

ZNAČILNOSTI LESNIH PRIRASTKOV V DEBLU IN VEJAH OLJKE (*OLEA EUROPAEA* L.)

CHARACTERISTICS OF WOOD INCREMENTS IN STEM AND BRANCHES OF OLIVE TREES (*OLEA EUROPAEA* L.)

Jožica GRİČAR¹, Klemen ELER²

<http://dx.doi.org/10.3986/fbg0113>

IZVLEČEK

Značilnosti lesnih prirastkov v deblu in vejah oljke (*Olea europaea* L.)

Oljka (*Olea europaea* L.) je gospodarsko zelo pomembna vednozelená kulturna rastlina, a je zelo malo znanega o njeni strukturi lesa v različnih delih drevesa, ki je ključna za dolgoročno preživetje drevesa. V pričujočem prispevku smo primerjali značilnosti lesnih prirastkov v deblu in vejah pri oljki v Dekanih v rastni sezoni 2016. Analizirali smo tudi prevodne elemente v lesu (traheje) v posameznih tretjinah lesnih branik. Razlike v značilnostih trahej na začetku in koncu rastne sezone ter v različnih delih drevesa smo interpretirali z vidika njihove prevajalne vloge v drevesu. V ta namen smo vzorce lesa odvzeli po zaključku rastne sezone 2016, pripravili preparate prečnih prereзов in opravili histometrične analize s pomočjo svetlobnega mikroskopa in sistema za analizo slike. Ugotovili smo, da se širine lesnih prirastkov in značilnosti trahej v deblu in vejah oljk razlikujejo. Prirastki 2016 so bili v vejah približno 54 % ožji kot v deblu, površine trahej pa od 25 % (prva tretjina) do 34 % (zadnja tretjina) manjše. Površine trahej so bile primerljive v prvi in drugi tretjini branike, medtem ko je bila v zadnji tretjini površina značilno manjša, in sicer v povprečju za 17,6 % v deblu in 25,4 % v vejah. V vseh tretjinah lesnih branik v deblu in vejah smo zabeležili negativno zvezo med povprečnimi vrednostmi površine trahej in gostoto trahej. Pri oljkah se je to odražalo v primerljivih vrednostih hidravlične prevodnosti v vseh tretjinah v deblu in vejah. Ožji prevodni elementi v vejah oljk kot posledica hormonske regulacije so v skladu z univerzalno pozitivno zvezo med velikostjo trahej in oddaljenostjo od apeksa in so povezani z večjo tenzijsko napetostjo vodnih stolpcov v trahejah vej v primerjavi z deblom. Različna struktura lesa v deblu in vejah nakazuje na različno vlogo tega tkiva v različnih delih drevesa.

Ključne besede: les, branika, difuzno-porozna vrsta, traheja, anatomija, prevodnost, svetlobna mikroskopija

ABSTRACT

Characteristics of wood increments in stem and branches of olive trees (*Olea europaea* L.)

Olive (*Olea europaea* L.) is an economically very important evergreen cultivated plant, but very little is known about its wood structure in the different tree parts, which is crucial for the long-term tree survival. Here, we compared the characteristics of xylem increments in the stem and branches of the olive trees in Dekani in 2016. We analyzed the conducting elements in the wood (vessels) in individual thirds of the xylem increments. For this purpose, xylem samples were taken after the end of the growing season of 2016 and histometric analyzes of the xylem tissue were performed using a light microscope and an image analysis system. The width of the xylem increments and the vessel characteristics differed in the stem and branches of the olive trees. The increments were about 54 % narrower in the branches than in the stem, and the vessel areas were between 25 % (first third) and 34 % (last third) smaller. Vessel areas were comparable in the first and second thirds of the xylem increment, while it was significantly smaller in the last third, on average by 17.6 % in the stem and 25.4 % in the branches. In all thirds of the xylem increments, we observed a negative relationship between average vessel area and vessel density. In the stem and branches of olive trees, this was reflected in comparable values of hydraulic conductivity in all xylem thirds. Narrower conducting elements in olive branches, as a result of hormonal regulation, are consistent with the universal positive relationship between vessel size and distance from the apex and are associated with higher tension of the water columns the vessels in the branches compared to the stem. The different structure of the xylem increments in the stem and branches indicates the different role of this tissue in different parts of the olive trees.

Key words: wood, growth ring boundary, diffuse-porous species, vessel, anatomy, conductivity, light microscopy

¹ Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana, jozica.gricar@gozdis.si

² Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Jamnikarjeva 101, 1000 Ljubljana, klemen.eler@bf.uni-lj.si

UVOD

Oljka (*Olea europaea* L.) je gospodarsko zelo pomembna vednozelena kulturna rastlina, ki je razširjena po vsem Sredozemlju in območjih, kjer so podnebne razmere podobne sredozemskim (KYRIAKIS & FASSEAS 2010). Je edina vrsta iz družine Oleaceae z užitnimi plodovi in je razdeljena na šest podvrst, ki se razlikujejo v morfologiji in geografski razširjenosti (RUGINI et al. 2011). Oljke predstavljajo zelo kompleksno mešanico genetsko povezanih divjih oblik in kulturnih sort s podobnimi podnebnimi in rastiščnimi zahtevami, posledično je sistematična klasifikacija roda kompleksna in neusklajena (RUGINI et al. 2011). Po površini nasadov (> 2.000 ha) je oljka druga najbolj zastopana sadna vrsta v Sloveniji. Potencialni oljčni nasadi za pridelavo oljk so pri nas omejeni na območje Slovenske Istre (> 95 %) in Goriških Brd. Pridelava oljk v Sloveniji je na najbolj severnih pridelovalnih območjih za oljko, zaradi česar se občasno pojavljajo pozebe (Sosič 2018).

Oljke lahko živijo 1000 let ali več, vendar je natančno starost pogosto težko določiti zaradi morfologije drevesnega debla, ki omejuje uporabo standardiziranih dendrokronoloških metod (ARNAN et al. 2012). Poleg plodov je gospodarsko zelo cenjen les oljke, ki je izjemno dekorativen, zelo trd, homogen in gost (gostota absolutno suhega lesa je od 760 kg/m³ do 800 kg/m³) (GRIČAR & PRISLAN 2024). Beljava in obarvana jedrovina (črnjava) se pri oljki barvno razlikujeta. Beljava je svetlo rjava in kasneje temni. Črnjava je rjavkasta z rdečkastim tonom in jo pogosto prepredajo nepravilne, temnejše do temnorjave proge. Jedrovina je izrazito obarvana in progasta. Posebno lepo teksturo ima les korenin (TORELLI 2000).

Oljka je difuzno porozna lesna vrsta. Letnice so neizrazite. Približno enako velike traheje so enakomerno razporejene po braniki. Kljub temu pa se njihova velikost in gostota znotraj branike spreminjata. Daljinski transport vode v drevesu je osrednja naloga trahej (FONTI & JANSEN 2012). Čeprav so značilnosti trahej v veliki meri genetsko določene in tako vrstno specifične,

na njih vplivajo tudi zunanji dejavniki (SASS & ECKSTEIN 1995). Velikost trahej je v tesni zvezi z razpoložljivostjo vode v tleh, saj vsebnost vlage v tleh vpliva na turgorški tlak v celici in posledično na njeno rast. Suša tako negativno vpliva na rast celic, kar se odraža v njihovih manjših dimenzijah (EILMANN et al. 2014). V splošnem velja, da so značilnosti trahej ranega lesa, ki nastanejo na začetku rastne sezone, v veliki meri genetsko pogojene, medtem ko imajo na traheje kasnega lesa zunanji dejavniki večji vpliv (ARNIČ et al. 2021). Poleg tega na značilnost trahej vpliva lokacija v drevesu, t.i. oženje trahej (ang. »conduit tapering«) z višino drevesa, kar naj bi bil učinkovit mehanizem za kompenzacijo večje hidravlične upornosti v trahejah vej kot v deblu (PETIT et al. 2010). Ker velikost trahej narašča z oddaljenostjo od apeksa, so premeri trahej v vejah manjši kot na deblu drevesa (ANFODILLO et al. 2012, GRIČAR et al. 2017). Po Hagen-Poiseuille enačbi je prevodnost vode sorazmerna s četrto potenco premera traheje, zato že majhne razlike v velikosti trahej izrazito vplivajo na učinkovitost in varnost transporta vode prevajalnih elementov (TYREE & ZIMMERMANN 2010). Dimenzije trahej v različnih delih drevesa so ključne za dolgoročno preživetje drevesa v danih razmerah.

V pretekli raziskavi so DE MICCO et al. (2008) primerjali velikost trahej v deblu in vejah oljke, vendar je bila pomembna omejitev te raziskave, da vzorci niso bili odvzeti iz istih dreves. Za primerjavo velikosti elementov v vejah in deblu so vzorce odvzete iz debla vzeli iz arhiva, za katere so bili podatki o vzorčenih drevesih zelo pomanjkljivi. V pričujočem prispevku smo primerjali značilnosti lesnih prirastkov v deblu in vejah pri oljki (*Olea europaea* L.) v Dekanih v rastni sezoni 2016. Analizirali smo tudi prevodne elemente v lesu (traheje) v posameznih tretjinah lesnih branik. Razlike v značilnostih trahej na začetku in koncu rastne sezone ter v različnih delih drevesa smo interpretirali z vidika njihove prevajalne vloge v drevesu.

MATERIAL IN METODE

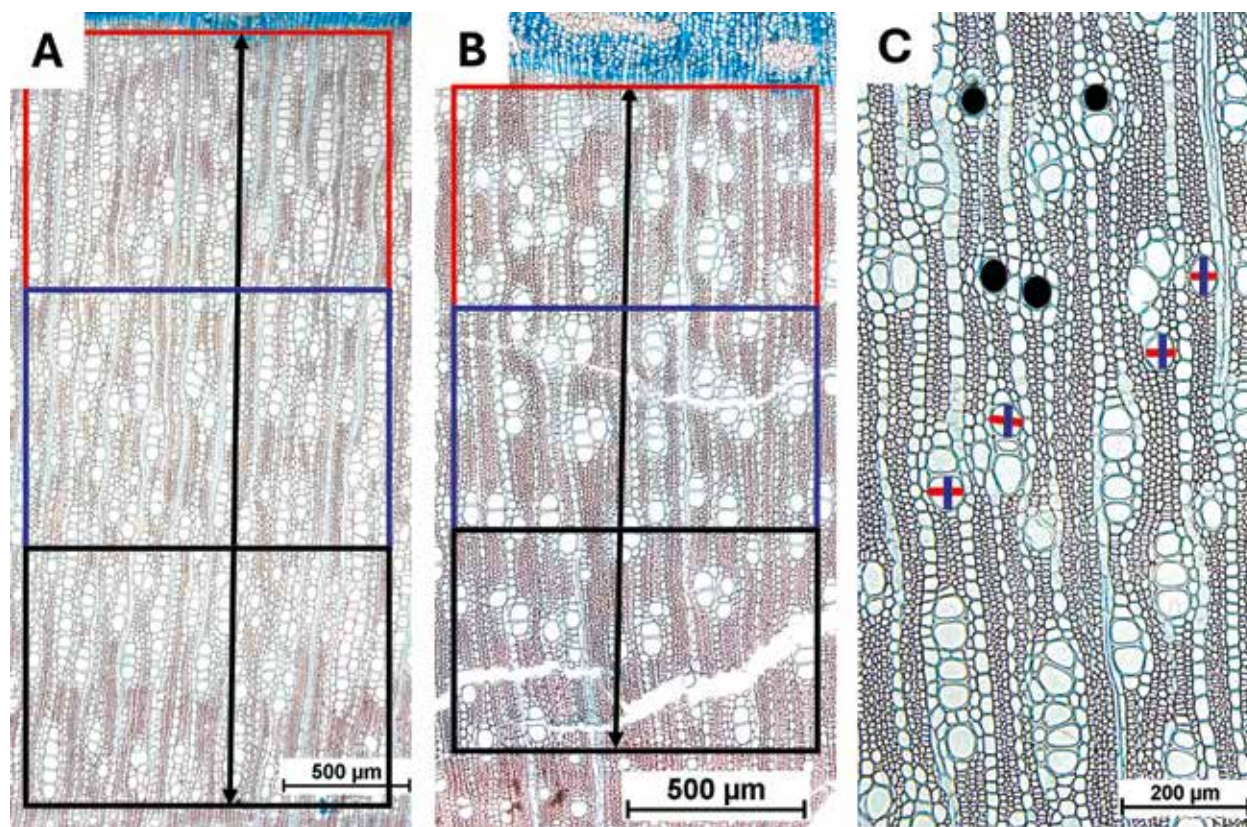
Raziskava je bila opravljena v oljčniku v Dekanih (45°32'48.95"N, 13°48'52.54"E, 76 m n.m.) na približno 20 let starih drevesih oljke (*Olea europaea* L.) sorte 'Istrska Belica'. Oljčnik leži na pobočju, ki ima jugovzhodno lego, drevesa pa so posajena na terasah (Noč et al. 2024). Podnebni podatki za referenčno obdobje 1975–2017 so bili pridobljeni iz najbližje meteorološke postaje v Portorožu (45°30'59.88"N, 13°34'47.89"E, 31 m n. m.), ki je

približno 20 km od območja naše raziskave (ARSO Agencija RS za okolje). Podnebje na lokaciji je obalno submediteransko s povprečno letno temperaturo za obdobje 1975–2017 (ARSO postaja Beli križ) 13,6 °C, povprečno januarsko temperaturo 4,8 °C in povprečno juljsko 23,2 °C. Povprečna letna količina padavin za to obdobje je bila 969 mm, ki je dokaj enakomerno razporejena skozi vse leto, vendar se lahko vrednosti od leta do

leta zelo razlikuje. V splošnem je najbolj namočen mesec oktober s povprečno količino padavin 116 mm, najbolj suh mesec pa januar s povprečno količino padavin 62 mm. Letno povprečje temperatur za leto 2016 je bilo nekoliko nad povprečjem (14,2 °C), pri čemer so mesečna povprečja temperatur le malo odstopala od mesečnih vrednosti za zadnjih 30 let. Skupna količina padavin v letu 2016 je bila blizu dolgoletnega povprečja (1028 mm), mesečno pa je bil odklon od dolgoletnih vrednosti nekoliko večji, saj sta bila februar in november bolj namočena od povprečja, april, julij, avgust september in december pa so bili nekoliko sušnejši. Tla so ilovnata s povprečno globino 0,74 m.

Za pričujočo raziskavo smo izbrali 10 dreves oljke s premerom v prsni višini $14 \pm 1,5$ cm in višino med 5–7 m. Krošnja dreves je bila normalno razvita, debela in dre-

vesni koreninčnik so bili brez vidnih mehanskih poškodb. Vzorčenje je potekalo konec septembra 2016, ko so bile lesne branike popolnoma oblikovane. Iz živih dreves smo na dveh mestih odvzeli po dva mikroizvrtka premera 2,4 mm z orodjem Trephor (Rossi et al. 2006), ki so zajemali živi del skorje, kambij in zunanji del lesa, in sicer (1) na deblu 1,3–1,5 m nad tlemi in (2) v veji približno 3 m od apeksa. Vzorčene veje s premeri na mestih vzorčenja okoli 5 cm so se nahajale približno 2 m nad tlemi. Odvzete vzorce smo za en teden hranili v fiksirni raztopini mešanice formalina, 50 % etanola in očetne kisline. Nato je sledila dehidracija v etanolni vrsti (30 %, 50 % in 70 %) in vklapljanje vzorcev v parafin (PRISLAN et al. 2022). Z rotacijskim mikrotomom Leica RM2245 smo pripravili preparate prečnih prereзов debeline 10 μ m, jih obarvali v vodni mešanici barvil safranin



Slika 1: Prečni prerezi lesne branike (črni puščici) na deblu (A) in v vejah (B) pri oljki. Barvni pravokotniki prikazujejo tretjine branike, sicer del branike, ki je nastala na začetku (črni pravokotnik), v sredini (modri pravokotnik) in na koncu (rdeči pravokotnik) rastne sezone 2016. C – Prikaz analize značilnosti trahej v posamezni tretjini branike: tangencialni premer (rdeča črta), radialni premer (modra črta) in površina (črni oval).

Figure 1: Cross-section of wood growth ring (black arrows) in stem (A) and branches (B) of olive trees. The coloured rectangles show thirds of the xylem growth ring, i.e., the part of the increment that was formed at the beginning (black rectangle), in the middle (blue rectangle) and at the end (red rectangle) of the growing season of 2016. C – Illustration of the analysis of vessel characteristics in each third of the xylem growth ring: tangential diameter (red line), radial diameter (blue line) and area (black oval).

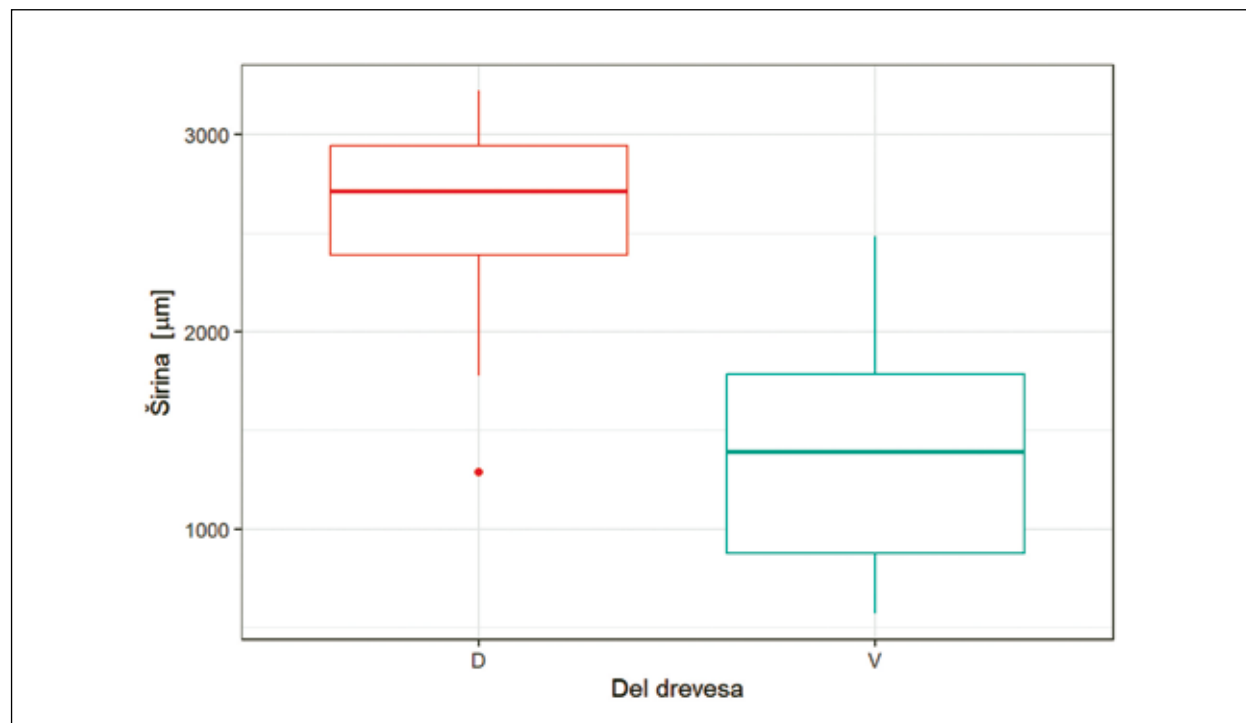
(Merck, Darmstadt, Nemčija) (0,04 %) in astra modro (Sigma-Aldrich, Steinheim, Nemčija) (0,15 %) (VAN DER WERF et al. 2007). Preparate smo trajno vklopili v vklopni medij Euparal (Waldeck, Münster, Nemčija). Histometrične analize smo opravili s svetlobnim mikroskopom Olympus BX51 (Olympus, Tokio, Japonska) v svetlem polju s sistemom za analizo slike Elements Basic Research v.2.3 (Nikon, Tokio, Japonska). V treh radialnih nizih smo izmerili širino lesnega prirastka 2016 ter izračunali povprečje. V lesnih branikah smo analizirali naslednje značilnosti trahej: tangencialni in radialni premer ter površino in gostoto (število/mm²) trahej (slika 1). Pri tem smo braniko razdelili na tretjine in tako primerjali njihove značilnosti na začetku, v sredini in na koncu rastne sezone. Za meritve dimenzij trahej (premer in površina) smo naključno izbrali deset trahej v vsaki tretjini. Tenzijskega lesa v vzorcih nismo zasledili. V primeru, da bi bil prisoten, bi takšne vzorce izločili iz nadaljnjih analiz, saj tenzijski les vpliva tako na širino lesne branike kot na značilnosti trahej.

Iz radialnih in tangencialnih premerov smo izračunali povprečen premer vsake traheje in na podlagi dobljenih vrednosti izračunali skupno prevodnost (K_p v kg s⁻¹ MPa⁻¹ m) desetih trahej po sledeči enačbi (CRUIZIAT et al. 2002):

$$K_p = \frac{\pi \rho}{128 \eta} \frac{\sum_{i=1}^{10} d^4}{10},$$

kjer je ρ gostota vode pri 20 °C kot surogat za gostoto ksilemskega soka (998,2 kg m⁻³), η je viskoznost vode pri 20 °C (1,002 × 10⁻⁹ MPa s) in d je premer traheje (m). V končnem koraku smo iz izračunane prevodnosti upoštevajoč gostoto trahej (m⁻²) izračunali specifično prevodnost v kg m⁻¹ s⁻¹ MPa⁻¹ posamezne tretjine branike.

Vse potrebne izračune, statistično obdelavo podatkov in izris grafov smo opravili v statističnem okolju R (R CORE TEAM 2024). Najprej smo izračunali povprečne vrednosti prereзов, površin trahej, gostot trahej ter specifično prevodnost lesne branike 2016 po tretjinah za vsako drevo. Za primerjavo tretjin branike in primerjavo delov drevesa ter njune interakcije smo uporabili mešane modele, v katerih so bili omenjeni parametri lesa odvisne spremenljivke, del drevesa in tretjina neodvisni fiksni spremenljivki ter drevo neodvisna naključna spremenljivka v modelu. Za primerjave širine branik med deloma drevesa smo prav tako uporabili mešan model z delom drevesa kot fiksnim in drevesom kot naključnim dejavnikom. Predpostavke modelov o normalni porazdelitvi in homogenosti varianc smo preverili grafično. Podatke smo predstavili grafično v obliki okvirjev z ročaji.



Slika 2: Povprečna širina lesnega prirastka v deblu (D) in vejah (V) pri oljki v 2016.

Figure 2: Average width of xylem increments in the stem (D) and branches (V) of olive trees in 2016.

IZSLEDKI

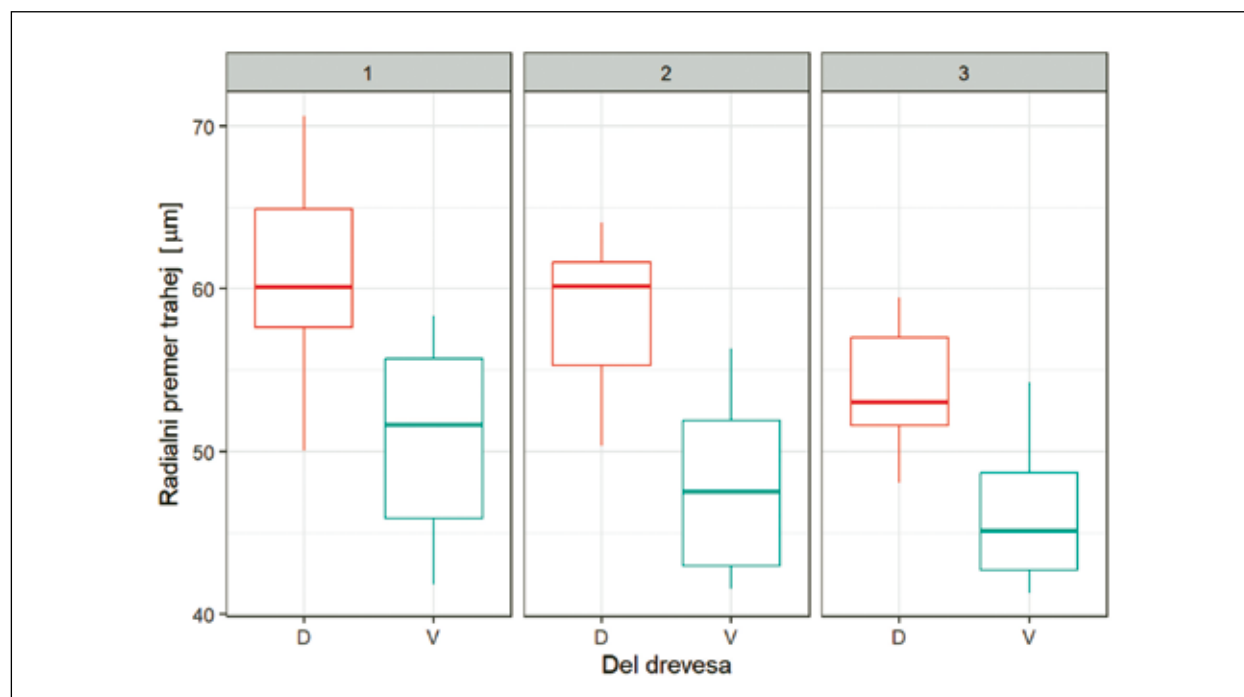
V letu 2016 je bila povprečna širina lesnega prirastka v deblu olj $2558,0 \pm 192,7 \mu\text{m}$ in v vejah $1379,9 \pm 194,9 \mu\text{m}$ (slika 2). Lesni prirastek je bil približno 54 % ožji v vejah ($F = 206,427$; $p = 0,000^{***}$) kot v deblu.

Ker v difuzno poroznem lesu oljk ni mogoče določiti meje med ranim in kasnim lesom, smo braniko razdelili na tretjine in v njih določili naslednje značilnosti trahej: povprečni tangencialni in radialni premer ter povprečno površino in gostoto trahej. V vseh tretjinah branike so bile tangencialne in radialne dimenzije trahej značilno večje v deblu kot v vejah ($p = 0,000^{***}$) (slika 3, 4). V prvi tretjini branike so bile tangencialne dimenzije 18,9 % manjše v vejah kot v deblu, radialne dimenzije pa 15,7 % manjše. V drugi tretjini branike so bile tangencialne dimenzije 17,6 % manjše v vejah kot v deblu, radialne dimenzije pa 18,5 % manjše. V tretji tretjini branike so bile tangencialne dimenzije 18,3 % manjše v vejah kot v deblu, radialne dimenzije pa 14,1 % manjše. Povprečne vrednosti tangencialnih in radialnih premerov so bile v vseh primerih največje v prvi tretjini in najmanjše v zadnji tretjini branike, vendar pa smo zabeležili statistično značilne razlike le v primeru

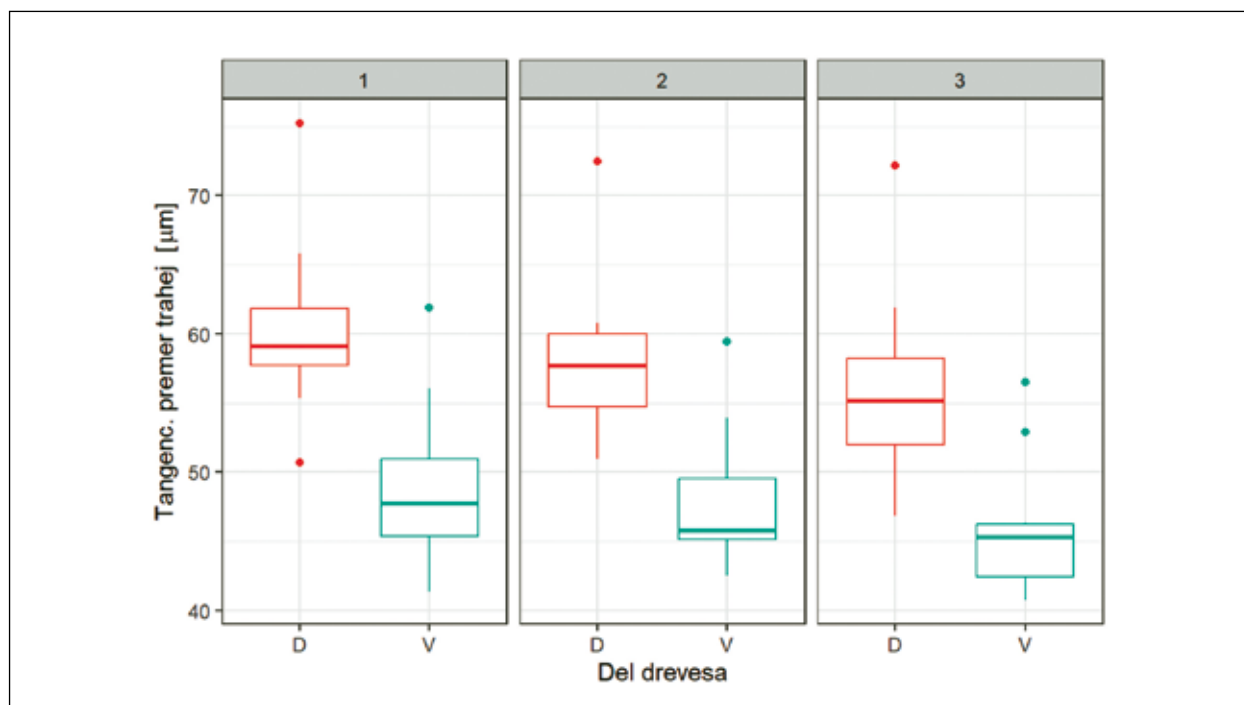
radialnih prereзов med prvo in tretjo tretjino branike ($p = 0,0046^{**}$). V deblu so bile tangencialne dimenzije trahej v prvi tretjini 6,8 % večje kot v tretji tretjini, radialne dimenzije pa 10,7 % večje v prvi tretjini kot v tretji tretjini branike. V vejah so bile tangencialne dimenzije trahej v prvi tretjini 6,1 % večje kot v tretji tretjini, radialne dimenzije pa 9,0 % večje v prvi tretjini kot v tretji tretjini branike.

V vseh tretjinah branike so bile povprečne vrednosti površin trahej značilno večje v deblu kot v vejah ($p = 0,000^{***}$) (slika 5). V prvi tretjini branike so bile povprečne vrednosti površin trahej 25,7 % manjše v vejah kot v deblu, v drugi tretjini 29 % in v zadnji tretji tretjini 34,2 %. Povprečne vrednosti površin trahej so bile primerljive v prvi in drugi tretjini lesnega prirastka 2016, v zadnji tretjini pa je bila površina manjša v primerjavi s prvo ($z = -2,898$; $p = 0,01053^*$) in drugo tretjino ($z = -3,344$; $p = 0,00243^{**}$), in sicer v povprečju za 17,6 % v deblu in 25,4 % v vejah.

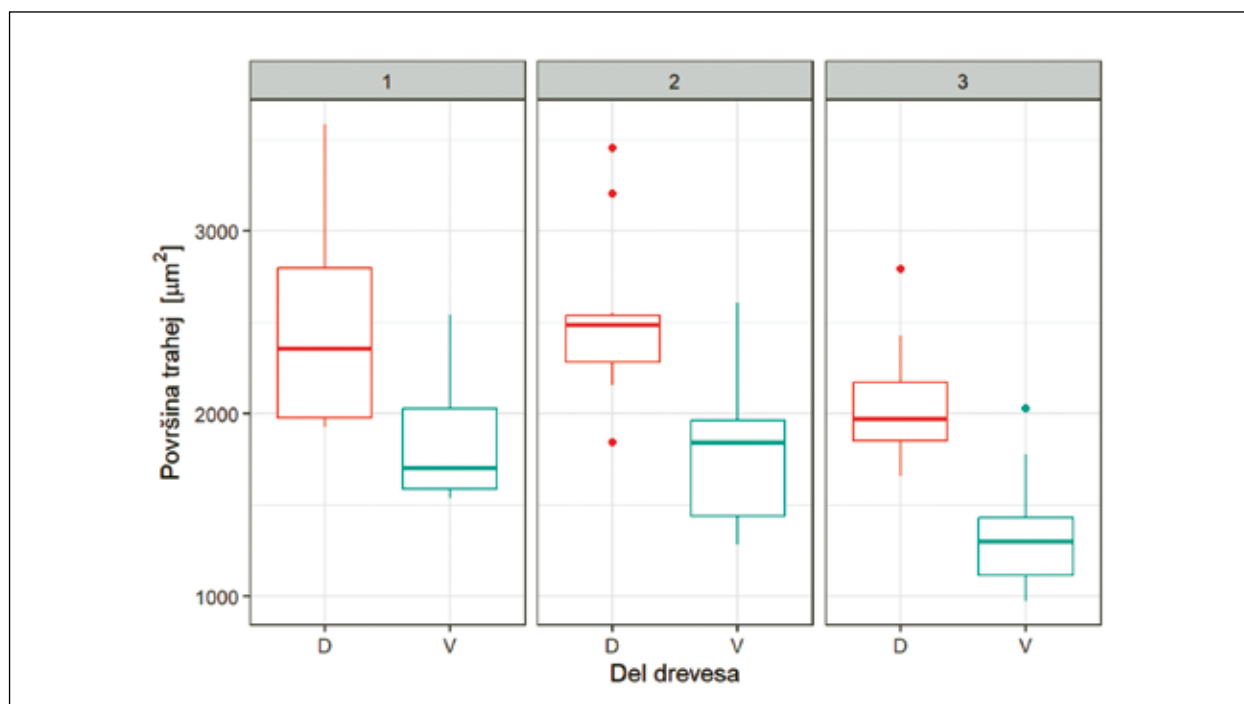
V vseh tretjinah branike so bile povprečne vrednosti površin trahej značilno večje v deblu kot v vejah ($p = 0,000^{***}$) (slika 6). Pri gostotah trahej smo zabeležili sta-



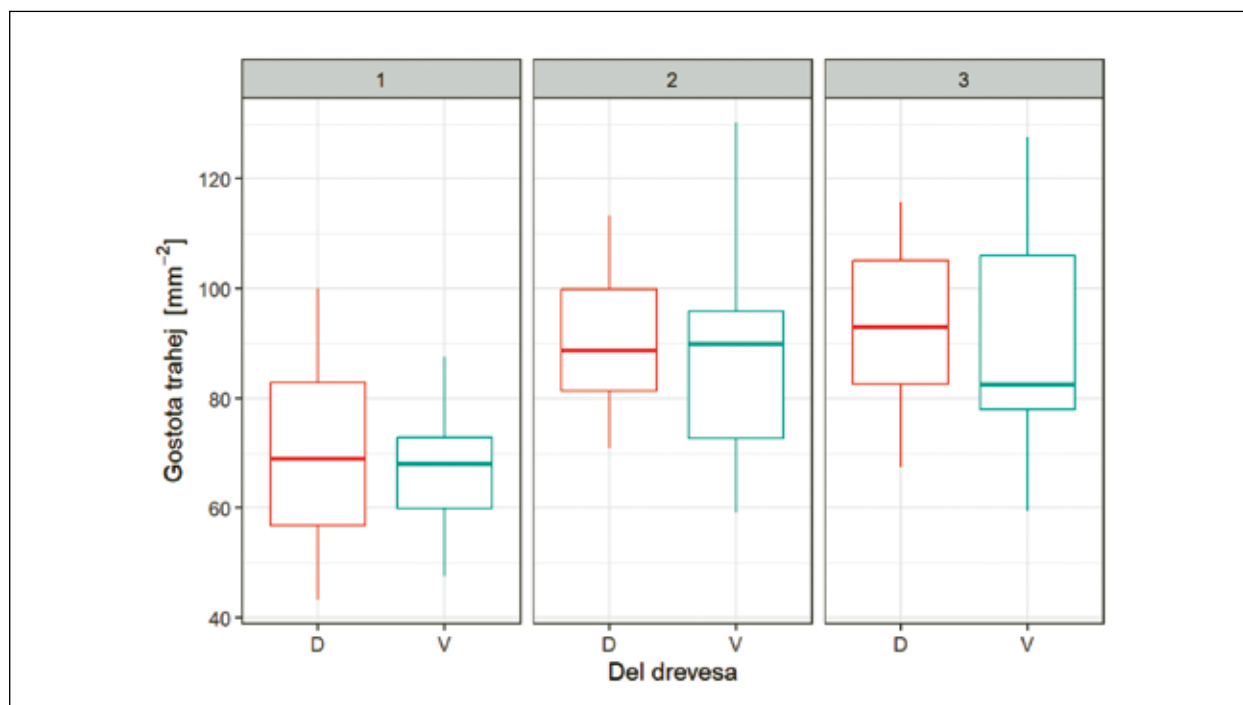
Slika 3: Radialni premer trahej v prvi (1), drugi (2) in zadnji (3) tretjini lesne branike v deblu (D) in vejah (V) pri oljki v 2016.
Figure 3: Radial diameter of vessels in the first (1), the second (2) and the last third (3) of the xylem increment in the stem (D) and branches (V) of olive trees in 2016.



Slika 4: Tangencialni premer trahej v prvi (1), drugi (2) in zadnji (3) tretjini lesne branike v deblu (D) in vejah (V) pri oljki v 2016.
Figure 4: Tangential diameter of vessels in the first (1), the second (2) and the last third (3) of the xylem increment in the stem (D) and branches (V) of olive trees in 2016.

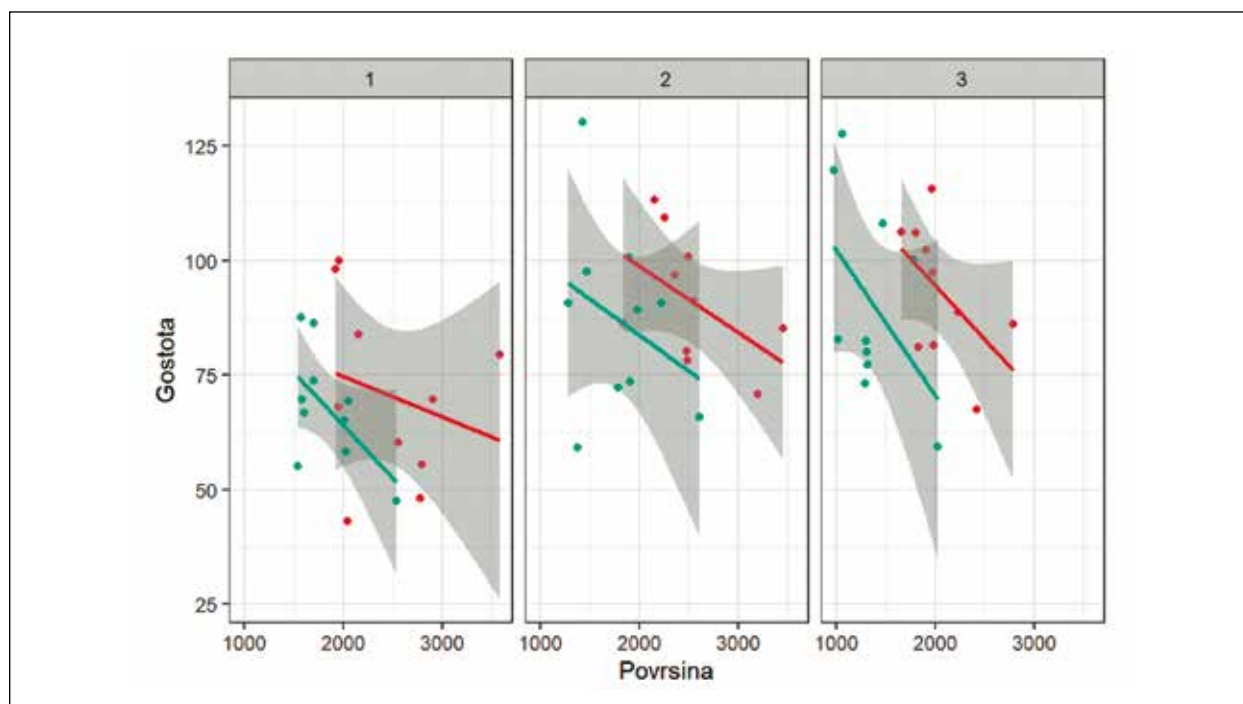


Slika 5: Površina trahej v prvi (1), drugi (2) in zadnji (3) tretjini lesne branike v deblu (D) in vejah (V) pri oljki v 2016.
Figure 5: Vessel area in the first (1), the second (2) and the last third (3) of the xylem increment in the stem (D) and branches (V) of olive trees in 2016.



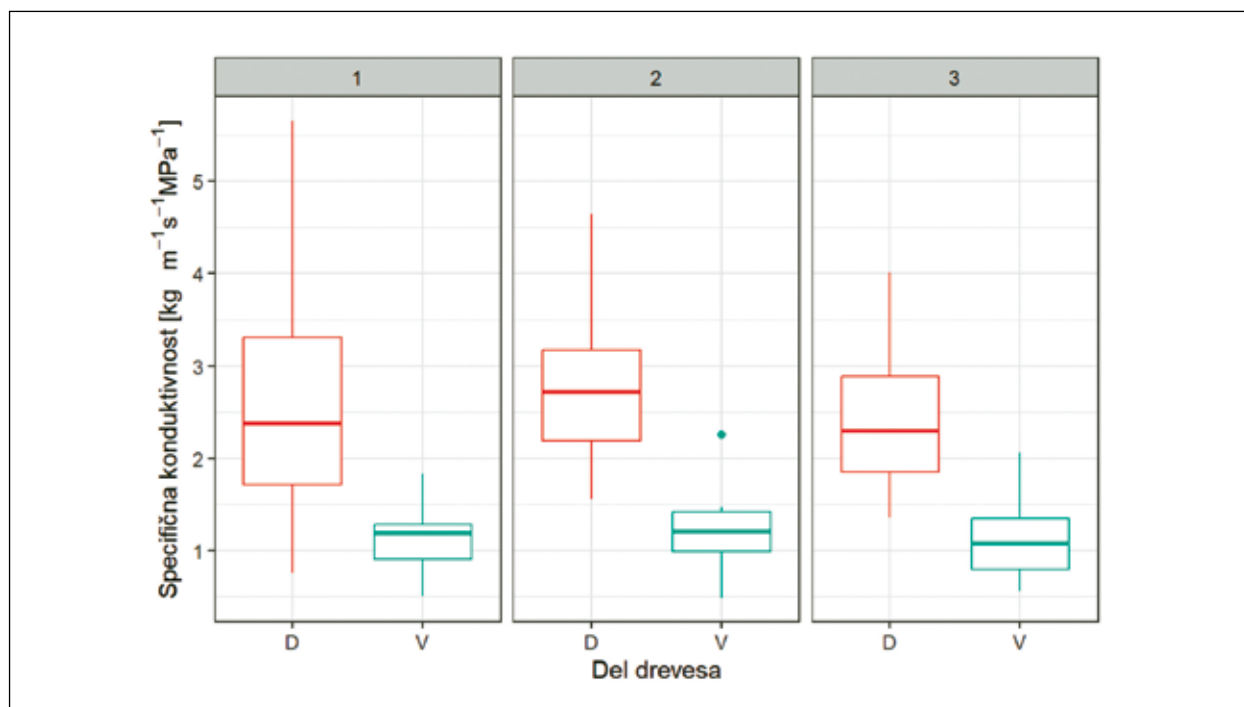
Slika 6: Gostota trahej v prvi (1), drugi (2) in zadnji (3) tretjini lesne branike v deblu (D) in vejah (V) pri oljki v 2016.

Figure 6: Vessel density in the first (1), the second (2) and the last third (3) of the xylem increment in the stem (D) and branches (V) of olive trees in 2016.



Slika 7: Korelacije med površino in gostoto trahej v prvi (1), drugi (2) in zadnji (3) tretjini lesne branike v deblu (D) in vejah (V) pri oljki v 2016.

Figure 7: Correlations between vessel area and density in the first (1), the second (2) and the last third (3) of the xylem increment in the stem (D) and branches (V) of olive trees in 2016.



Slika 8: Hidravlična prevodnost v prvi (1), drugi (2) in zadnji (3) tretjini lesne branike v deblu (D) in vejah (V) pri oljki v 2016.
Figure 8: Hydraulic conductivity in the first (1), the second (2) and the last third (3) of the xylem increment in the stem (D) and branches (V) of olive trees in 2016.

tistično značilne razlike med prvo in drugo tretjino branike ($z = 2,887$; $p = 0,01085^*$) ter med prvo in tretjo tretjino ($z = 3,172$; $p = 0,00432^{**}$). V prvi tretjini branike so bile povprečne vrednosti gostote trahej 3,8 % manjše v vejah kot v deblu, v drugi tretjini 4,6 % in v zadnji tretji tretjini 2,4 %. Gostota trahej je bila tako v vejah kot v deblu največja v zadnji tretjini branike (deblo = $93,3 \pm 4,7$ št./mm²; veje = $91,1 \pm 6,9$ št./mm²), najmanjša pa v prvi tretjini branike (deblo = $70,7 \pm 4,7$ št./mm²; veje = $68,0 \pm 6,9$ št./mm²), in sicer v povprečju za 24,2 % v deblu in 25,4 % v vejah.

V vseh tretjinah lesnih branik, tako v deblu kot v vejah, smo zabeležili negativno zvezo med povprečnimi

vrednostmi površine trahej in gostoto trahej (slika 7). Pri večjih trahejah je bilo tako njihovo število na enoto površine manjše in obratno.

V vseh tretjinah branik je bila izračunana hidravlična prevodnost trahej značilno večje v deblu kot v vejah ($p = 0,000^{***}$) (slika 8). Med tretjinami branik nismo zabeležili statistično značilnih razlik, in sicer ne v deblu ne v vejah. Variabilnost v vrednostih hidravlične konduktivnosti trahej je bila v deblu izrazito večja kot v vejah. V prvi tretjini branike so bile povprečne vrednosti hidravlične prevodnosti trahej 56,6 % manjše v vejah kot v deblu, v drugi tretjini 56,2 % in v zadnji tretji tretjini 53,5 % manjše.

RAZPRAVA

V naši raziskavi smo ugotovili, da se širine lesnih prirastkov in značilnosti trahej v deblu in vejah oljk razlikujejo. Prirastki 2016 so bili v vejah približno 54 % ožji kot v deblu, površine trahej pa od 25 % (prva tretjina) do 34 % (zadnja tretjina) manjše. To nakazuje na različno vlogo lesa v različnih delih drevesa. Ožji prevodni elementi v vejah oljk so v skladu z univerzalno pozitivno

zvezo med velikostjo trahej in oddaljenostjo od apeksa. Premer trahej je tako v splošnem pri lesnatih rastlinah večji v deblu drevesa kot v vejah (ANFODILLO et al. 2012, OLSON et al. 2014, JYSKE & HÖLTTÄ 2015). To naj bi bilo povezano z večjo tenzijsko napetostjo vodnih stolpcov v trahejah vej v primerjavi z deblom, saj višina dreves vpliva na hidravlični upor (PETIT et al. 2010). Poleg po-

zicije v drevesu (veja, deblo, korenine) na velikost oz. razporeditev trahej v lesnem tkivu v veliki meri vplivajo tudi rastišče razmere (npr. suša) in karakteristike drevesa (velikost, starost, vitalnost), kar je potrebno upoštevati pri primerjavi podatkov z literaturo (ROSELL et al. 2017). Podobno raziskavo na oljkah so opravili DE MICCO et al. (2008), ki so primerjali le velikost trahej v omenjenih delih oljke, vendar pa vzorci niso bili odvzeti iz istih dreves. Za podatke v deblu so uporabili vzorce oljke iz arhiva neznanega izvora, zato je bila kakršna koli ekološka interpretacija podatkov v omenjeni študiji neizvedljiva.

Določene razlike v karakteristikah trahej smo zabeležili tudi v posamezni lesni braniki 2016. Površine trahej so bile primerljive v prvi in drugi tretjini branike, medtem ko je bila v zadnji tretjini branike površina trahej značilno manjša, in sicer v povprečju za 17,6 % v deblu in 25,4 % v vejah. Manjše traheje v kasnem lesu kot v ranem lesu so običajne pri difuzno poroznih drevesnih vrstah (SASS & ECKSTEIN 1995, PRISLAN et al. 2018, GRIČAR 2019). Poleg tega se prevladujoči vpliv zunanjih in notranjih dejavnikov na karakteristik trahej v rastni sezoni spreminja; genetski vpliv je večji v ranem lesu, okoljski vpliv pa v kasnem lesu (ARNIČ et al. 2021). SASS & ECKSTEIN (1995) sta pri navadni bukvi zabeležila najmanjšo variabilnost v dimenzijah trahej na začetku branike, kar sta pojasnila z ugodnimi rastnimi razmerami na začetku rastle sezone, ko oskrba z vodo, ki zelo vpliva na velikost trahej, navadno ni omejena. Dendroklimatoloških analiz na oljkah v naši raziskavi nismo opravili, saj imamo podatke o značilnostih lesnih branik le za eno rastno sezono. Vpliv podnebnih razmer na širino lesnih prirastkov in značilnosti trahej v deblu in vejah navadne oljke tako ostaja predmet prihodnjih raziskav.

Za rast oz. velikost trahej je ključna razpoložljivost vode v tleh, ki vpliva na turgorski tlak v celicah, ki določa njihove končne dimenzije (HÖLTTÄ et al. 2010). V primeru poletne suše so velikosti celic v drugi polovici branike zmanjšane in struktura lesa se lahko iz difuzno porozne spremeni v polvenčasto porozno, kar je bilo opaženo pri različnih difuzno poroznih listavcih (SCHUME et al. 2004, SCHWEINGRUBER 2007, GRIČAR et al. 2024). Temperature in padavine v letu 2016 so le malo odstopale od mesečnih vrednosti za zadnjih 30 let, zato tovrstnih posebnosti v strukturi lesa v deblu in vejah oljk nismo zasledili.

Za prevodno zmogljivost celotnega drevesa je poleg velikosti prevodnih elementov pomembna tudi njihova gostota, ki je navadno v negativni zvezi njihovo velikostjo (PETIT et al. 2010). Podobno kot v naši raziskavi so tudi SCHUME et al. (2004) pri topolu *Populus x euramericana*, PRISLAN et al. (2018) pri navadni bukvi (*Fagus*

sylvatica) in GRIČAR (2019) pri trepetliki (*Populus tremula*) potrdili negativno zvezo med gostoto in premerom trahej. Pri oljkah se je to odražalo v primerljivih vrednostih hidravlične prevodnosti v vseh tretjinah tako v deblu kot v vejah. Obratno zvezo med gostoto trahej in njihovim premerom je mogoče pojasniti s hormonsko regulacijo. Značilnosti trahej uravnavajo hormoni, zlasti avksini, ki se sintetizirajo v rastnih vršičkih poganjkov in po floemu potujejo po drevesu do korenin. Koncentracija avksinov je največja v mladih listih, nato se v bazipetalni smeri proti koreninam zmanjšuje (Aloni 2015). Gradient koncentracije avksinov naj bi vplival na proces diferenciacije trahej, ki se v različnih delih drevesa razlikuje. Zaradi hitre diferenciacije v krošnji drevesa, kjer so velike koncentracije avksinov, so traheje majhne in številne, majhne koncentracije avksinov v spodnjih delih drevesa (npr. deblo) upočasnijo proces diferenciacije, kar omogoča več časa za rast trahej. Posledično so v tem delu drevesa traheje večje in manj številne (ALONI & ZIMMERMANN 1983). Velikost in gostota trahej sta v torej v veliki meri pogojena z njihovo oddaljenostjo od apeksa, na njihove značilnosti pa vplivajo tudi zunanji dejavniki, zlasti razpoložljivost vode v tleh (OLSON et al. 2014).

Lastnosti trahej močno vplivajo na količino vode, ki se lahko pretaka v živem drevesu. Po Hagen–Poiseuillev zakonu se hidravlična učinkovitost večja sorazmerno na četrto potenco premera trahej, zato tudi majhne razlike v velikosti trahej drastično vplivajo na vodni tok (TYREE & ZIMMERMANN 2010). Ožji cevni elementi zagotavljajo rastlini večjo prevajalno varnost, vendar ob manjši prevajalni učinkovitosti. Dimenzije prevodnih elementov lahko razumemo tudi kot kompromis med prevajalno učinkovitostjo in varnostjo (CHAVE et al. 2009). V primeru suše tenzijska napetost v vodnih stolpcih narašča in lahko lokalno popusti, pri čemer pride do kavitacije oz. prekinitve vodnih stolpcov. Ker je kavitacija navadno nepovraten proces, se takšna celica izloči iz sistema za prevajanje vode, zato mora drevo te celice nadomestiti, da ohrani prevajalni sistem. V tem smislu ožji elementi zagotavljajo drevesu večjo prevajalno varnost kot širši elementi, saj je verjetnost kavitacije v njih manjša, vendar ob manjši prevajalni učinkovitosti (TORELLI 1998). S prilagajanjem značilnosti trahej danim okoljskim razmeram drevesa uravnavajo učinkovitost transporta vode in zagotavljajo ustrezno varnost za ohranitev prevodnega sistema (OLADI et al. 2014, GLEASON et al. 2016). Za razliko od venčasto poroznih drevesnih vrst, kjer je prevajanje vode navadno omejeno na zadnji dve lesni braniki, pri difuzno poroznih vrstah prevajanje poteka po večjem številu najmlajših branik, zato je vpliv zadnje nastale branike na skupno prevajalno zmogljivost trahejnega

sistema le delen (GASSON 1987). Za oljko je značilen nastanek jedrovine v notranjih plasteh lesa v rastočem drevesu. Proces ojedritve je starostni proces in vključuje odmrtnje parenhimskih celic in pretvorbo nestrukturnih ogljikovih hidratov v jedrovinske snovi (TORELLI 1990). V jedrovini je prevajanje vode v lumnih trahej prekinjen. V oljki je tako prevodna funkcija trahej omejena na periferni del lesa, t.i. beljavo, pri čemer sposob-

nost prevajanja vode, in s tem tudi vlažnost tkiva, postopno upada od periferije proti notranjosti debla (TORELLI 1990, 2000). Velikost prevodnih elementov le deloma nakazuje njihovo transportno zmogljivost, saj poleg velikosti celic na njihove prevodne kapacitete vplivajo še druge strukturne posebnosti, kot denimo dolžina trahejnih členov ter velikost, struktura in porazdelitev pikenj v lesu (JYSKE & HÖLTÄ 2015).

ZAKLJUČKI

Podnebne spremembe bodo močno vplivale tudi na gojene rastline. V kombinaciji z biotskim stresom je pričakovano, da bo povečanje pogostosti in intenzivnosti ekstremnih vremenskih dogodkov (npr. pozne spomladanske pozebe, vročinski valovi, poletne suše, prerazporeditev padavin, poplave in požari) vplivalo na rast dreves in njihovo sposobnosti preživetja. Vegetacija v sredozemskem pasu je v tem smislu še posebej ogrožena. Podnebne spremembe ne bodo vplivale le na gozdove, ampak tudi na gojenje kulturnih rastlin, kot so oljke, s čimer se pridelovalci že spopadajo in se skušajo temu ustrezno prilagoditi. Poleg ekonomskih izgub (pridelo-

vanje olja) je pri oljkah potrebno izpostaviti še njihovo ekološko vlogo, saj je v preteklosti veliko oljčnih nasadov nastalo na obrobni območjih, za katera so značilna plitva tla in strmi tereni, zato za druge rabe niso bila ustrezna, npr. za gojenje poljščin. V tem primeru so oljniki pomembno prispevali k ohranjanju naravnih ekosistemskih virov, kot npr. protierozijska zaščita tal, zadrževanje vode v tleh in vezava ogljika. Poznavanje strukture lesa in ostalih sekundarnih tkiv je ključno za razumevanje njihove plastičnosti v smislu prilagoditve dreves danim okoljskim razmeram, s čimer se zagotovi karseda optimalno delovanje drevesa.

SUMMARY

Olive (*Olea europaea* L.) is one of the oldest cultivated plants and for centuries has been of great economic importance in the Mediterranean basin for its crop and wood production. According to the area of plantations (> 2,000 ha), the olive is the second most represented fruit species in Slovenia. Olive trees can live 1000 years or longer, but the exact age is often difficult to determine due to tree trunk morphology, which limits the use of standardized dendrochronological methods. In addition to the fruits, the wood of the olive tree, which is extremely decorative, very hard, homogeneous and dense (density of absolutely dry wood is from 760 kg/m³ to 800 kg/m³) is highly valued economically. However, very little is known about its wood structure in the different tree parts, which is crucial for the long-term tree survival. Here, we compared the characteristics of xylem increments in the stem and branches of the olive trees in Dekani in 2016. We analyzed the conducting elements in the wood (vessels) in individual thirds of the xylem increments. The differences in the vessel characteristics at the beginning and end of the growing season as well as in different tree parts were interpreted from the point of view of their functional role in the tree. For this pur-

pose, xylem samples were taken after the end of the growing season of 2016, cross-sections of the xylem tissue were prepared on a rotary microtome and histometric analyzes were performed using a light microscope and an image analysis system.

We found that the width of the xylem increments and the vessel characteristics in the stem and branches of the olive trees differed. The growths of 2016 were about 54 % narrower in the branches than in the stem, and the vessel areas were between 25 % (first third) and 34 % (last third) smaller. Vessel areas were comparable in the first and second thirds of the xylem increment, while the vessel area in the last third was significantly smaller, on average by 17.6 % in the stem and 25.4 % in the branches. In all thirds of the xylem increments of 2016 in the stem and branches, we observed a negative relationship between average vessel area and vessel density. In olive trees, this was reflected in comparable values of hydraulic conductivity in all thirds of the xylem increments in the stem and branches. In all xylem thirds, the hydraulic conductivity of the vessels was significantly higher in the stem than in the branches, i.e., on average 55 %.

Narrower conducting elements in olive branches as a result of hormonal regulation are consistent with the universal positive relationship between vessel size and distance from the apex and are associated with higher tension of the water columns the vessels in the branches compared to the stem. The different structure of the xylem increments in the stem and branches indicates the different role of this tissue in different parts of the olive trees. Unlike the ring-porous tree species, the diffuse-porous tree species, generally do not form heartwood, consequently vessel perform conducting function for several years or even decades, which must be taken into account when evaluating the efficiency of the conduction system in the xylem in these wood species.

From an economic point of view, knowledge of the structure and properties of wood is important for its efficient use. From an ecological point of view, knowledge of the structure of wood and other secondary tissues is key to understanding their plasticity in terms of adaptation to given environmental conditions, thus ensuring optimal tree performance. Dendroclimatology was not possible to perform in our research, as we only have data on the xylem characteristics for one growing season (2016). Therefore, the influence of climatic conditions on the width of xylem increments and the vessel characteristics in different tree parts of olive trees remains the subject of future research.

ZAHVALA - ACKNOWLEDGEMENTS

Delo je financirala Agencija RS za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost (ARIS), v okviru raziskovalnih programov št. P4-0430 in P4-0085 ter projekta J4-4541. Avtorja se zahvalujeta lastniku oljčnega nasada

Angelu Hlaju za dovoljenje za vzorčenje, dr. Martini Lavrič za pomoč na terenu ter Gregorju Skobernetu, univ. dipl. inž. agr., za pripravo preparatov v Laboratoriju za lesno anatomijo na Gozdarskem inštitutu Slovenije.

LITERATURA - REFERENCES

- ALONI, R., 2015: *Ecophysiological implications of vascular differentiation and plant evolution*. Trees 29: 1-16. 10.1007/s00468-014-1070-6
- ALONI, R. & M.H. ZIMMERMANN, 1983: *The control of vessel size and density along the plant axis*. Differentiation 24: 203-208. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1432-0436.1983.tb01320.x>
- ANFODILLO, T., A. DESLAURIERS, R. MENARDI, L. TEDOLDI, G. PETIT & S. ROSSI, 2012: *Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem*. Journal of Experimental Botany 63: 837-845. 10.1093/jxb/err309
- ARNAN, X., B.C. LÓPEZ, J. MARTÍNEZ-VILALTA, M. ESTORACH & R. POYATOS, 2012: *The age of monumental olive trees (Olea europaea) in northeastern Spain*. Dendrochronologia 30: 11-14. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2011.02.002>
- ARNIČ, D., J. GRIČAR, J. JEVŠENAK, G. BOŽIČ, G. VON ARX & P. PRISLAN, 2021: *Different Wood Anatomical and Growth Responses in European Beech (Fagus sylvatica L.) at Three Forest Sites in Slovenia*. Frontiers in Plant Science 12: 10.3389/fpls.2021.669229
- CHAVE J., S.J., D. COOMES, N. G. SWENSON, S. L. LEWIS, A. E. ZANNE, 2009: *Towards a worldwide wood economics spectrum*. Ecology Letters 12: 16. 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x
- CRUIZIAT, P., H. COCHARD & T. AMÉGLIO, 2002: *Hydraulic architecture of trees: main concepts and results*. Ann. For. Sci. 59: 723-752.
- DE MICCO, V., G. ARONNE & P. BAAS, 2008: *Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient*. Trees 22: 643-655. 10.1007/s00468-008-0222-y
- EILMANN, B., F. STERCK, L. WEGNER, S.M.G. DE VRIES, G. VON ARX, G.M.J. MOHREN, J. DEN OUDEN & U. SASS-KLAASSEN, 2014: *Wood structural differences between northern and southern beech provenances growing at a moderate site*. Tree Physiology 34: 882-893. 10.1093/treephys/tpu069
- FONTI, P. & S. JANSEN, 2012: *Xylem plasticity in response to climate*. New Phytologist 195: 734-736. 10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x
- GASSON, P., 1987: *Some implications of anatomical variations in the wood of pedunculate oak (Quercus robur L.) including comparisons with common beech (Fagus sylvatica L.)*. IAWA Bulletin n.s. 8: 18.

- GLEASON, S.M., M. WESTOBY, S. JANSSEN, B. CHOAT, U.G. HACKE, R.B. PRATT, R. BHASKAR, T.J. BRODRIBB, S.J. BUCCI, K.-F. CAO, H. COCHARD, S. DELZON, J.-C. DOMEQ, Z.-X. FAN, T.S. FEILD, A.L. JACOBSEN, D.M. JOHNSON, F. LENS, H. MAHERALI, J. MARTÍNEZ-VILALTA, S. MAYR, K.A. MCCULLOH, M. MENCUCCINI, P.J. MITCHELL, H. MORRIS, A. NARDINI, J. PITTERMANN, L. PLAVCOVÁ, S.G. SCHREIBER, J.S. SPERRY, I.J. WRIGHT & A.E. ZANNE, 2016: *Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species*. New Phytologist 209: 123-136. <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- GRIČAR, J., 2019: *Značilnosti lesnih in floemskih prirastkov pri trepetliki (Populus tremula L.) = Characteristics of wood and phloem increments in Eurasian aspen (Populus tremula L.)*. Folia biologica et geologica 60: 85-94.
- GRIČAR, J., D. ARNIČ, L. KRAJNC, P. PRISLAN, G. BOŽIČ, M. WESTERGRÉN, C. MÁTYÁS & H. KRAIGHER, 2024: *Correction to: Different patterns of inter-annual variability in mean vessel area and tree-ring widths of beech from provenance trials in Slovenia and Hungary*. Trees 38: 1351-1351. 10.1007/s00468-024-02534-5
- GRIČAR, J., M. LAVRIČ, M. FERLAN, D. VODNIK & K. ELER, 2017: *Intra-annual leaf phenology, radial growth and structure of xylem and phloem in different tree parts of Quercus pubescens*. European Journal of Forest Research 136: 625-637. 10.1007/s10342-017-1060-5
- GRIČAR, J. & P. PRISLAN, 2024: *Makroskopske in mikroskopske značilnosti lesa : oljka (Olea europaea L.)*. Gozdarski vestnik 82: sredica.
- HÖLTÄ, T., H. MÄKINEN, P. NÖJD, A. MÄKELÄ & E. NIKINMAA, 2010: *A physiological model of softwood cambial growth*. Tree Physiology 30: 1235-1252. 10.1093/treephys/tpq068
- JYSKE, T. & T. HÖLTÄ, 2015: *Comparison of phloem and xylem hydraulic architecture in Picea abies stems*. New Phytologist 205: 102-115. 10.1111/nph.12973
- KYRIAKIS, G. & C. FASSEAS, 2010: *A novel type of tube network within the stem bark of Olea europaea L.* Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 205: 90-93. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.12.004>
- NOČ, M., U. PEČAN, M. PINTAR & M. PODGORNIK, 2024: *Soil water dynamics and olive yield (Olea europaea L.) under different surface drip irrigation treatments in northern Mediterranean*. Acta Agriculturae Slovenica 120: 1-17. 10.14720/aas.2024.120.2.17110
- OLADI, R., A. BRÄUNING & K. POURTAHMASI, 2014: *"Plastic" and "static" behavior of vessel-anatomical features in Oriental beech (Fagus orientalis Lipsky) in view of xylem hydraulic conductivity*. Trees 28: 493-502. 10.1007/s00468-013-0966-x
- OLSON, M.E., T. ANFODILLO, J.A. ROSELL, G. PETIT, A. CRIVELLARO, S. ISNARD, C. LEÓN-GÓMEZ, L.O. ALVARADO-CÁRDENAS & M. CASTORENA, 2014: *Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates*. Ecology Letters 17: 988-997. 10.1111/ele.12302
- PETIT, G., S. PFAUTSCH, T. ANFODILLO & M.A. ADAMS, 2010: *The challenge of tree height in Eucalyptus regnans: when xylem tapering overcomes hydraulic resistance*. New Phytologist 187: 1146-1153. 10.1111/j.1469-8137.2010.03304.x
- PRISLAN, P., K. ČUFAR, M. DE LUIS & J. GRIČAR, 2018: *Precipitation is not limiting for xylem formation dynamics and vessel development in European beech from two temperate forest sites*. Tree Physiology 38: 186-197. 10.1093/treephys/tpx167
- PRISLAN, P., E.M. DEL CASTILLO, G. SKOBERNE, N. ŠPENKO & J. GRIČAR, 2022: *Sample preparation protocol for wood and phloem formation analyses*. Dendrochronologia 73: 125959. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2022.125959>
- R CORE TEAM, 2024: *R: A language and environment for statistical computing*. Electronic Book (Vienna, Austria)
- ROSELL, J.A., M.E. OLSON & T. ANFODILLO, 2017: *Scaling of Xylem Vessel Diameter with Plant Size: Causes, Predictions, and Outstanding Questions*. Current Forestry Reports 3: 46-59. 10.1007/s40725-017-0049-0
- ROSSI, S., T. ANFODILLO & R. MENARDI, 2006: *Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems*. IAWA Journal 27: 89 - 97.
- RUGINI, E., C. DE PACE, P. GUTIÉRREZ-PESCE & R. MULEO, 2011: *Olea*. V: C. Kole (ur.) *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Temperate Fruits*. Springer Berlin Heidelberg. Berlin, Heidelberg. pp. 79-117.
- SASS-KLAASSEN, U., P. FONTI, P. CHERUBINI, J. GRIČAR, E.M.R. ROBERT, K. STEPPE & A. BRÄUNING, 2016: *A Tree-Centered Approach to Assess Impacts of Extreme Climatic Events on Forests*. Frontiers in Plant Science 7: 10.3389/fpls.2016.01069
- SASS, U. & D. ECKSTEIN, 1995: *The variability of vessel size in beech (Fagus sylvatica L.) and its ecophysiological interpretation*. Trees 9: 247-252. 10.1007/bf00202014
- SCHUME, H., M. GRABNER & O. ECKMÜLLNER, 2004: *The influence of an altered groundwater regime on vessel properties of hybrid poplar*.
- SCHWEINGRUBER, F.H., 2007: *Wood structure and environment*. Springer, Berlin Heidelberg.

- SOSIČ, N., 2018: *Opraševanje in oploditev oljke (Olea europaea L.)*. Thesis (Koper) Zaključna naloga:
- TORELLI, N., 1990: *Les & skorja. Slovar strokovnih izrazov*. Biotehniška fakulteta, VTORZD za lesarstvo. Ljubljana.
- TORELLI, N., 1998: *Daljinski transport vode v drevesu - vodni potencial*. Les 50: 169-173.
- TORELLI, N., 2000: *Oljka (Olea europaea L.), oljkov les*. Les 52: 286-289.
- TYREE, M.T. & M.H. ZIMMERMANN, 2010: *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York.
- WERF VAN DER, G.W., U. SASS-KLAASSEN & G.M.J. MOHREN, 2007: *The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (Fagus sylvatica L.) and oak (Quercus robur L.) on a dry site in the Netherlands*. Dendrochronologia 25: 103-112. <http://doi.org/10.1016/j.dendro.2007.03.004>