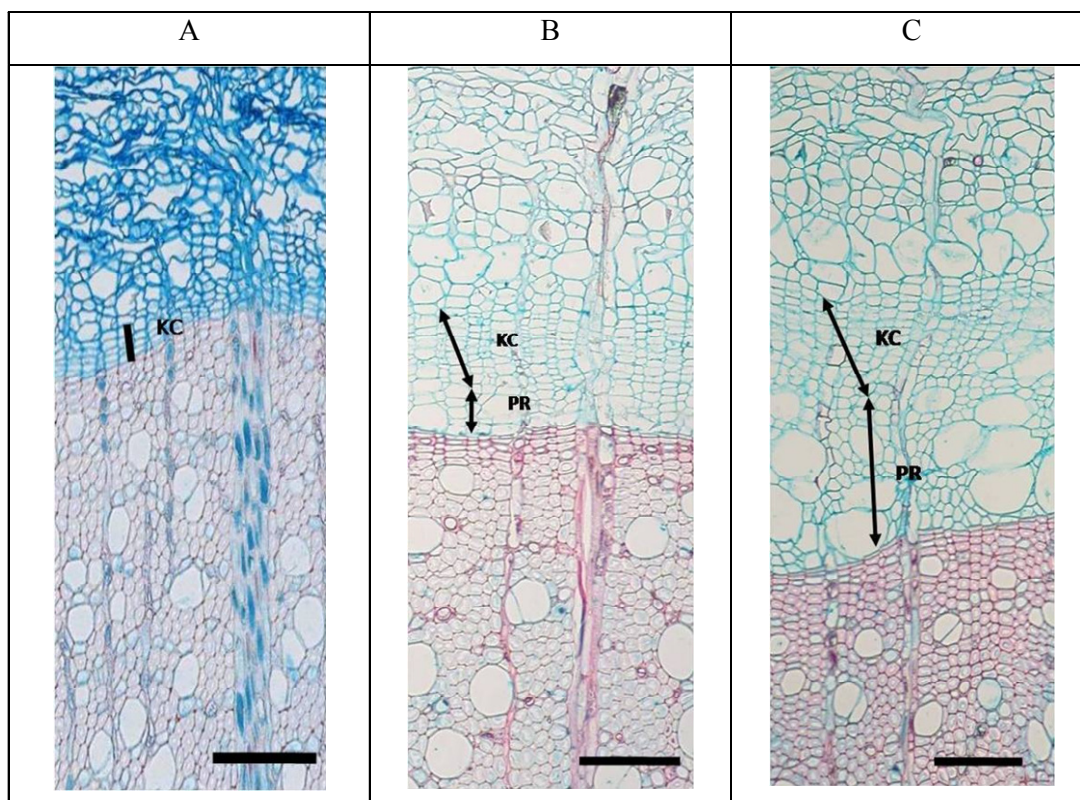
4.1 ANATOMIJA NASTAJAJOČE BRANIKE V LESU

4.1.1 Začetek aktivnosti kambijeve cone

Na preparatih prečnih prerezov intaktnih vzorcev smo najprej določili kambijevo cono. Celice kambijeve cone imajo majhne radialne dimenzije, le primarno nelignificirano (modro obarvano) celično steno in so urejene v radialnih nizih. Debelina njihovih celičnih sten se v dormantnem in aktivnem stanju razlikuje; in sicer so stene v obdobju dormance debelejšje (Slika 5).

Skozi leto se število slojev celic v kambijevi coni spreminja. V obdobju mirovanja je število slojev konstantno, vendarle pa se lahko zaradi variabilnosti znotraj posameznega drevesa po obodu razlikuje za 1-2 sloja. Ko so se spomladi začeli razvijati listi, je število celic v kambijevi coni začelo naraščati in kmalu doseglo maksimalno vrednost 10-13 slojev, nato pa postopoma upadalo, tako da je avgusta kambijeva cona obsegala 5-6 slojev celic (Slika 5). Na dan odvzema prvih vzorcev, dne 25. 04. 2006, smo ugotovili, da je bila kambijeva cona že aktivna. Tedaj je štela 12 slojev celic, obenem pa smo že zasledili 2-3 sloje prvih ksilemskih celic v procesu diferenciacije (tj. postkambialne rasti) (Slika 5B). Pri naslednjem vzorčenju (03. 05. 2006) je površinska rast teh elementov tako napredovala, da smo lahko prepoznali različne celične tipe (traheje in vlakna) (Slika 5C).

Prve celice ksilemske branike 2006 so se pri bukvah v Panški reki oblikovale konec aprila. Delitvena aktivnost kambijeve cone se je začela 1 do 2 tedna prej, kljub nizkim temperaturam in prisotnosti snežne odeje.



Slika 5: Začetek kambijeve aktivnosti pri bukvi (*Fagus sylvatica*) A- Mirujoča kambijeva cona (KC). B in C – Aktivna kambijeva cona (KC). Pod KC so vidne celice v poskambialni rasti (PR). Daljice 100 μ m.

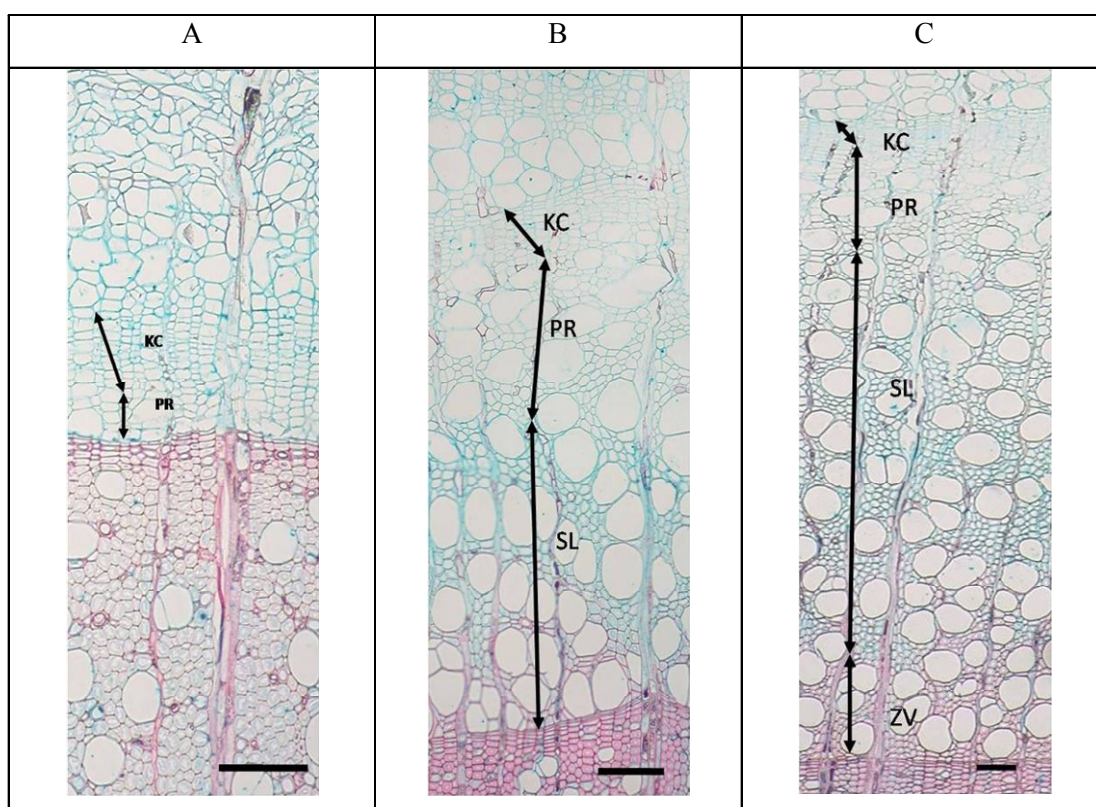
4.1.2 Faza postkambialne rasti celic

V vegetacijskem obdobju 2006 smo spremljali razvojne faze novonastalih ksilemskih celice ter branike 2006. Posamezne faze diferenciacije lesnih elementov smo določili s pomočjo selektivnega obarvanja z barvili astra modro in safranin. Astra modro reagira s polioznimi komponentami (to so celuloze in hemiceluloze) v celični steni in jih obarva modro. Safranin reagira z aromatskimi komponentami celične stene (predvsem ligninom) in jih obarva rdeče. Za opazovanje nekaterih preparatov smo uporabili polarizacijske filtre svetlobnega mikroskopa. Celice, ki so imele samo primarno steno so bile pod polarizirano svetlobo temne, saj so celulozne mikrofibrile razporejene naključno. V sekundarni celični steni so celulozne mikrofibrile usmerjene vzporedno, zato se pod polarizirano svetlobo svetijo.

V fazi postkambialne rasti ksilemski derivati kambijeve cone rastejo površinsko in v dolžino. Mi smo opazovali prečne prereze tkiv, zato smo spremljali samo povečevanje radialnih in tangencialnih celičnih dimenzij. Na začetku rasti, v fazi determinacije, so vlakna in celice aksialnega parenhima dokaj podobne celicam kambijeve cone, kasneje pa se celične stene vlaken znatno odebelijo. Površinsko pa se najbolj razširijo traheje.

Od prvega odvzema (Slika 6A) dalje smo spremljali nastanek novih celic ksilema in videli, da so traheje kasnega lesa začele nastajati konec junija (Slika 7C).

Na sliki 6B se vidi aktivno kambijevo cono, pod njo celice v postkambialni rasti in nato celice v fazi odlaganja sekundarne celične stene. Ugotovili smo, da se na začetku maja najprej začne odlagati sekundarna celična stena v trahejah, kasneje pa tudi v drugih celicah.



Slika 6: Prve nastale ksilemske celice v fazi poskambialne rasti pri bukvi (*Fagus sylvatica*). A- Aktivna kambijeva cona (KC) in pod njo celice v fazi postkambialne rasti (PR). B - Aktivna kambijeva cona (KC). Pod KC so vidne celice v postkambialni rasti (PR). in celice v fazi odlaganja sekundarne celične stene (SL). C – Aktivna kambijeva cona (KC) in branika s popolnoma zreli vlakni (ZV) ter celicami v fazi PR in SL. Daljica 100 μ m.

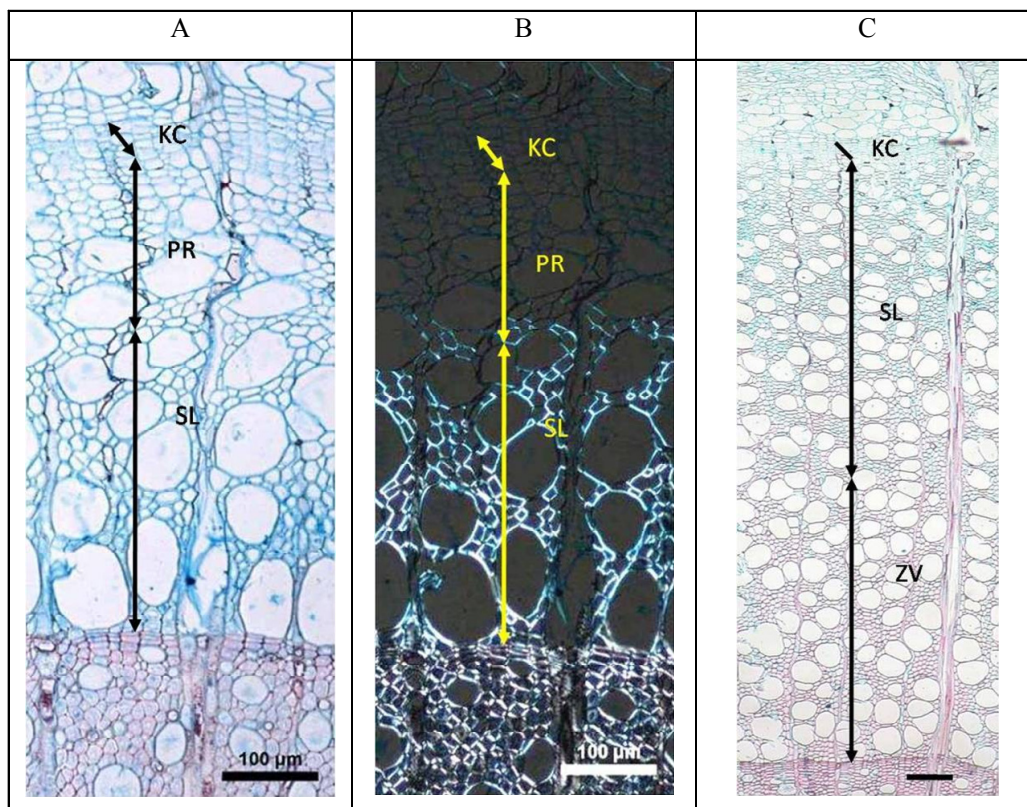
4.1.3 Faza odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacija

Sekundarna celična stena se začne odlagati takoj, ko celica neha rasti in dobi svojo končno velikost. Celična stena se debeli tako, da se na primarno steno sintetizirajo plasti sekundarne celične stene. Najprej se odložijo celuloza in hemiceluloze. Na koncu se inkrustrira še lignin. Ko celica odmre in se razgradi celična vsebina, postane del trajnega lesnega tkiva in začne opravljati določeno nalogo.

Takoj ko začne nastajati sekundarna celična stena, lahko s polarizirano svetlobo zaznamo svetlikajočo se urejeno strukturo celuloznih fibril (Slika 7).

Na slikah 7A in 7B se pod polarizirano svetlobo lepo vidi meja med fazo postkambialne rasti celic in fazo odlaganja sekundarne celične stene. Dokončno oblikovane celice, celične stene so rdeče barve, kar smo zasledili sredi junija. Od nastanka do zgrajene celice je preteklo malo manj kot dva meseca.

Ob zaključku nastajanja lesne branike, konec julija oziroma na začetku avgusta, v celicah poteka le še proces biosinteze sekundarne celične stene in lignifikacija. Razvoj terminalnih celic kasnega lesa poteka še najmanj tri tedne po zaključku celičnih delitev v kambijevi coni.



Slika 7: Faza odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacija v lesnih elementih pri bukvi. A- Aktivna kambijeva cona (KC) in pod njo celice v fazi postkambialne rasti (PR) in celice v fazi (SL). B – Isti vzorec kot A, vendar pod polarizirano svetlobo. C – Mirujoča kambijeva cona (KC) in branika s popolnoma zreliimi vlakni (ZV) ter celicami v zaključni fazi odlaganja celične stene (SL). Daljica 100 µm (Prislan, 2007)

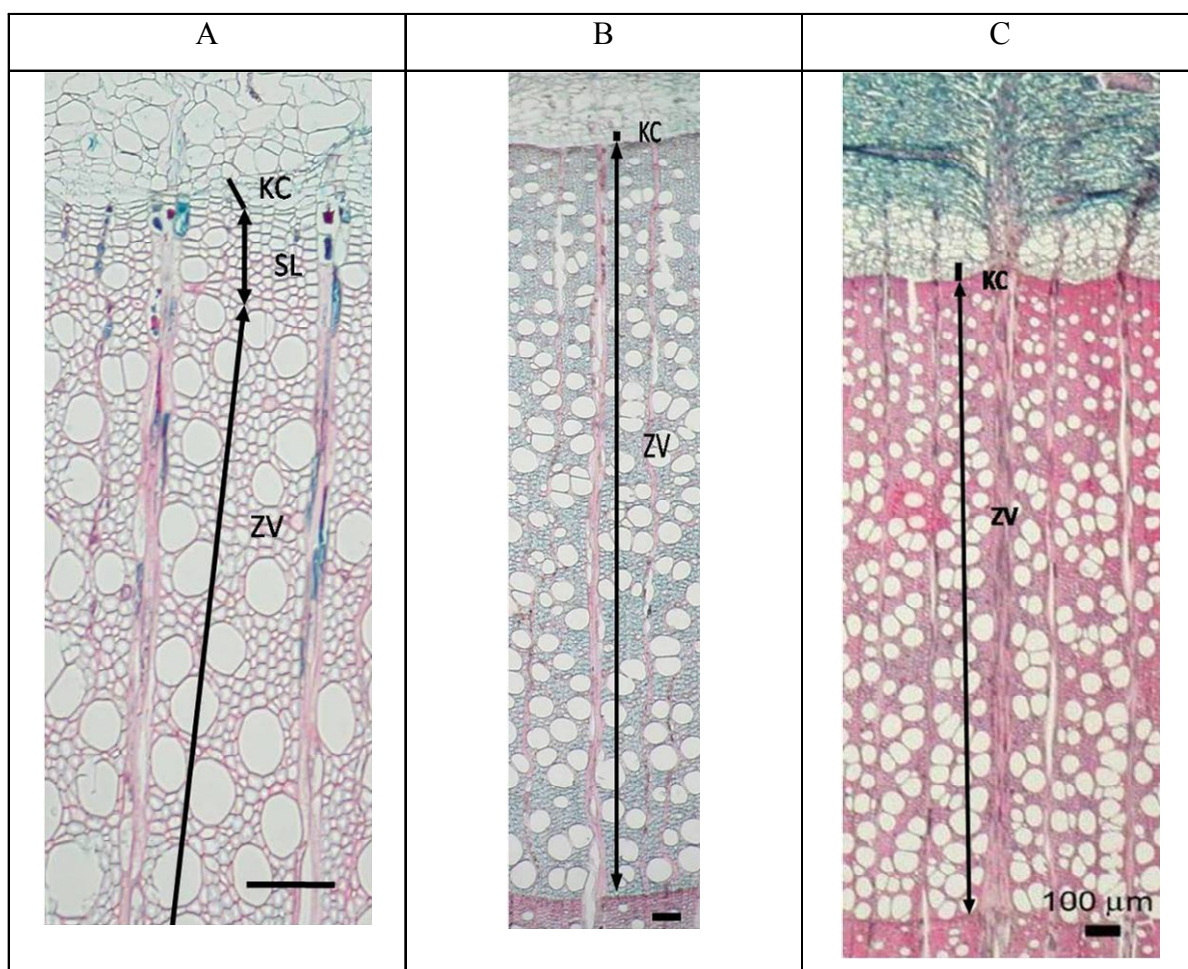
4.1.4 Konec kambijeve aktivnosti

V obdobju enega koledarskega leta kambijeva cona prehaja iz dobe mirovanja v aktivno stanje in nato nazaj v mirujoče stanje. Na začetku vegetacijske dobe je prehod hiter, saj se kambijeva cona naenkrat poveča na 10-13 slojev celic. Maksimalno število slojev doseže v prvi polovici maja, nato se število slojev zmanjšuje postopoma tako, da je v začetku avgusta šteje le še okoli 6 slojev celic. Do konca avgusta število celic upade do števila iz obdobja mirovanja, kjer šteje 4-5 slojev celic (Slika 8).

Zmanjševanje števila slojev celic v kambijevi coni nakazuje na upad njene celične produktivnosti, zato se posledično zmanjšuje tudi število novonastalih ksilemskih celic. Na vzorcu, odvzetem 09. 08. 2006 (Slika 8a), je vidna kambijeva cona tik pred dormantnim

obdobjem. Nekaj zadnjih nastalih celic je še v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije (SL). Pod njimi so popolnoma oblikovane celice (ZV).

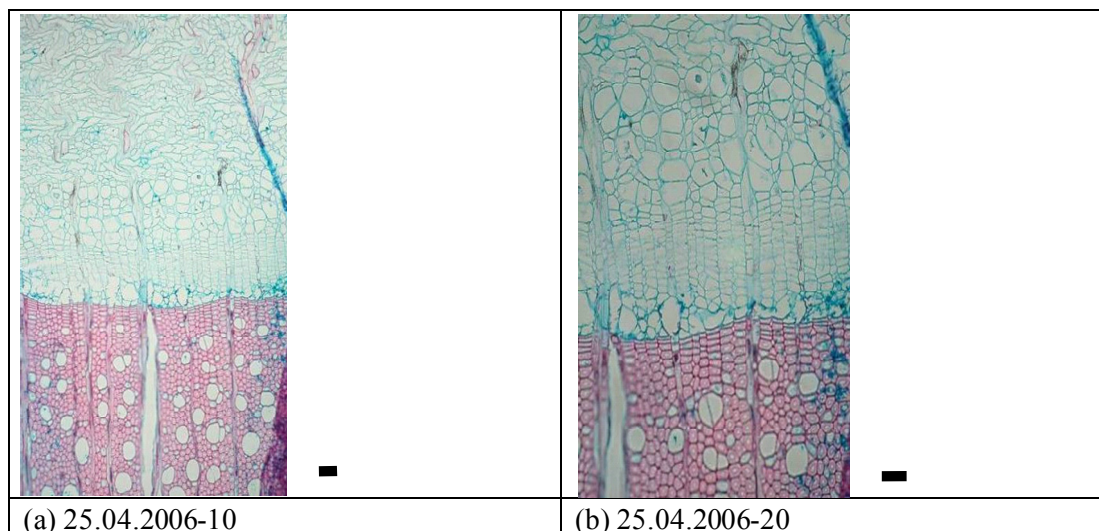
Na slikah 8B in 8C je vidna popolnoma oblikovana branika ter mirujoča kambijeva cona, ki vsebuje le 4 do 5 slojev celic z nekoliko odebeljenimi celičnimi stenami. Na vzorcih se vidi tudi razlika v velikosti trahej, po katerih ločimo rani in kasni les. Kasni les se začne pri približno 70 % branike.



Slika 8: Zaključek aktivnosti kambijeve cone pri bukvi.. A- Mirujoča kambijeva cona (KC) in pod njo terminalne celice kasnega lesa v zaključnih fazah debelitve celične stene in lignifikacije (SL) ter branika s popolnoma zreliimi vlakni (ZV). B -Mirujoča kambijeva cona (KC) in popolnoma oblikovana branika na dan 22. avgusta 2006. C – Popolnoma oblikovana branika 2006. Daljice 100 µm (Prislan, 2007).

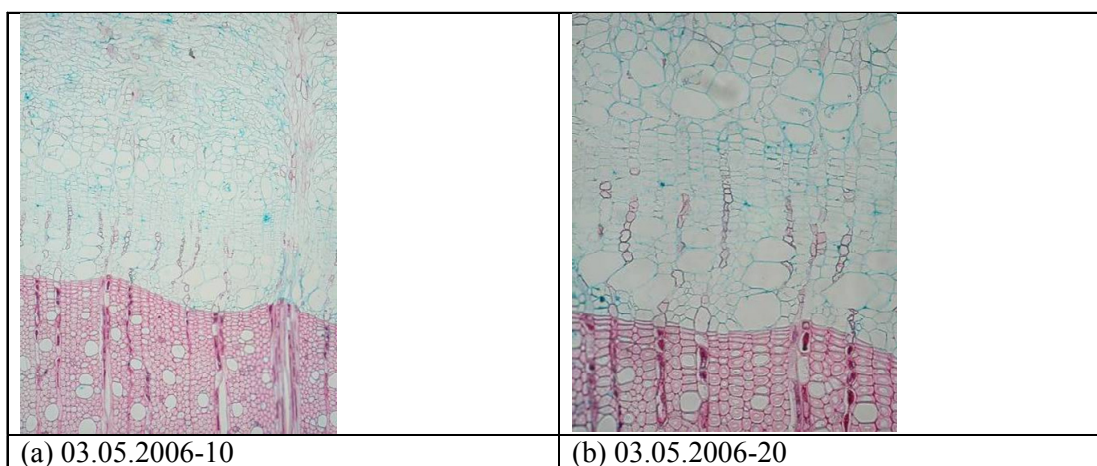
4.2 SEZONSKA DINAMIKA NASTAJANJA LESNE BRANIKE PRI BUKVI ŠT. 5

Med drevesi smo opazili precejšnjo variabilnost v lesnem prirastku, zato bomo podrobno opisali nastajanje branike pri dveh drevesih, to sta bukvi št. 5 in št. 6.



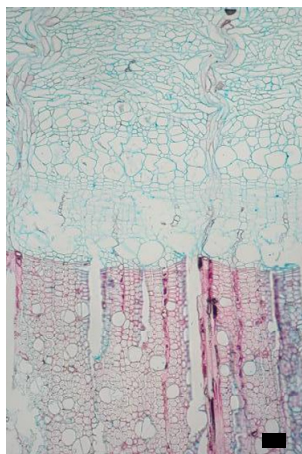
Slika 9: Stanje v drevesu 5 na dan 25. aprila 2006. (a) pri 100-kratni in (b) 200-kratni povečavi (Daljica = 100 μ m).

Na sliki 9 (**Error! Reference source not found.**) je v sredini vidna kambijeva cona, ki je že aktivna. To vidimo po porastu števila slojev celic. Pod kambijem so novonastale celice ksilema, nad njim pa so novonastale celice floema.



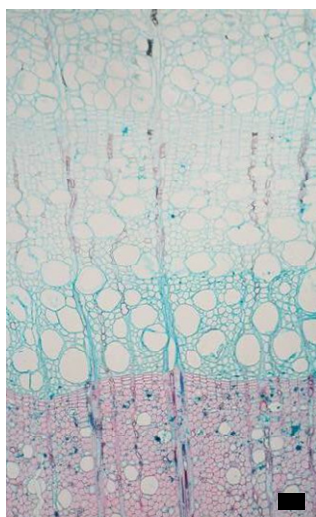
Slika 10: Stanje v drevesu 5 na dan 3. maja 2006. (a) pri 100-kratni in (b) 200-kratni povečavi (Daljica = 100 μ m).

Od nekaj vrst celic ksilema je drevo bukve v enem tednu priraslo na nekaj deset vrst celic (Slika 10). Ob kambiju je nekaj celic v fazi postkambialne rasti, kjer se celice diferencirajo. Lepo so vidne traheje in vlakna v fazi diferenciacije. Celične stene so tanke.



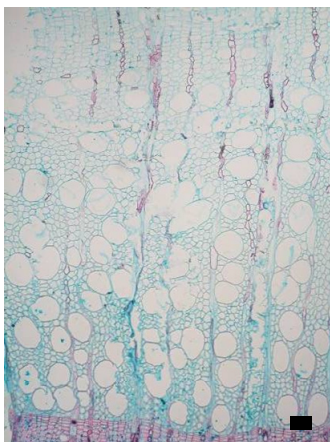
Slika 11: Stanje v drevesu 5 na dan 9. maja 2006.

Na zgornji strani kambija (Slika 11) nastajajo z delitvijo vretenastih inicialk sitasti členi, ki se povežejo v sitaste cevi, ki prevajajo asimilate. Ob njih se vidijo celice spremljevalke.



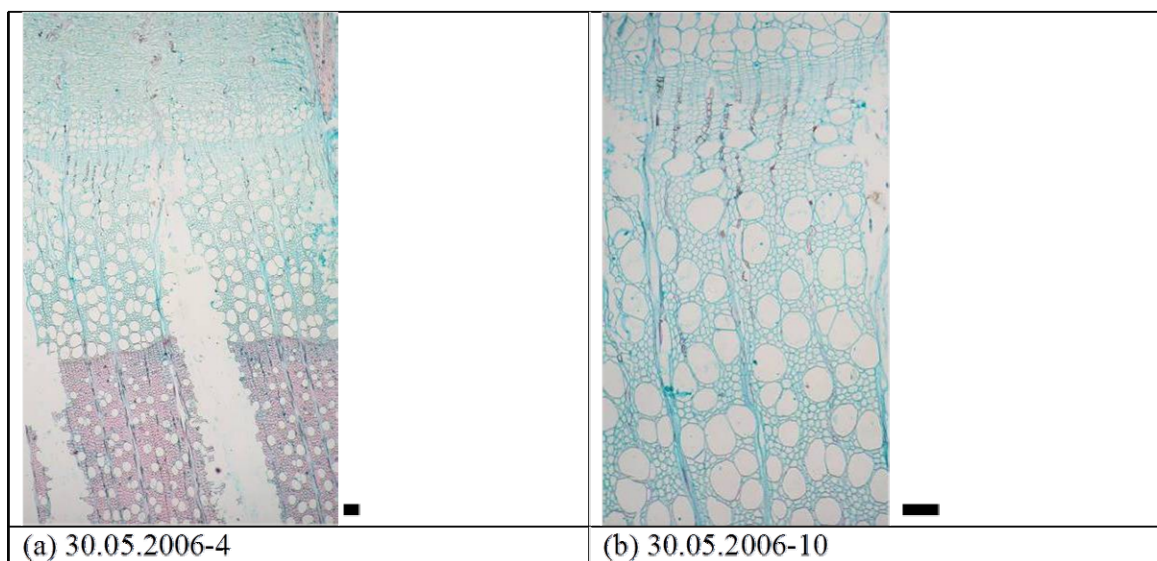
Slika 12: Stanje v drevesu 5 na dan 16. maja 2006.

Na sliki 12 (Slika 12) je opazno znatno povečanje ksilemskega prirastka pri bukvi. Traheje in vlakna v najstarejšem braniku so že dosegla svojo končno velikost. Začel se je proces odlaganja sekundarne celične stene.



Slika 13: Stanje v drevesu 5 na dan 23. maja 2006.

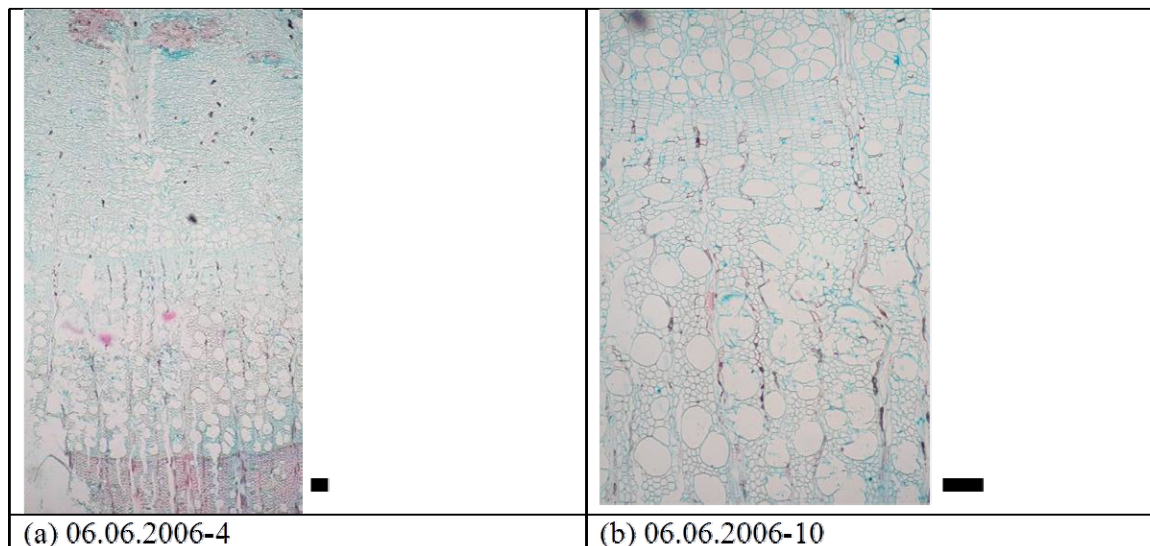
Do konca maja je priraslo še več celic ksilema (Slika 13). Starejše traheje so dobro vidne, imajo svojo končno velikost, mlajše pa so v procesu postkambialne rasti. Traheje so enakomerno razporejene po braniki, posamezno ali v manjših skupkih. V vlaknih še ni opaziti vgrajevanje lignina, zato sekundarna celična stena še nastaja.



Slika 14: Stanje v drevesu 5 na dan 30. maja 2006. (a) Prikaz celotne novo nastale branike (objektiv 4x) in (b) diferencirajočega dela (Daljica = 100 μ m).

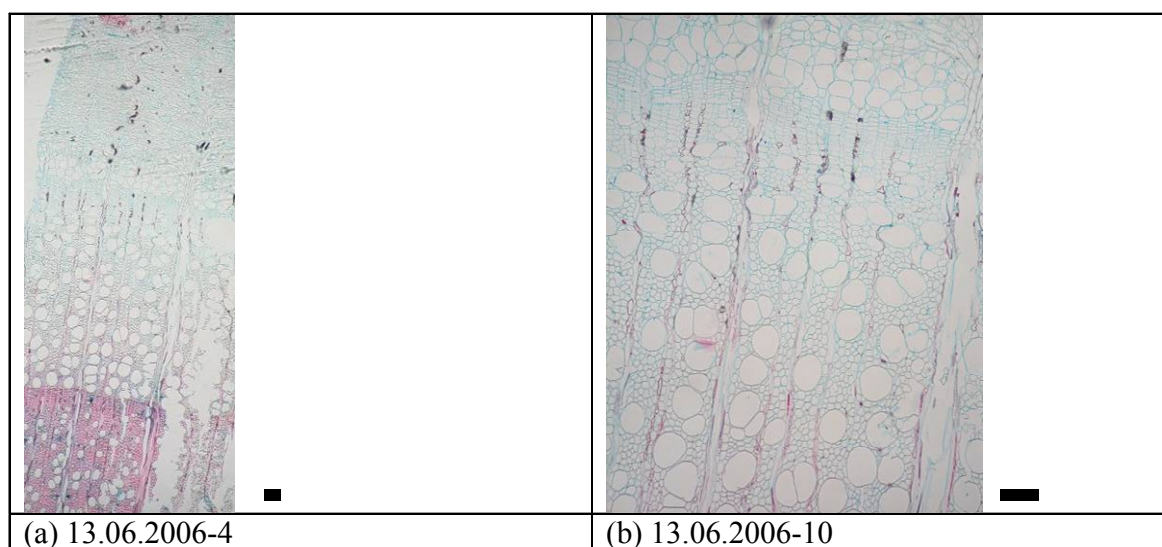
Na sliki 14 (Slika 14) je lepo vidna zgradba ranega lesa pri bukvi št. 5. Traheje so razporejene enakomerno.

Oporno tkivo (vlakna) in enoredni trakovi se s svojo obliko prilagaja prostoru, ki ga trahejni členi s površinsko rastjo določajo.



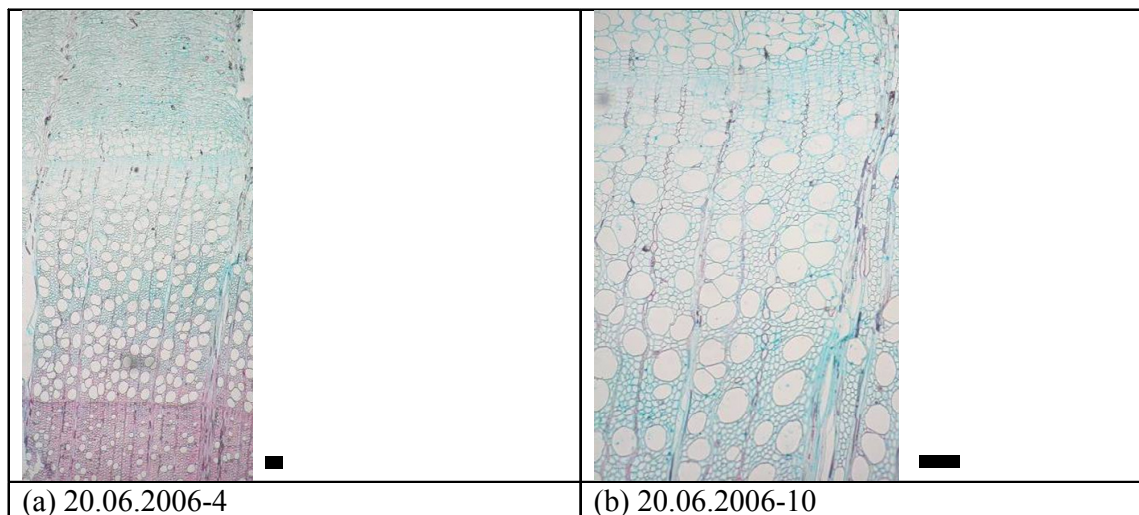
Slika 15: Stanje v drevesu 5 na dan 6. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela (Daljica = 100 μ m).

Slika15 (Slika 15) prikazuje dobršen del skorje. Ozek pas nekolabiranega floema se nahaja tik ob kambijevi coni, medtem ko je starejše tkivo kolabirano. V njem se sčasoma oblikujejo sklereidna gnezda. Sitaste celice, ki so različnih oblik, prekinjajo trakovi, ki potekajo iz ksilema v floem. Trakovi so v kolabiranem floemu zverženi.



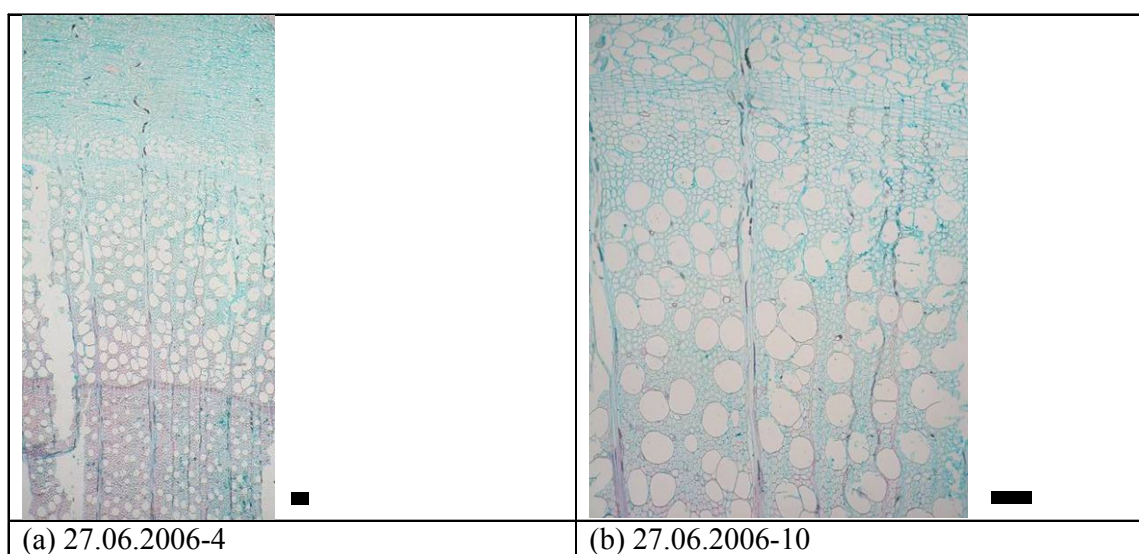
Slika 16: Stanje v drevesu 5 na dan 13. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela (Daljica = 100 μ m).

Celične stene inicialnih trahej in vlaken so v procesu lignifikacije, kar nakazujejo rdeče obarvane stene (Slika 16). S tem je proces površinske rasti končan.



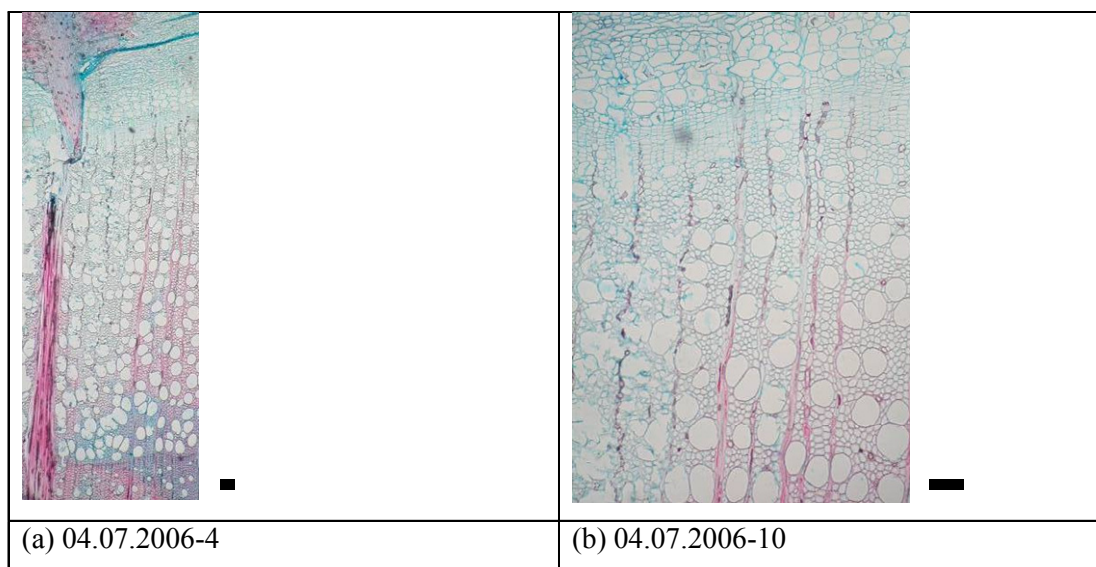
Slika 17: Stanje v drevesu 5 na dan 20. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela (Daljica = 100 μ m).

Viden je prehod med diferencirajočimi celicami in celicami, ki so popolnoma oblikovane (Slika 17). Pri prvih so zunanji deli nastajajoče sekundarne celične stene rdeče obarvani, notranji pa modro, medtem ko so pri slednjih stene v celoti rdeče obarvane. Tudi trakovne celice so lignificirane po celotni braniki, pri čemer se lignin se pojavlja v določenih členih, ne pa po celotni dolžini traku. To velja tako za ozke kakor široke trakove.



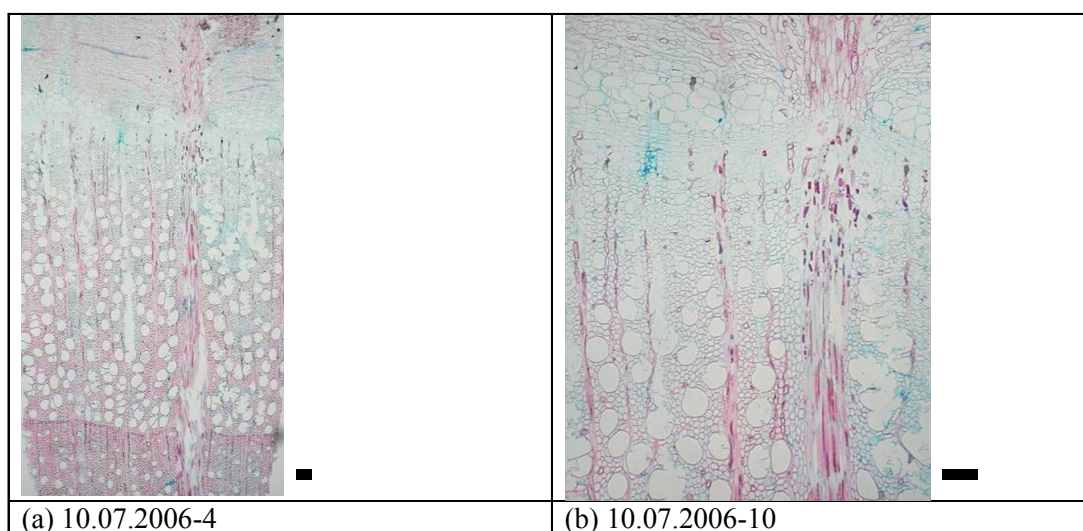
Slika 18: Stanje v drevesu 5 na dan 27. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Konec julija so se v kambijevi coni začele dogajati spremembe. Število celic kambijeve cone se je začelo zmanjševati. V ksilemski braniki je neposredno ob kambiju opaziti večji delež vlaken kot trahej. Diferencirajoči pas v braniki se je začel ožiti, medtem ko delež popolnoma oblikovanega lesnega tkiva narašča (Slika 18).



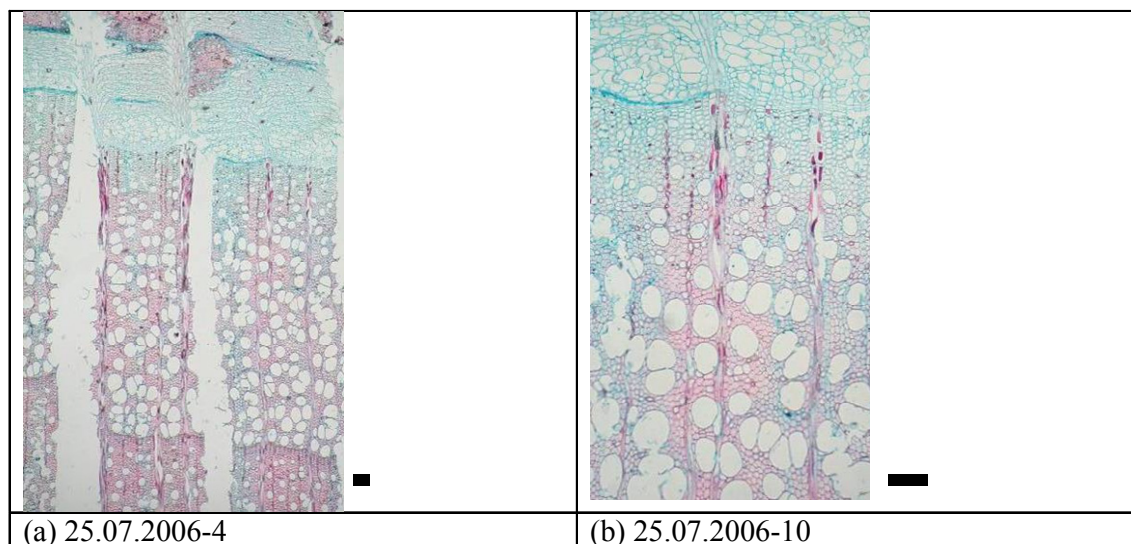
Slika 19: Stanje v drevesu 5 na dan 4. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Popolnoma oblikovane je več kot polovica nastajajoče branike 2006 (Slika 19). V njej že lahko prepoznamo rani in kasni les. Kasni les je prepoznaven po manjših lumnih trahej in večjem deležu opornega tkiva. Viden je širok, nad desetredni trak, ki poteka iz lesa preko kambija v skorjo.



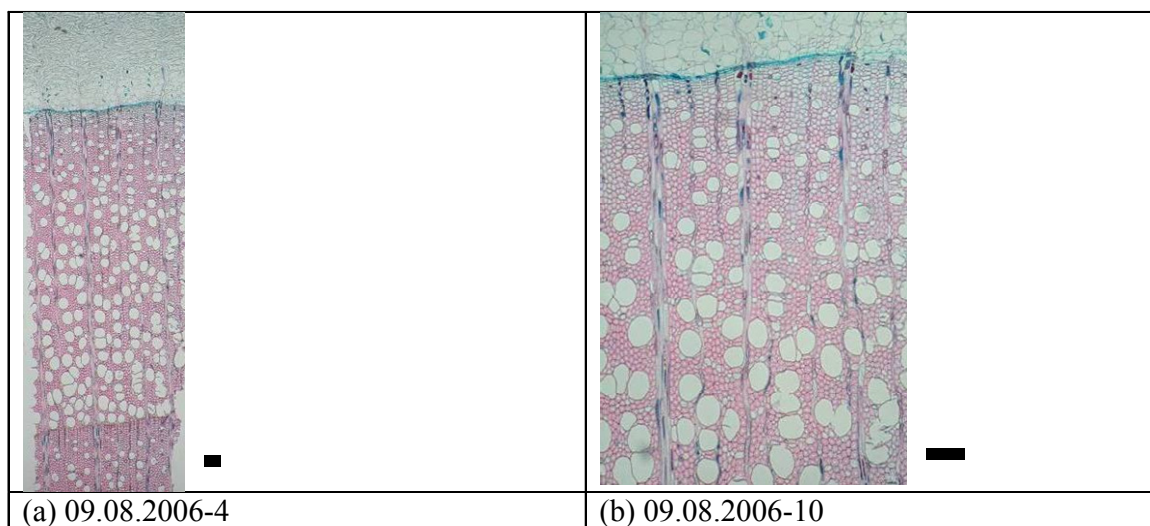
Slika 20: Stanje v drevesu 5 na dan 10. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Oblikovanje novonastalih lesnih celic se nadaljuje. Meja med popolnoma oblikovanimi in diferencirajočimi celicami poteka približno med ranim in kasnim lesom (Slika 20). V zrelem delu branike je opaziti aksialni parenhim.



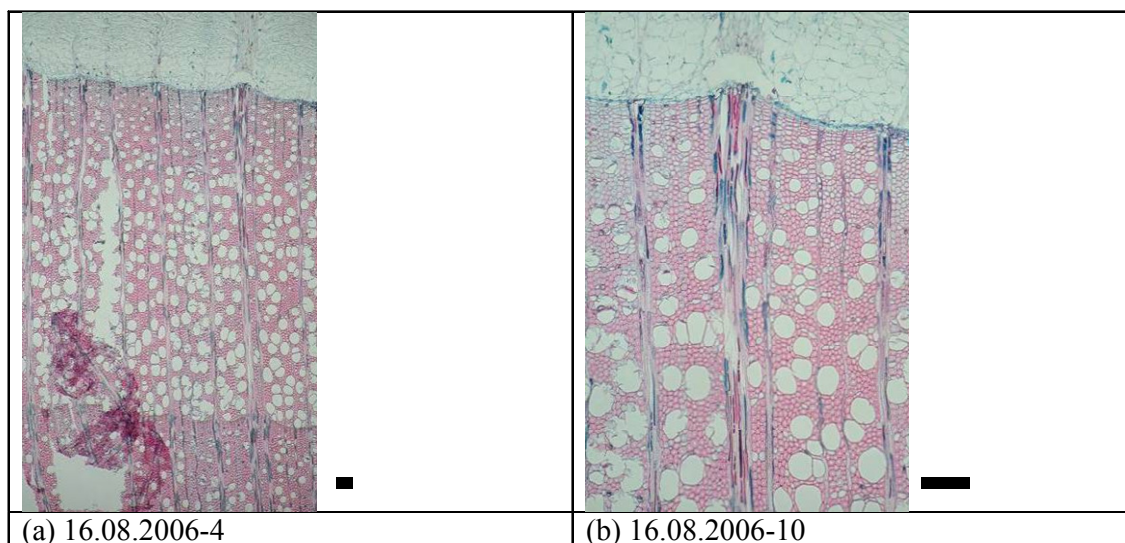
Slika 21: Stanje v drevesu 5 na dan 25. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Kambijeva cona na dan vzorčenja, 25. 7. 2006, ni več aktivna. Število celic v njej je upadlo na pet slojev, celic v postkambialni rasti ni. Zadnje nastale celice so v zadnjih fazah procesa diferenciacije (Slika 21).



Slika 22: Stanje v drevesu 5 na dan 9. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

V prvi polovici Avgusta zadnje nastale celice še niso popolnoma oblikovane (Slika 22).

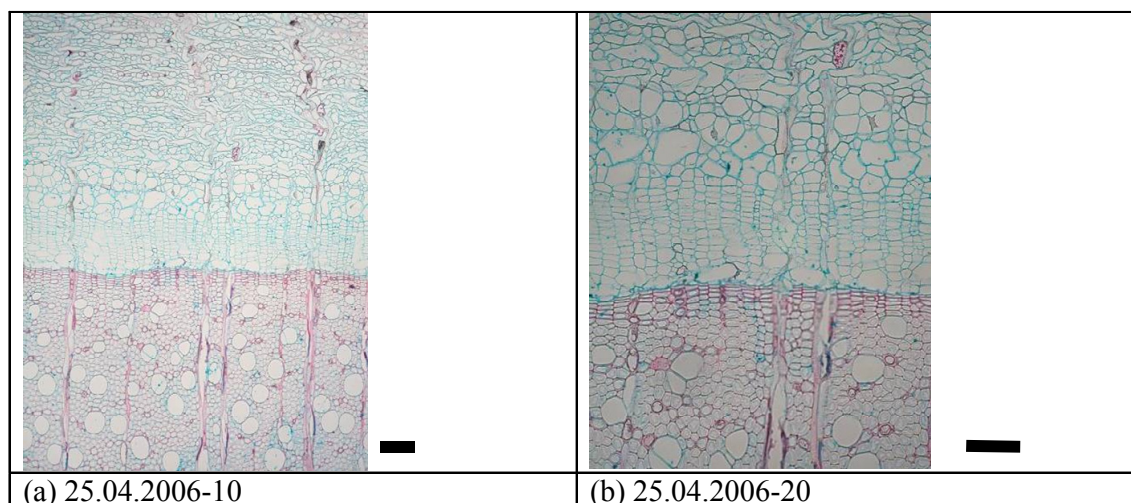


Slika 23: Stanje v drevesu 5 na dan 16 avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Celotna branika je 16. 8. izoblikovana in lignificirana (Slika 23). Traheje so razporejene difuzno. Meja med ranim in kasnim lesom ni tako ostra kot med branikama. Število in velikost trahej loči rani in kasni les.

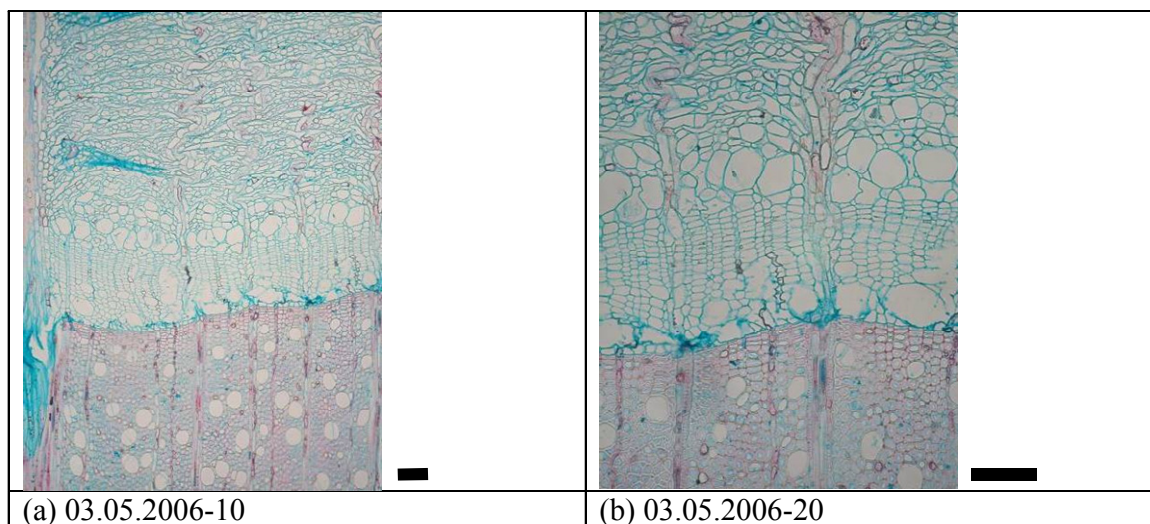
Upošteva je rezultate Prislana (2007), je končna širina branike pri drevesu št. 5 znašala 2,04 mm, nastajanje branike pa je trajalo 90 dni.

4.3 SEZONSKA DINAMIKA NASTAJANJA LESNE BRANIKE PRI BUKVI ŠT. 6



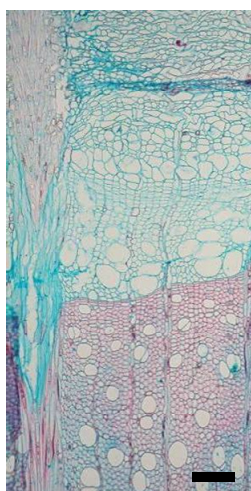
Slika 24: Stanje v drevesu 6 na dan 25 aprila 2006. (a) pri 100-kratni in (b) 200-kratni povečavi

Na sliki 24 a in b (Slika 24) je viden začetek priraščanja, oziroma nastajanja novih celic branike 2006. Kambijeva cona je že aktivna; to opazimo v povečanem številu celic. Žal smo pri jemanju vzorcev zamudili začetek aktivnosti kambijeve cone.



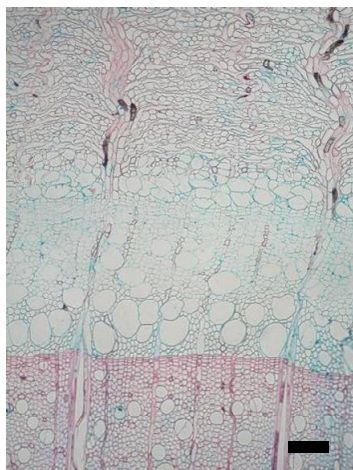
Slika 25: Stanje v drevesu 6 na dan 3 maja 2006. (a) pri 100-kratni in (b) 200-kratni povečavi

Dne 3. 5. 2006 lahko vidimo, da je površinska rast trahej zelo intenzivna, saj se na podlagi povečanih lumnov vidno ločijo od opornih in skladiščnih elementov. Stene novonastalih celic so zelo tanke, sestavljene le iz primarne celične stene, zato se tkivo pri pripravi preparatov zelo pogosto poruši (Slika 25).

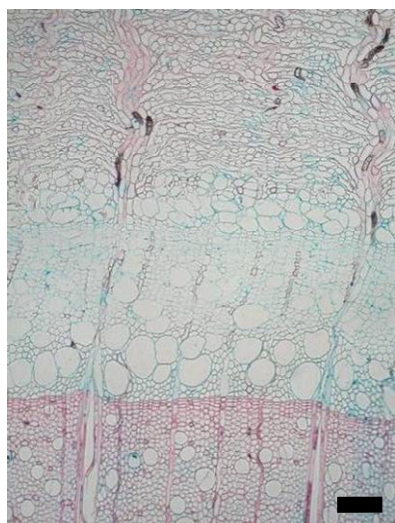


Slika 26: Stanje v drevesu 6 na dan 9. maja 2006.

V novonastali braniki lahko ločimo dve vrsti celic; traheje in osnovno tkivo (Slika 26). Ker razvijajoče se traheje še niso zmožne opravljati prevodne funkcije, prevajanje vode poteka v trahejah starejših branik.

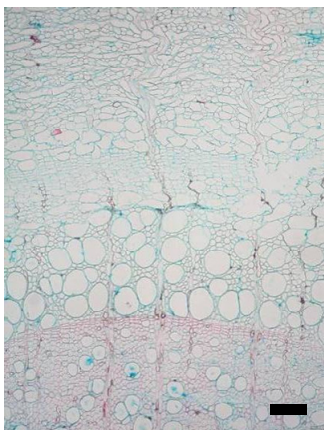


Slika 27: Stanje v drevesu 6 na dan 16. maja 2006.



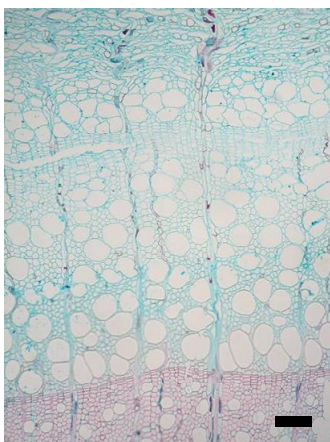
Slika 28: Stanje v drevesu 65 na dan 16. maja 2006.

Do 16. maja (Slika 27) je nastalo že toliko ksilema, da je mogoče prepoznati anatomsko zgradbo bukve. Traheje so razporejene difuzno, posamezno ali v manjših skupkih. Okrog njih je osnovno tkivo iz traheid, ki pa so v tej fazi na prečnem prerezu podobne celicam aksialnega parenhima. Na drugi strani kambijeve cone se nahaja nekolabirani floem sestavljen iz sitastih cevi in trakovnega parenhima, ki se nadaljuje v ksilem.



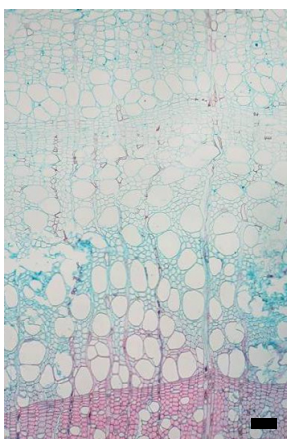
Slika 29: Stanje v drevesu 6 na dan 23. maja 2006.

Vzorec (Slika 29) je na sredini dvakrat prepognjen. Približno na tem mestu naj bi se zaključila faza postkambialne rasti. Od tod naprej se začne odlaganje ali debelitev celične stene. Od kambijeve cone do mesta, kjer je prepognjen vzorec, se celice delijo, determinirajo in diferencirajo do svoje končne oblike.



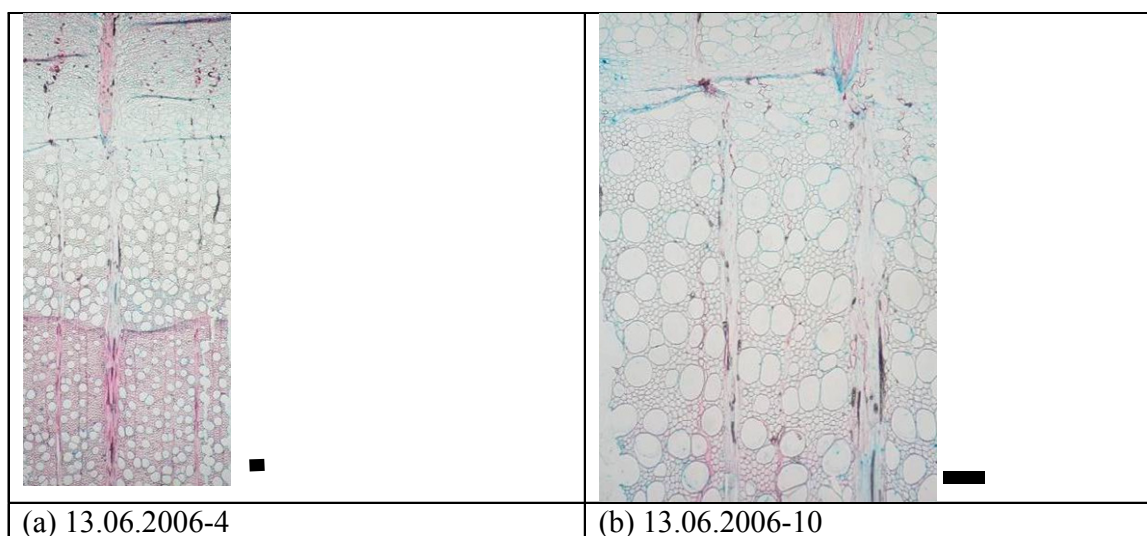
Slika 30: Stanje v drevesu 6 na dan 30. maja 2006.

Število celic v lesu na sliki 30 (Slika 30) se je še povečalo. Za rastjo celice pride faza debelitve celične stene in nato še lignifikacija. Pri prvih celicah v braniki opazimo bolj izrazito modro obarvanje, kar pomeni debelejšo celično steno, vendar lignin še ni prisoten.



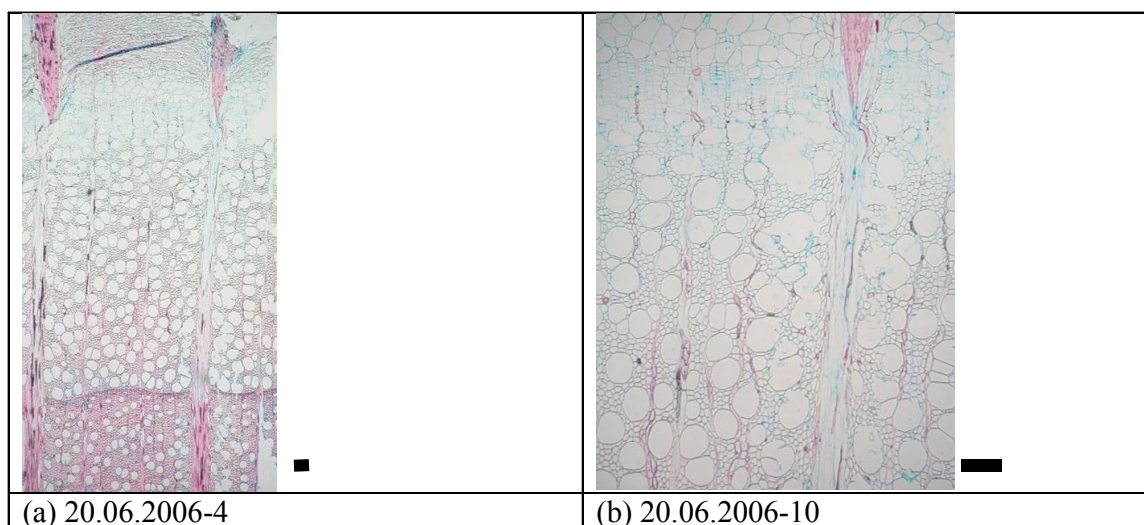
Slika 31: Stanje v drevesu 6 na dan 6. junij 2006.

V vzorcu na sliki 31 (Slika 31) je v najstarejših celicah ranega lesa že mogoče opaziti rdeče obarvane celične stene, kar nakazuje njihovo lignifikacijo. Ko se bo nehal odlagati lignin, bo celica odmrila in začela prevajati vodo oziroma opravljati določeno funkcijo.



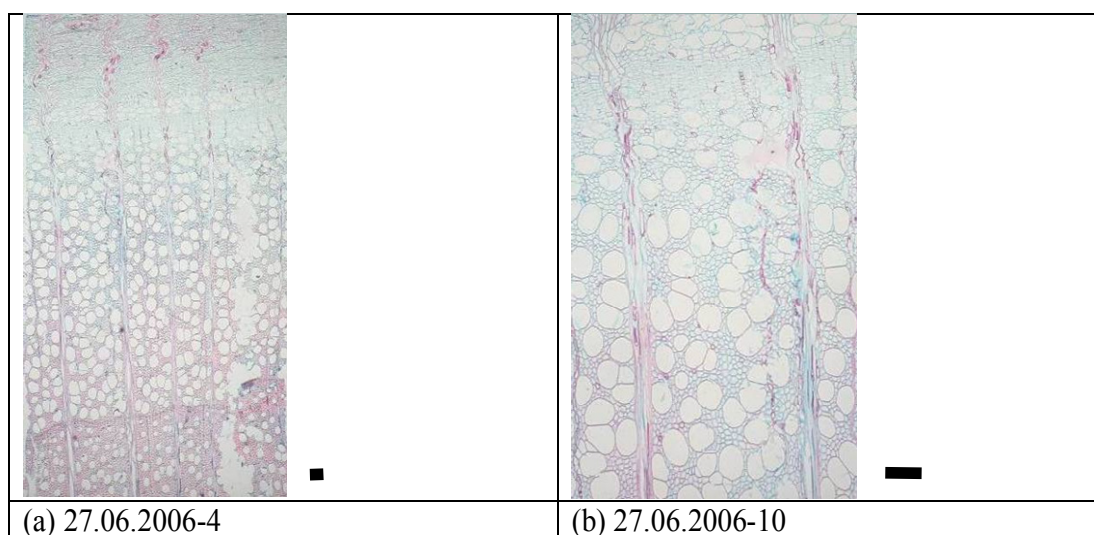
Slika 32: Stanje v drevesu 6 na dan 13. junija 2006. (a) Prikaz celotne novo nastale branike in (b) diferencirajočega dela.

Do 13. junija je nastala več kot polovica branike (Slika 32). Po sedmih tednih vzorčenja smo opazili prve odrasle celice v lesu. Ti rezultati kažejo, da prve odrasle celice nastanejo osem tednov po olistanju drevesa.



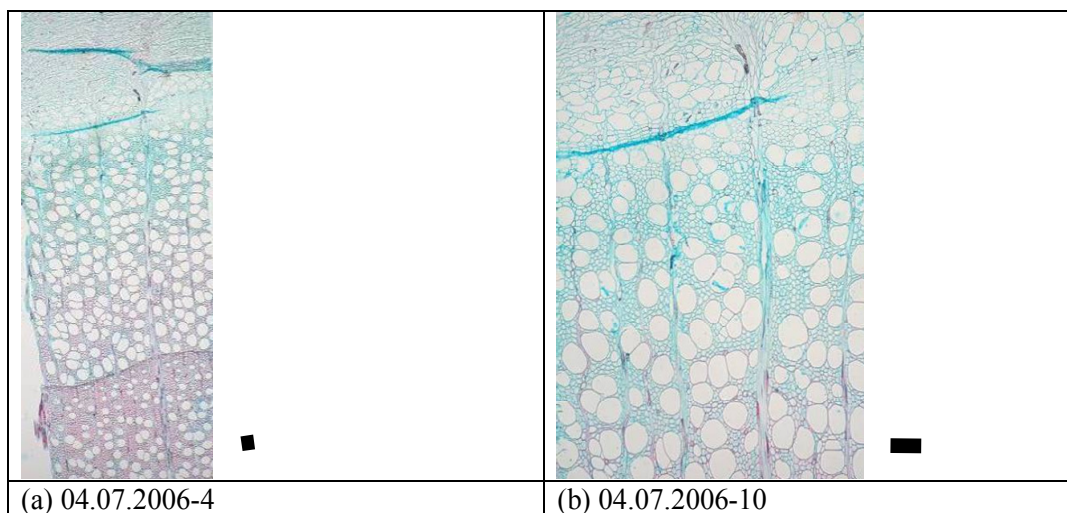
Slika 33: Stanje v drevesu 6 na dan 20. junija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Na preparatu z dne 20. junija je vidna je razlika med ranim in kasnim lesom (Slika 33). Čeprav je najbolj opazna razlika v obarvanju vzorca (z rdečo barvo je obarvan lignificiran rani les), se rani in kasni les ločita tudi po velikosti trahej in deležu osnovnega tkiva. Vidimo dve vrsti trakov; 2 do 4-redni ter nad 10-redni visoki trakovi. Pri več kot 10-rednem floemskem traku vidimo sklerificiran osrednji del, ki sega v les kot sklerenhimski čepek.



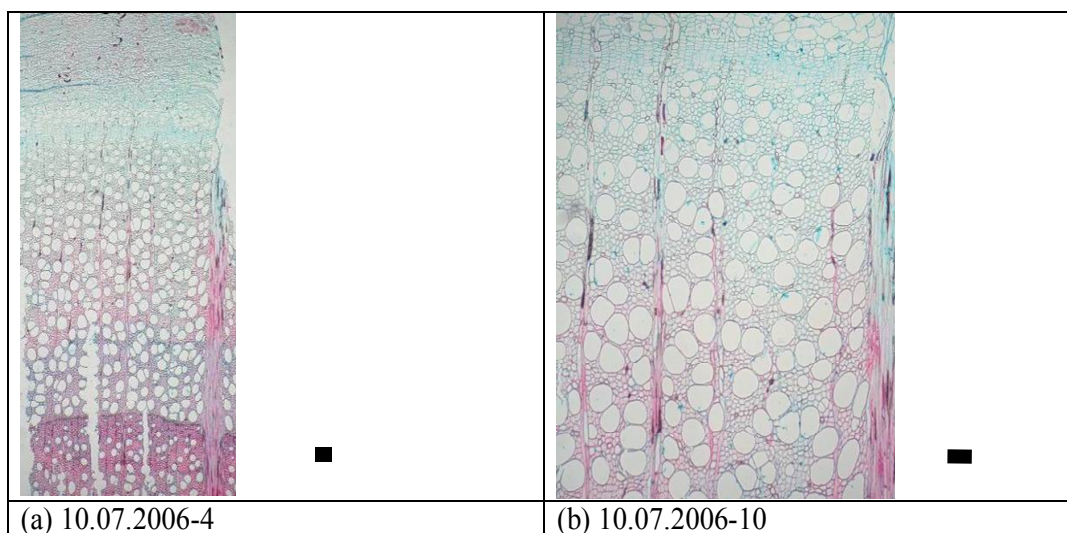
Slika 34: Stanje v drevesu 6 na dan 27. junija 2006. (a) Prikaz celotne nastajajoče branike in (b) diferencirajočega dela.

Na preparatu z dne 27. junija med osnovnim tkivom oziroma vlakni opazimo aksialni parenhim (Slika 34). Pri bukvi je difuzno razporejen in ker ni v stiku s trahejami, pravimo, da je apotrahealen (Čufar, 2006). Dokler celice aksialnega parenhima nimajo v celoti odložene sekundarne celične stene in vgrajenega lignina, aksialni parenhim zelo težko ločimo od vlaken.



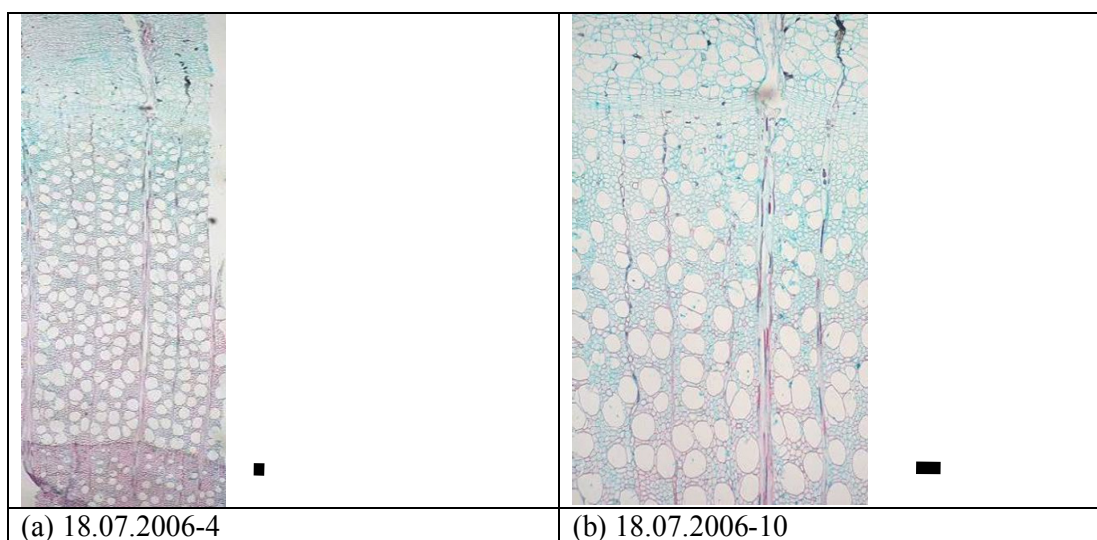
Slika 35: Stanje v drevesu 6 na dan 4. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Ker prikazujemo samo prečne prereze lesa in skorje bukve, smo pri opisu elementov lesa in skorje nekoliko omejeni, saj so nekateri znaki (piknje, dolžine celic itd.) na prečnem prerezu ne vidijo. Vendar za naš namen prikaza časovne rasti nastajanja branike prečni prerezi zadoščajo.



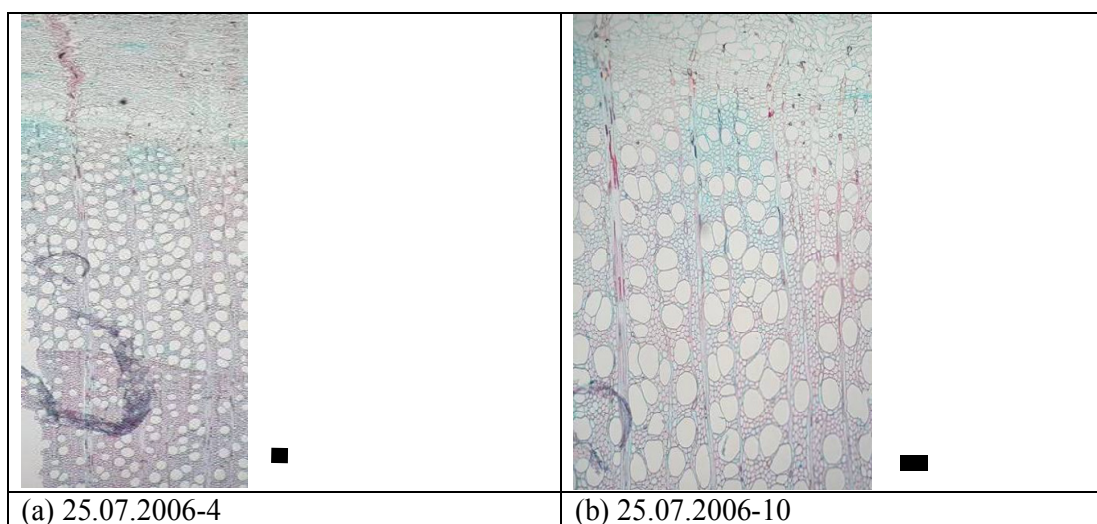
Slika 36: Stanje v drevesu 6 na dan 10. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Do 10. julija je bilo lignificirane že več kot pol nastajajoče branike v lesu (Slika 36). Na 10-rednem traku, je prehod med lignificiranim in nelignificiranim delom zelo opazen. Število celic v kambijevi coni se zmanjšuje, s tem pa se zmanjšuje tudi število novo nastalih celic.



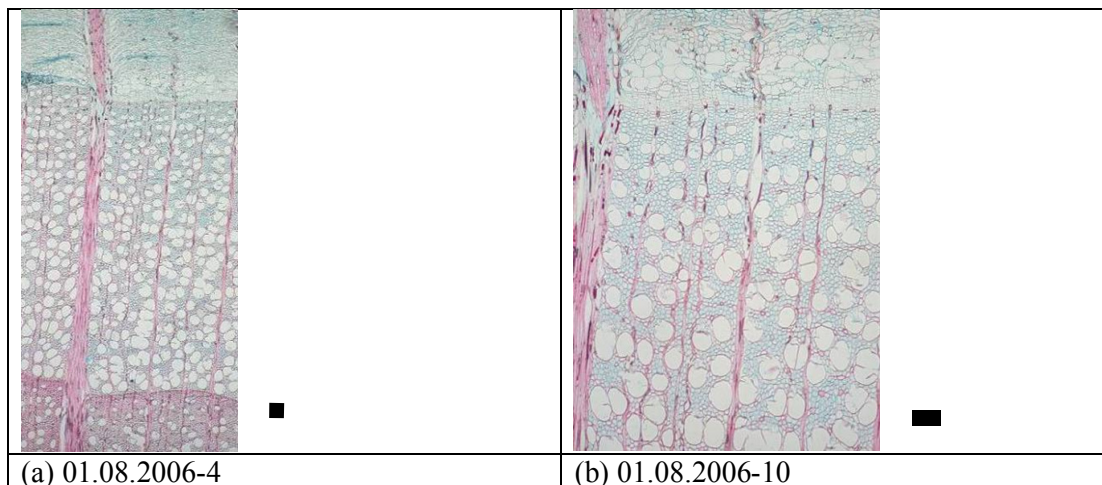
Slika 37: Stanje v drevesu 6 na dan 18. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Na sliki 36 (Slika 36) vidimo, da kasni les zavzema približno eno tretjino branike.



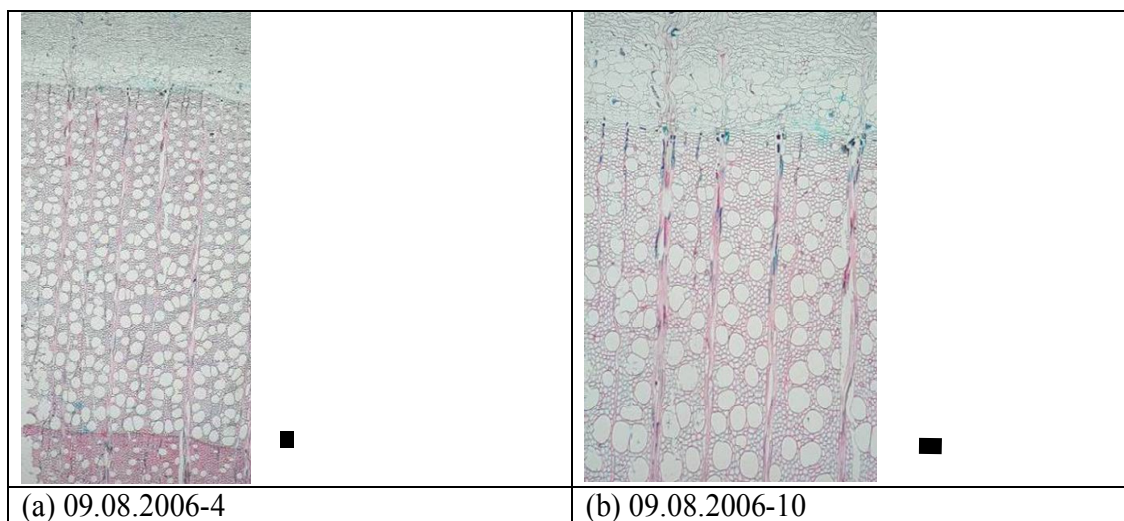
Slika 38: Stanje v drevesu 6 na dan 25. julija 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Ugotovimo lahko, da je 25. julija drevo 6 nehalo priraščati (Slika 38). V kambijevi coni se je zmanjšalo število celic na 5 do 6 slojev.



Slika 39: Stanje v drevesu 6 na dan 1. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

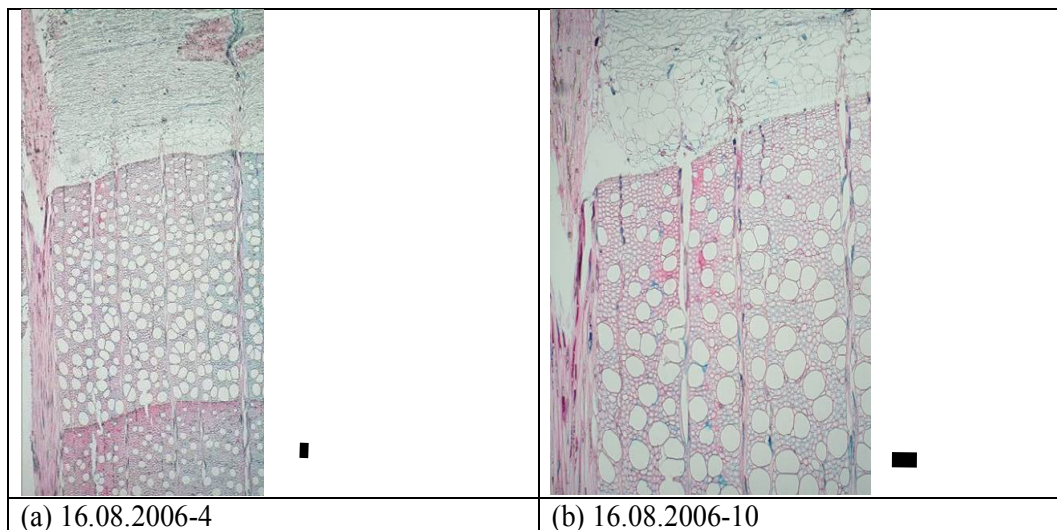
Na (Slika 39) je razvidno, da smo vzorec prerezali pri nekaterih trahejah na mestu perforirane ploščice, ki je običajno vidna samo v radialnem prerezu. Traheje so namreč členjene cevi nedoločene dolžine sestavljene iz trahejnih členov, ki so med seboj povezani s perforiranimi ploščicami (Čufar, 2006)



Slika 40: Stanje v drevesu 6 na dan 9. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

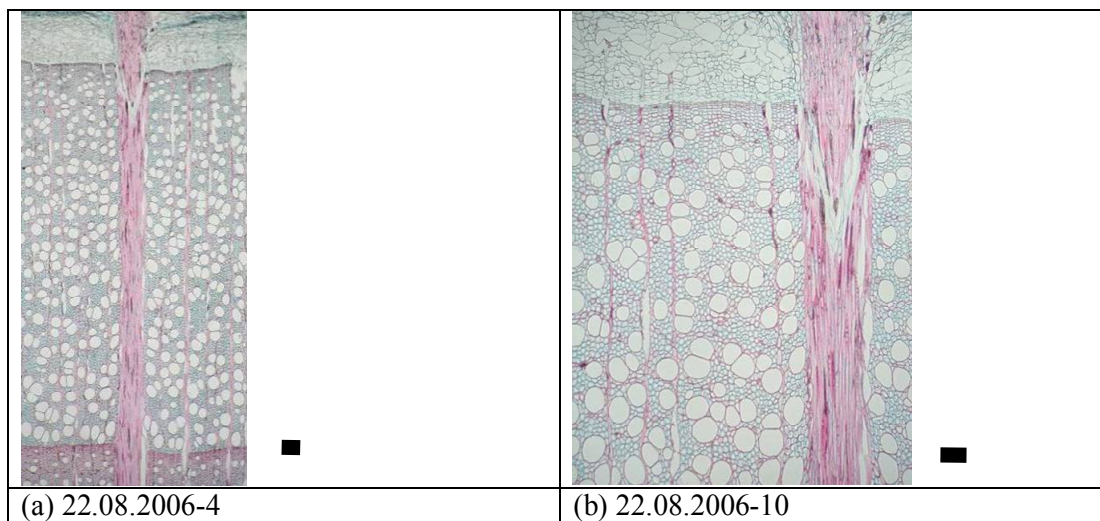
Na podlagi popolnoma rdeče obarvanih celičnih sten terminalnih celic kasnega sklepano, da se je končala tudi faza odlaganja lignina v celično steno (Slika 40). V vzorcu izstopajo 2

do 4-redni trakovi, oziroma trakovno tkivo, ki je sestavljeno iz parenhimskih celic. Te imajo nalogo skladiščenja in transporta asimilatov v radialni smeri v deblu..



Slika 41: Stanje v drevesu 6 na dan 16. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Na (Slika 41) sliki vidimo popolno oblikovano braniko. Meja med ranim in kasnim lesom je jasna.



Slika 42: Stanje v drevesu 6 na dan 22. avgusta 2006. (a) Prikaz celotne branike in (b) diferencirajočega dela.

Konec avgusta je bila ksilemska branika 2006 popolnoma oblikovana (Slika 41 in Slika 42). Kambijeva cona je v dormantnem stanju. Na sredini je viden 10-redni trak s sklerenhimskim čepkom, ki sega iz floema in se zajeda v najmlajšo braniko v lesu.

Upošteva je rezultate Prislana (2007), je končna širina branike pri drevesu št. 6 znašala 2,33 mm, nastajanje branike pa je trajalo 77 dni.

5 RAZPRAVA

5.1 POMEN REZULTATOV ZA GOZDARSKO PRAKSO

Vzorčenje, pripravo preparatov in prve analize za pričujočo nalogo smo opravili že v letu 2006. Takrat je bila to prva študija nastajanja lesa pri bukvi v Sloveniji in ena prvih študij nastajanja lesa pri bukvi nasploh. Na teh vzorcih je bilo opravljenih še več raziskav, ki so vključevale histometrične analize posameznih razvojnih faz v nastajajoči lesni braniki in prikaz sezonske dinamike nastanka lesne branike 2006 za izbrane bukve s pomočjo Gompertzove funkcije (Prislan, 2007, Čufar in sod., 2008a). Raziskan je bil tudi podrobnejši razvoj celičnih sten v trahejah in vlaknih lesa bukve, kjer so se posvetili predvsem biosintezi in lignifikaciji celične stene in so za tovrstne študije uporabili različne mikroskopske tehnike (Prislan in sod., 2008, 2009).

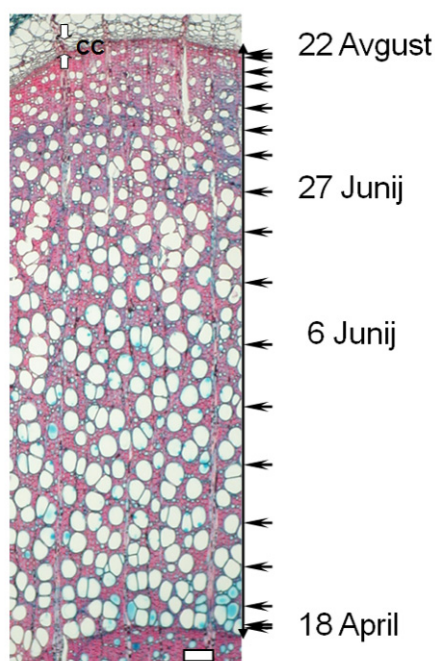
Raziskave za to nalogo smo v letu 2006 opravili na drevesih, ki so bila predhodno odkazana za posek, saj smo pričakovali da bo odvzem 22 vzorcev velikosti 1 x 1 x 3 cm v eni rastni sezoni na prsni višini posameznega drevesa povzročil poškodbe, ki bodo ogrozile preživetje dreves. Glede na to, smo po zaključenem eksperimentu v letu 2007 drevesa posekali. Ker je vzorčenje povzročilo predvsem površinske poškodbe, kvaliteta lesa zaradi jemanja vzorcev ni bila bistveno zmanjšana.

Pri posekanih drevesih so na višini 4 m odvzeli kolute za dendrokronološko raziskavo. Vključeni so bili v širšo študijo dendrokronoloških raziskav v Sloveniji (Čufar in sod., 2008b). Raziskave so pokazale, da je lokalna kronologija širin branik bukve s Panške reke statistično značilno podobna kronologijam bukve na številnih slovenskih rastiščih z nadmorskih višin pod 1000 m, ki so bile vključene v raziskavo in so obsegale rastišča z Gorjancev, Kočevskih gozdov, okolice Pivke, okolice Mokronoga in okolice Celja. Dendroklimatološka raziskava je pokazala, da na teh rastiščih na variiranje širin branik neugodno vpliva poletna suša, ki jo spremljajo visoke temperature. Izkazalo se je, da na širine branik bukve na Panški reki pozitivno vplivajo junijske in julijske padavine, negativno pa visoke temperature v juliju, avgustu in septembru. Pri tem je treba poudariti,

da je bilo poletje 2006, ko je potekal naš eksperiment, nadpovprečno vroče in suho (Čufar in sod., 2008a).

Raziskana je bila tudi zveza med aktivnostjo kambijeve cone, nastankom lesa in fenološkimi fazami razvoja listov, ki jih že od leta 1960 spremlja Agencija republike Slovenije za raziskave okolja (ARSO). Ugotovili so, da razvoj prvih listov sovpada z nastankom prvih celic lesa v kambijevi coni na prsni višini; rumenenje listov pa je nastopilo šele približno 2 meseca po zaključku nastajanja novih celic lesa (Čufar in sod., 2008c). V letu 2006 so drevesa na hitro ozelenela po daljšem hladnem obdobju.

Čeprav skupno zalogo bukovine v Sloveniji merimo v milijonih kubičnih metrov, je les sestavljen iz celic, ki nastajajo in se v času rastne sezone postopoma oblikujejo v procesu diferenciacije, kot je bilo v nalogi podrobno opisano. V našem primeru je nastajanje lesa trajalo od tedna med 18. in 24. aprilom do konca julija oz. začetka avgusta, torej približno 3,5 mesecev. V tej nalogi dinamike nastajanja lesa pri vzorčnih bukvah nismo kvantitativno analizirali, vendar je Prislan (2007) ugotovil, da je bilo v letu 2006 pri bukvah s Panške reke nastajanje lesa najbolj intenzivno med 30. majem in 6. junijem (Slika 43).



Slika 43: Dinamika nastajanja lesa v drevesu 4 s Panške reke. Razmiki med puščicami nakazujejo širino dela branike, ki je nastal v enem tednu. Delitve v kambijevi coni so se 18 aprila, do 6. Junija je nastalo 50% branike. Dinamika nastajanja branike je bila največja okoli 6. junija (po Čufar in sod., 2008a).

Raziskave nastajanja lesa pri bukvi so se na Panški reki nadaljevale tudi po letu 2006, vendar so za raziskave izbrali druga drevesa in uvedli tehniko odvzema mikro izvrtkov, ki je manj destruktivna in manj obremenjujoča za drevesa (Prislan in sod., 2010). Rastišče na Panški reki se je izkazalo za reprezentativno za bukev iz nižjih nadmorskih višin v Sloveniji. Zaradi potrebe, da bi spremljali tudi nastajanje lesa pri bukvi z nadmorskih višin nad 1000 m, pa so vzporedno nadaljevali raziskave še na Menini planini (Prislan in sod., 2010). Od leta 2009 v bližini Panške reke potekajo podobne raziskave tudi na smreki.

Zaposlitev revirnega gozdarja opravljam že 12 let. Na mojem revirju je velik delež bukve na kislih rastiščih. Trenutno ima bukov les nizko ceno, razen drv. Vendar pa je bukovina široko uporabna.

Različni viri navajajo, da je znanih več kot 250 uporab bukovega lesa (Čufar in sod. 2012, v tisku).

Med najpomembnejšimi prednostmi uporabe bukovine so razpoložljivost in sprejemljiva cena, od lastnosti lesa pa visoka gostota in z njo povezana trdnost. Bukovino oblikuje dobra obdelavnost in možnost krivljenja. Po evropskem standardu SIST EN 350-2 (2005) uvrščamo bukovino med lesne vrste neodporne na glive in insekte. Zelo dobro lahko bukovino impregniramo, kar se je pokazalo pri železniških pragovih iz impregnirane bukovine, ki so uporabni več kot 40 let (Čufar in sod., 2012, v tisku).

Za boljšo uporabo bukovine je zelo pomemben čas poseka lesa. V tej nalogi smo namreč ugotovili, da bukev prirašča od aprila do sredine avgusta. Kasneje drevo še opravlja fotosintezo, vendar se vsi produkti fotosinteze predvsem skladiščijo kot rezervne snovi (škrob), predvsem v parenhimske celice lesa (Čufar in sod., 2008c).

Pri absolutno suhem stanju ima les bukve gostoto 680 kg/m³ (Čufar, 2006). Vlažnost lesa beljave med rastno dobo je skoraj 100% (Čufar in sod., 2012, v tisku). Če drevo posekamo med 15. avgustom in 8. septembrom na suš, tako da na drevesu ostanejo listi, lahko v 3 tednih vlažnost precej znižamo (Kunaj, 2007, Šifrar, 2009). Če bukev posekamo v avgustu, v drevesnem deblu (v beljavi) ne preide do kopičenja rezervnih snovi, kar posledično preprečuje okužbe s škodljivci, ki se hranijo s škrobom v lesu.

Bukve naj ne bi sekali od aprila do avgusta zaradi vsaj dveh razlogov; v tem času bukev intenzivno prirašča, skorja je v času rasti zelo ranljiva in pri pridobivanju lesa nastajajo večje poškodbe na sosednjih drevesih. V več raziskavah so ugotovili, da v najvišjem vrednostnem razredu (poškodbe s površino nad 200 cm²) opazimo pri letni sečnji in spravilu 7% več poškodb kot pri zimski sečnji in spravilu (Klun in Poje, 2001). Tudi izsledki drugih raziskav (Butura, Schwager, 1986) kažejo, da so poškodbe v času vegetacijske dobe večje po številu in po površini.

Bukev, kot sencovzdržana drevesna vrsta, se zelo hitro odzove na gojitvene ukrepe saj z njimi povečujemo oziroma optimiziramo okoljske (eksogene) dejavnike. Poleg tega lahko z ustreznimi gojitvenimi ukrepi vplivamo na kvaliteto hlodovine.

Ker je v lesu vezan ogljikov dioksid, ki ga rastlina porablja pri fotosintezi, se v času globalnih klimatskih sprememb vse bolj zavedamo, da les predstavlja tudi ponor in skladišče ogljika in energije (Lipušček in Tišler, 2003).

Ta raziskava je omogočila, da sedaj bolje poznamo proces nastajanja lesa v gozdu na Panški reki. Različne študije so pokazale, da so rastne značilnosti bukve na Panški reki dokaj tipične za osrednje slovenska bukova rastišča na nadmorski višini pod 1000 m.

V prihodnje bi bilo zanimivo ugotoviti, kaj se dogaja na celičnem nivoju v nižjih razvojnih fazah v letvenjaku in v drogovnjaku in koliko tam svetlobne razmere in temperatura vplivajo na širino branike. Gozdarji in lesarji bi morali bolje sodelovati v smislu proučevanja zveze med rastjo drevesa in kvaliteto lesa. Zanimivo bi bilo tudi raziskati, kako bi lahko z gojitvenimi ukrepi vplivali oz. izboljšali zelene lastnosti lesa. Podobne raziskave bi bilo smiselno izvesti še na drugih drevesnih vrstah.

6 SKLEPI

Izbrali smo 6 odraslih bukev starih približno 100 let na ploskvi Panška reka in od aprila do septembra 2006 v tedenskih razmakih odvezemali vzorce za spremljanje sezonske dinamike nastanka lesa, ter sprememb v širini kambijeve cone.

Na mikroskopskih preparatih prečnih prerezov tkiv smo prikazali, kako se je od aprila do septembra 2006 spreminjala širina kambijeve cone in kako je nastajala branika v lesu v drevesih številka 5 in 6.

V mirujoči kambijevi coni smo v radialnem nizu zabeležili 3 do 5 slojev celic, v kambijevi coni na višku aktivnosti (med 25. aprilom in 2. majem 2006) pa 10 do 13 slojev celic. Obdobje aktivnosti kambijeve cone je trajalo od sredine aprila do začetka avgusta. Največje število celic je bilo v začetku maja, nato je do 20. junija število celic upadlo na 10 slojev, v juliju se je število celic še nadalje zmanjševalo in tako je bilo konec avgusta primerljivo s številom v času mirovanja (pred začetkom kambijeve aktivnosti).

Prve celice lesa so začele nastajati nekaj dni pred 24. aprilom 2006. Od začetka maja do 20. junija so celice najintenzivneje priraščale. V odvisnosti od števila celic v kambijevi coni se je zmanjševal prirast novih celic in se do začetka avgusta ustavil.

Biosinteza slojev sekundarne celične stene se je začela takoj, ko so celice dosegle svoje dokončne velikosti, tj. v začetku maja. Prve zrele celice lesa, kjer je bila zaključena debelinska rast in lignifikacija celične stene, smo opazili 8 tednov (20. junija) po njihovem nastanku. V začetku avgusta je bila oblikovana že celotna branika in do sredine avgusta se je sinteza celične stene in lignifikacije v celoti zaključila.

Na vzorcih smo po 20. juniju v lesu lahko jasno razločili rani in kasni les. Traheje so pri bukvi približno enakih velikosti in enakomerno razporejene po braniki. Tako velikost kot gostota trahej sta se v kasnem lesu zmanjšali.

Raziskave smo opravili na drevesih, ki so bila predhodno odkazana za posek. Odvzem 21 vzorcev na vsakem drevesu, velikosti 1 x 1 x 3 cm na prsni višini dreves je povzročil poškodbe, ki jih drevesa verjetno ne bi preživela. Glede na to smo po zaključenem eksperimentu drevesa posekali, kvaliteta lesa pa zaradi jemanja vzorcev ni bila zmanjšanja.

Na odvzetih vzorcih je bila opravljena še vrsta dodatnih analiz, ki so pripomogle, da danes bolje poznamo fiziološke procese povezane z debelinsko rastjo bukve na nadmorski višini 400 m v Sloveniji.

7 POVZETEK

Bukev (*Fagus sylvatica*) je poleg smreke (*Picea abies*) naša najpomembnejša drevesna in lesna vrsta. Kljub njeni razširjenosti in pomenu je proces nastajanje lesa pri bukvi še vedno malo raziskan. Cilji diplomske naloge so bili zbrati vzorce tkiv pri 6 bukvah, prikazati začetek in konec aktivnosti kambijeve cone pri dveh bukvah, določiti faze nastajanja ksilemske branike in potek diferenciacije ksilemskih celic in jih slikovno prikazati, ter ovrednotiti pomen poznavanja dinamike nastajanja lesa za gozdarsko prakso.

Raziskovalni objekt je sestavljalo šest bukev, ki smo jih izbrali iz sestoja združbe *Hacquetio-Fagetum* (bukovje s tevjem) v GGE Polje, Oddelku 22, k.o. Lipoglav, ki spada v gozdnogospodarsko enoto Polje. Izbrana drevesa so bila stara okoli 100 let in so imela premer v prsni višini okoli 50 cm, na deblu in koreninah pa niso imela vidnih mehanskih poškodb.

Na raziskovalni ploskvi Panška reka 46E22 so se na dolomitu razvila rjava pokarbonatna tla, na njih pa prevladujejo predgorski bukovi gozdovi na rastišču združbe *Hacquetio-Fagetum*. Raziskovalna ploskev leži na pobočju z nadmorskimi višinami od 400 do 560m, relief je valovit, ekspozicija severovzhodna, naklon do 30 stopinj. Skalovitosti ni, ker je dolomitna matična kamenina.

Na ploskvi Panška reka 46E22 smo od aprila do septembra 2006 v tedenskih razmakih odvezemali vzorce za spremljanje nastanka lesa in floema. Uporabili smo metodo odvzema vzorcev intaktnih tkiv. Primerna je zato, ker omogoča študijo nastanka ksilemske in floemske branike na celičnem nivoju.

Trajne anatomske preparate za histometrično preiskavo je z rotacijskim mikrotomom izdelala dr. Jožica Gričar v laboratoriju na Katedri za tehnologijo lesa. Ta metoda omogoča kakovostno in relativno hitro rezanje. Pred pričetkom rezanja je potrebno vzorce tkiv prepojit s parafinom.

Preden so preparate obarvali, jim je bilo potrebno po določenem postopku odstraniti parafin.

Na mikroskopskih preparatih prečnih prereзов tkiv smo prikazali, kako se je od aprila do septembra 2006 spreminjala širina kambijeve cone in kako je nastajala branika v lesu v drevesih številka 5 in 6. Drevesi številka 5 in 6 smo izbrali zato, ker je pri obeh drevesih dinamika rasti branike podobna in smo imeli na koncu primerljivo širino branike.

V mirujoči kambijevi coni smo v radialnem nizu zabeležili 3 do 5 celic, v kambijevi coni na višku aktivnosti (med 25. aprilom in 2. majem 2006) pa 10 do 13 celic. Po 20. juniju so se celice v kambijevi coni zmanjševale.

Celice lesa so začele nastajati med 18. in 24. aprilom 2006. Prve celice lesa so na prsni višini dreves nastale takrat, ko so se drevesa olistala.

Nalaganje sekundarne celične stene se je začela takoj, ko so celice dosegle svoje dokončne velikosti, v začetku maja. Prve zrele celice lesa, kjer je bila zaključena debelinska rast in lignifikacija celične stene, smo opazili 8 tednov (20. junija) po njihovem nastanku v kambiju. V začetku avgusta je bila oblikovana že celotna branika in do sredine avgusta se je sinteza celične stene in lignifikacije v celoti zaključila.

Na vzorcih smo po 20. juniju v lesu lahko jasno razločili rani in kasni les. Traheje so pri bukvi približno enakih velikosti in enakomerno razporejene po braniki. Tako velikost kot gostota trahej sta se v kasnem lesu zmanjšali.

Raziskave smo opravili na drevesih, ki so bila predhodno odkazana za posek. Odvzem 21 vzorcev na vsakem drevesu velikosti 1 x 1 x 3 cm na prsni višini dreves je povzročil poškodbe, ki jih drevesa verjetno ne bi preživel. Glede na to smo po zaključenem eksperimentu drevesa posekali, kvaliteta lesa pa zaradi jemanja vzorcev ni bila zmanjšana.

8 VIRI

- Brus R. 2004. Drevesne vrste na Slovenskem. Ljubljana, Mladinska knjiga: 399 str.
- Brus R. 2005. Dendrologija za gozdarje: Univerzitetni učbenik. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire: 408 str.
- Butura A., Schwager G. 1986. Holzernteschäden in Durchforstungsbeständen. Berichte der Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchswesen, 288: 51 str.
- Črepinšek Z. 2002. Napovedovanje fenološkega razvoja rastlin na osnovi agrometeoroloških spremenljivk v Sloveniji: Doktorska disertacija. (Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo). Ljubljana: 135 str.
- Črepinšek Z. 2007. Fenologija - kazalec podnebja in posledic njegovega spreminjanja. Proteus, 69: 342-349
- Črepinšek Z., Kajfež-Bogataj L. 2005. Modeliranje fenološkega razvoja pri rastlinah. Acta agriculturae Slovenica, 85: 263-281
- Čufar K. 2006. Anatomija lesa: Univerzitetni učbenik. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 185 str
- Čufar K., Prislan P., Gričar J. 2008a. Cambial activity and wood formation in beech (*Fagus sylvatica*) during the 2006 growth season. Wood Research, 53: 1-10
- Čufar K., de Luis M., Berdajs E., Prislan P. 2008b. Main Patterns of variability in beech tree-ring chronologies from different sites in Slovenia and their relation to climate. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 87: 123-134
- Čufar K., Prislan P., de Luis M., Gričar J. 2008c. Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. Trees, 22: 749-758
- Čufar K., De Luis M., Saz M., Črepinšek Z., Kajfež-Bogataj L. 2012a. Temporal shifts in leaf phenology of beech (*Fagus sylvatica*) depend on elevation. Trees - Structure and Function (v tisku)
<http://dx.doi.org/10.1007/s00468-012-0686-7> (12. 04 2012)

- Čufar K., Gorišek Ž., Merela M., Pohleven F. 2012b. Lastnosti bukovega lesa, predelava, problematika in raba v arhitekturi. V: Bukovi gozdovi v Sloveniji: ekologija in gospodarjenje. Bončina, A. (ur.). Ljubljana: (v tisku)
- Di Filippo A., Biondi F., Čufar K., De Luis M., Grabner M., Maugeri M., Presutti Saba E., Schirone B., Piovesan G. 2007. Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. *Journal of Biogeography*, 34: 1873-1892
- Gozdnogospodarski načrt gozdnogospodarskega območja Ljubljana za obdobje 2001-2010. Ljubljana, ZGS območna enota Ljubljana
- Gozdnogospodarski načrt za GGE Polje za obdobje 1961-1970 in za obdobje 1962-1971. Ljubljana, Biro za gozdarsko načrtovanje
- Gozdnogospodarski načrt za GGE Polje za obdobje 2002-2011. Ljubljana, ZGS območna enota Ljubljana
- Gričar J. 2006. Vpliv temperature in padavin na ksilogenezo pri jelki (*Abies alba*) in smreki (*Picea abies*): doktorska disertacija. (Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo). Ljubljana, samozal.: 181 str.
- Gričar J. 2009. Prevodni kambij. *Les*, 61: 444-450
- Gričar J. 2010. Celična stena rastlin in nova spoznanja o procesih nastanka lesa. *Les*, 62: 2-9
- Gričar J., Zupančič M., Čufar K., Oven P. 2007. Wood formation in norway spruce (*Picea abies*) studied by pinning and intact tissue sampling method. *Wood Research*, 52: 1-10
- Klun J., Poje A. 2001. Mehanske poškodbe sestoja in gozdnih prometnic na visokem krasu pri sečnji in spravilu lesa s traktorjem IWAFUJI T-41. *Gozdarski vestnik*, 59: 115-127
- Kunaj, J. 2007. Tradicionalna pravila za določanje časa poseka lesa: diplomsko delo (visokošolski strokovni študij). (Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo). Ljubljana: 89 str.
- Lipušček I., Tišler V. 2003. Les - skladišče ogljika. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 71: 71-89
- Marinček, L. 1987. Bukovi gozdovi na Slovenskem. Ljubljana, Delavska enotnost
- Medved in sod. 2011. Gospodarjenje z gozdom za lastnike gozdov. Ljubljana, Kmečki Glas: 311 str.

- Mellerowicz E.J., Baucher M., Sundberg B., Boerjan W. 2001. Unravelling cell wall formation in woody dicot stem. *Plant Molecular Biology*, 47: 239 – 274
- Mlakar, J. 1990. Drevesa in grmi Slovenije. Srednješolski učbenik. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 164 str
- Opisi sestojev za GGE Polje za obdobje 1992-2001. Ljubljana, ZGS območna enota Ljubljana
- 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. (Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo). Ljubljana, samozal.: 68 str.
- Prislan P., Gričar J., Koch G., Schmitt U., Čufar K. 2008. Mikroskopske tehnike za študij nastanka lesa pri bukvi. *Zbornik gozdarstva in lesarstva* 87: 113-122
- Prislan P., Maks M., Zupančič M., Krže L., Čufar K. 2009. Uporaba izbranih svetlobno mikroskopskih tehnik za raziskave lesa in skorje. *Les*, 61: 222-229
- Prislan P., Zupančič M., Krže L., Gričar J., Čufar K. 2010. Nastajanje lesa pri bukvah z dveh rastišč na različnih nadmorskih višinah. *Les*, 62, 5: 164-170
- Smole J. 1979. Primerjava terminov nastopa fenofaz pri češnjah (*Prunus avium*) v obdobjih 1965 do 1970 in 1970 do 1977 na Goriškem. *Zbornik Biotehniške Fakultete Univerze v Ljubljani*, 33: 117-131.
- Šifrar U. 2009. Vpliv transpiracijskega sušenja na spremembe barve bukovine med komorskim sušenjem: diplomsko delo (visokošolski strokovni študij). (Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo). Ljubljana, samozal.: 46 str.
- Torelli N. 1990. Les in skorja. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 70 str.
- Veselič I. 1990. Olistenje bukve na Snežniško-javorniškem masivu: magistrska naloga. (Oddelek za gozdarstvo.). Ljubljana, samozal: 67 str.

ZAHVALA

Zahvaljujem mentorici prof. dr. Katarini Čufar in somentorici doc. dr. Jožici Gričar za vodenje, pomoč in nasvete pri izdelavi diplomske naloge in prof. dr. Juriju Diaciju za recenzijo diplomske naloge. Dr. Petru Prislanu se zahvaljujem za pomoč pri pripravi diplomske naloge.

Za veliko podporo pri terenskem delu se zahvaljujem lastniku gozda gospodu Francu Koncilji.

PRILOGE

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA GOZDARSTVO IN OBNOVLJIVE GOZDNE
VIRE

Marko BEBER

**KAMBIJEVA AKTIVNOST IN NASTANEK LESA PRI
BUKVI S PANŠKE REKE**

DIPLOMSKO DELO

Visokošolski strokovni študij

Ljubljana, 2012