

ZNAČILNOSTI LESNIH IN FLOEMSKIH PRIRASTKOV PRI TREPETLIKI (*POPULUS TREMULA* L.)

CHARACTERISTICS OF WOOD AND PHLOEM INCREMENTS IN EURASIAN ASPEN (*POPULUS TREMULA* L.)

Jožica GRIČAR¹

<http://dx.doi.org/10.3986/fbg0060>

IZVLEČEK

Značilnosti lesnih in floemskih prirastkov pri trepetliki (*Populus tremula* L.)

Poznavanje strukture lesa in floema je ključno za razumevanje njune plastičnosti v smislu prilagoditve danim okoljskim razmeram, s čimer se zagotovi karseda optimalno delovanje drevesa. V ta namen smo raziskali značilnosti lesnih in floemskih prirastkov pri trepetliki (*Populus tremula* L.) v Ljubljani v rastni sezoni 2010. Analizirali smo tudi prevodne elemente v lesu (traheje) in floemu (sitaste cevi) ter razlike v dimenzijah interpretirali z vidika njihove prevajalne funkcije. Vzorce lesa in floema smo odvzeli po zaključku rastne sezone, pripravili preparate prečnih prereзов in opravili histometrične analize s pomočjo svetlobnega mikroskopa in sistema za analizo slike. Ugotovili smo, da je floemski prirastek predstavljal 11,7 % širine lesnega prirastka, rani floem pa 80,5 % širine kasnega floema. Rezultati so v skladu s predhodnimi objavami o večji intenzivnosti kambijeve celične produkcije na lesno stran v primerjavi s floemom pri zdravih drevesih, ki rastejo v ugodnih okoljskih razmerah. Traheje so bile značilno najširše v prvi tretjini branike in najmanjše v zadnji tretjini branike. Posledično so bile tudi največje površine trahej v prvi tretjini branike, medtem ko v primeru gostot trahej značilnih razlik med posameznimi tretjinami lesne branike nismo zabeležili. Povprečni premeri sitastih cevi so bili v kasnem floemu za 25,4 % manjši kot v ranem floemu, vendar razlike niso bile statistično značilne. Sitaste cevi ranega floema so bile za 28,2 % manjše od trahej na začetku rastne sezone, sitaste cevi kasnega floema pa za 35,4 % manjše od trahej nastalih na koncu raste sezone, kar kaže na večjo transportno zmogljivost prevodnega sistema v lesu v primerjavi s floemom.

Ključne besede: branika, traheja, sitasta cev, rani floem, kasni floem, anatomija, svetlobna mikroskopija

ABSTRACT

Characteristics of wood and phloem increments in Eurasian aspen (*Populus tremula* L.)

Information on wood and phloem anatomies is crucial to understand better their plasticity in terms of adapting their structure to given environmental conditions, and by that ensuring optimal functioning of the tree. To this purpose, we investigated the characteristics of wood and phloem increments in Eurasian aspen (*Populus tremula* L.) in Ljubljana in the growing season of 2010. In addition, we analysed the conductive elements in the wood (vessels) and phloem (sieve tubes) and interpreted the differences in these parameters in terms of their transport functions. We collected samples of wood and phloem at the end of the growing season, prepared cross-sections and performed histometric analysis by using light microscopy and image analysis system. We found that the phloem increment represented 11.7% of the wood increment width, whereas the early phloem represented 80.5% of the late phloem width. These findings are in line with the previous publications about higher intensity of cambium production of wood cells than of phloem cells in healthy trees growing in favourable environmental conditions. The vessels were statistically the widest in the first third of the xylem increment and the smallest in the last third of the increment. Consequently, the vessels in the first third of the increment had the largest areas, while in the case of vessel density there was no significant difference among the xylem increment parts. Mean diameters of the sieve tubes in the late phloem were 25.4% smaller than in the early phloem; however, these differences were not statistically significant. Sieve tubes in the early phloem were 28.2% smaller than vessels formed at the beginning of the growing season and late phloem sieve tubes were 35.4% smaller than vessels formed at the end of the growing season, indicating higher transport capacity of the conductive system in wood compared to the phloem.

Key words: growth ring boundary, vessel, sieve tube, early phloem, late phloem, anatomy, light microscopy

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

1 UVOD

Debelinska rast, značilna za lesnate rastline (tj. drevesa in grme), je rezultat delovanja dveh obstranskih meristemov: prevodnega kambija in plutnega kambija (TORRELLI 1990). Raziskave procesov, ki so vključeni v debelitev dreves, so zelo aktualne, saj je eden izmed teh produktov tudi les, gospodarsko zelo pomemben naravni in obnovljiv material. Zaradi delovanja različnih okoljskih in notranjih dejavnikov (hormoni, geni) na procese debelinske rasti je struktura sekundarnih tkiv zelo variabilna (PANSKIN & DE ZEEUW 1980). Z ekonomskega vidika je poznavanje strukture in lastnosti lesa pomembno za njegovo smotrno uporabo. Z ekološkega vidika pa je poznavanje strukture lesa in ostalih sekundarnih tkiv ključno za razumevanje njihove plastičnosti v smislu prilagoditve danim okoljskim razmeram, s čimer se zagotovi karseda optimalno delovanje drevesa.

Ker podnebne spremembe pomembno vplivajo tudi na gozdne ekosisteme (UN-ECE 2015), so se za ocenjevanje odziva in prilagoditve rasti dreves na te spremembe lesno-anatomske analize izkazale za zelo primerne, saj zunanji dejavniki vplivajo na časovno dinamiko razvoja in s tem morfološke značilnosti celic, in sicer v obdobju pred in tekom njihovega nastanka. Zlasti značilnosti prevodnih elementov (tj. traheide pri iglavcih in traheje pri listavcih) so se potrdile kot zanesljiv ekološke kazalnik, ki vsebuje komplementarne okoljske informacije tistim, ki so shranjene v širinah lesnih prirastkov (FONTI et al. 2010). 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 turgorski tlak v celici in posledič-

no na njeno rast. Suša tako negativno vpliva na rast celic, kar se odraža v njihovih manjših dimenzijah (EILMANN et al. 2014). Prevodnost vode v trahejah je na četrto potenco polmera traheje, zato majhne razlike v velikosti trahej značilno vplivajo na učinkovitost in varnost transporta vode v njih (TYREE & ZIMMERMANN 2010). Zmogljivost daljinskega transporta vode v drevesu je pomembna naloga lesnih elementov (FONTI & JANSEN 2012). Ker se dimenzije celic po zaključku njihovega razvoja ne morejo več spreminjati, svojo vlogo pa v difuzno poroznih lesnih vrstah brez jedrovine opravljajo več let, so njihove 'ustrezne' dimenzije pomembne za dolgoročno preživetje drevesa (SASS-KLAASSEN et al. 2016).

Raziskave skorjinih oz. floemskih tkiv so v dendroekoloških in znatno redkejših v primerjavi z lesom. Eden izmed razlogov so sekundarne spremembe skorjinih tkiv, ki se začnejo že konec tekoče rastne sezone. Te spremembe celice do te mere preoblikujejo, da jih je težko analizirati in njihove značilnosti povezati z okoljskimi signali. Kljub temu pa v zadnjih letih zanimanje za tovrstne študije raste, saj napredne mikroskopske tehnike in sistemi za analizo slike omogočajo boljši vpogled v strukturo in delovanje (tudi starejših) skorjinih tkiv. Tako novejši rezultati kažejo, da je struktura floema prilagojena na lokalne rastiščne razmere, četudi se med leti na posameznem rastišču manj spreminja kot lesni prirastki (GRIČAR et al. 2015, 2016).

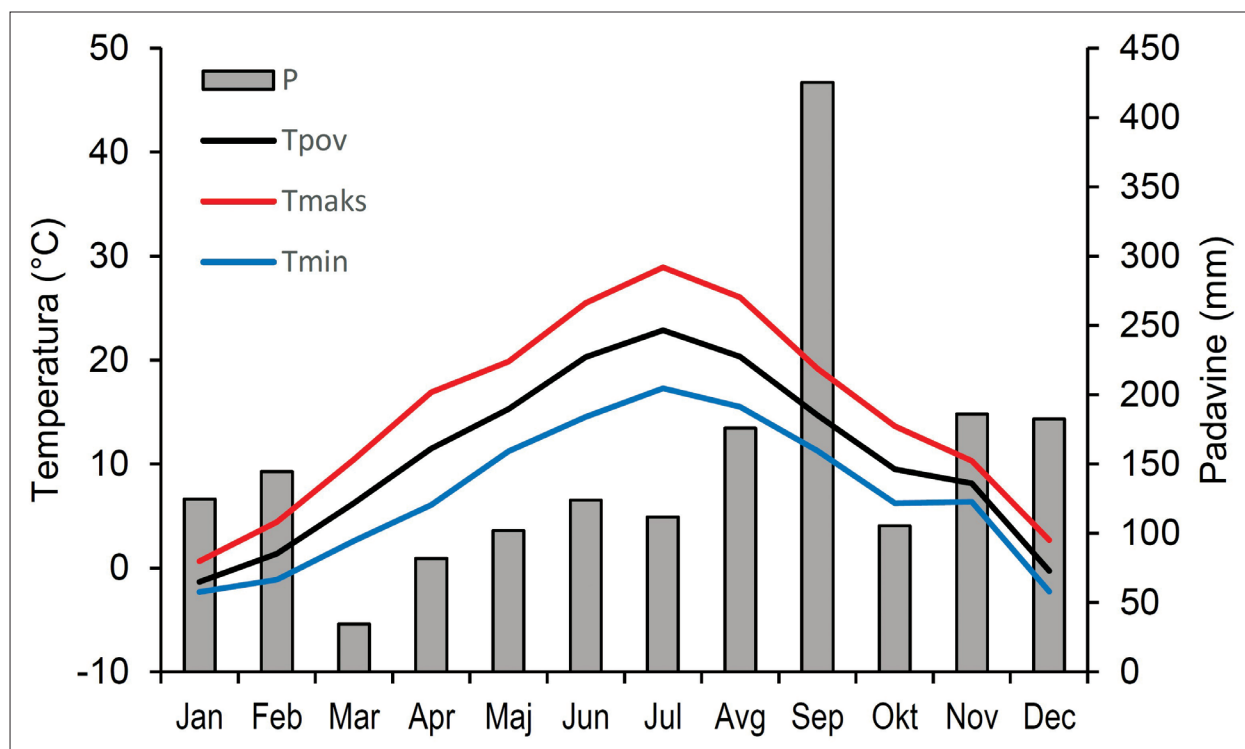
V pričujočem prispevku smo raziskali značilnosti lesnih in floemskih prirastkov pri trepetliki (*Populus tremula* L.) v Ljubljani v rastni sezoni 2010. Analizirali smo tudi prevodne elemente v lesu (traheje) in floemu (sitaste cevi) ter razlike v dimenzijah interpretirali z vidika njihove prevajalne funkcije.

2 MATERIAL IN METODE

Raziskava je bila opravljena na odraslih drevesih trepetlike (*Populus tremula* L.), ki se nahajajo na obronku južnega pobočja mestnega gozda Rožnik v Ljubljani (46°03'N, 14°28'E 323 m n.m.). Gozd spada v gozdno združbo *Blechno-Fagetum* in je prepuščen naravnemu razvoju. Ker je funkcija v prvi vrsti socialna, se z gozdom ne gospodari, opravljajo se le nujne sanitarne sečnje.

Vremenske podatke za leto 2010, ko je potekal poskus, smo pridobili z vremenske postaje za Ljubljano Agencije RS za okolje (ARSO) (slika 1). V tem letu je

bila povprečna temperatura zraka 10,8°C s povprečno maksimalno mesečno temperaturo v juliju 28,9°C in povprečno minimalno mesečno temperaturo v januarju -2,3°C. Povprečna letna količina padavin je bila 1800 mm, pri čemer je polovica padavin padla po zaključku rastne sezone, tj. v obdobju oktober–december. V rastni sezoni (obdobje april–september) je skupno padlo 1020 mm padavin, od tega v septembru 425 mm. Sicer je v ostalih mesecih rastne sezone padlo med 82 mm (april) in 175 mm (avgust) padavin.



Slika 1: Vremenske razmere v Ljubljani v letu 2010. Povprečne mesečne temperature: srednja (črna črta), minimalna (modra črta) in maksimalna (rdeča črta) ter padavine (sivi stolpci).

Figure 1: Weather conditions in Ljubljana in 2010. Mean monthly temperatures: mean (black line), minimum (blue line), and maximum (red line), and precipitation (grey columns).

Za pričujočo raziskavo smo izbrali 10 dominantnih odraslih dreves topola, starih okoli 100 let s premerom v prsni višini med 30–35 cm. Krošnja dreves je bila normalno razvita, debela in drevesni koren so bili brez vidnih mehanskih poškodb. Vzorčenje je potekalo v oktobru in novembru, ko so bile lesne in floemske branike popolnoma oblikovane. Iz živih dreves smo 1,3 m nad tlemi odvzeli po dva mikroizvrtka premera 2,4 mm, ki so zajemali živi del skorje, kambij in zunanji del lesa. 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 v parafin (GRIČAR 2007). Z rotacijskim mikrotomom Leica RM2245 smo pripravili preparate prečnih prereзов debeline 10 μm , jih obarvali v vodni mešanici barvil safranin (Merck, Darmstadt, Nemčija) (0,04 %) in astra modro (Sigma-Aldrich, Steinheim, Nemčija) (0,15 %) (VAN DER WERF et al. 2007). Trajne preparate smo vklopili v vklopni medij Euparal (Waldeck, Münster, Nemčija). Histometrične analize smo opravili s svetlobnim mikroskopom Olympus BX51 (Olympus, Tokio, Japon-

ska) v svetlem polju s sistemom za analizo slike Elements Basic Research v.2.3 (Nikon, Tokio, Japonska). V treh radialnih nizih smo izmerili širino ksilemskega in floemskega prirastka 2010 ter izračunali povprečje. V floemskih branikah smo izmerili še širino ranega in kasnega floema. V lesnih branikah analizirali naslednje značilnosti trahej: premer, površino in gostoto (število/ mm^2). Pri tem smo braniko razdelili na tri dele in tako primerjali njihove značilnosti na začetku, v sredini in zaključku rastne sezone. V popolnoma oblikovanih floemskih branikah smo primerjali značilnosti sitastih cevi ranega in kasnega floema. V ta namen smo naključno izbrali in pomerili premer in površino 30 sitastih cevi ranega in kasnega floema.

Vse potrebne izračune, statistično obdelavo podatkov in grafe smo opravili v programih Microsoft Excel in Statgraphics 18 X-64. Slike smo obdelali v programu Adobe Photoshop CS2. Za primerjavo izmerjenih anatomskih parametrov v lesu in floemu smo uporabili F-test ali One-way ANOVA. Za ugotavljanje moči povezanosti med različnimi anatomskimi spremenljivkami smo uporabili Pearsonov koeficient korelacije.

3 IZSLEDKI IN RAZPRAVA

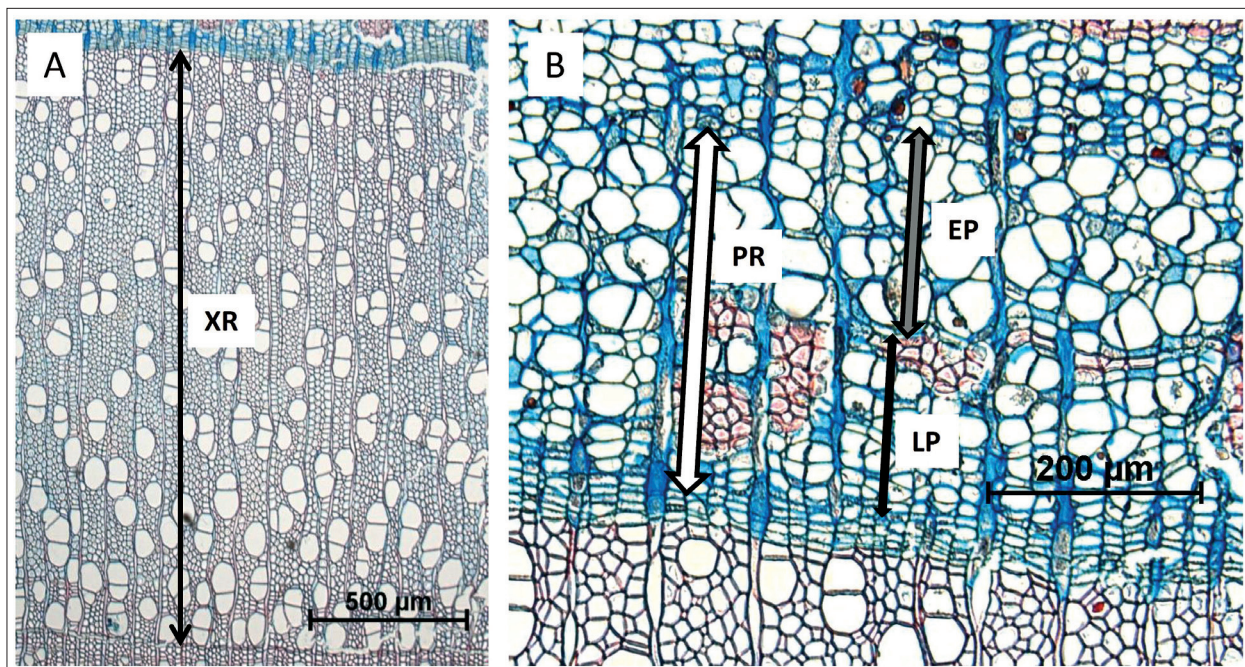
3.1 Zgradba lesnih in floemskih branik pri trepetliki

Trepetlika spada med difuzno porozne lesne vrste. Traheje v prečnem prerezu so porazdeljene bodisi posamično ali v skupinah po 2–3 skupaj (slika 2a). Letnice se dokaj izrazite, kar v veliki meri zavisi od razlik v velikosti trahej ranega in kasnega lesa, ki se nahajajo neposredno ob letnici. Aksialni parenhim ni v stiku s trahejami (t.i. apotrahealni), po braniki je razporejen posamično, včasih tudi v kratkih tangencialnih pasovih. Lahko se pojavlja tudi ob letnici. Trakovi so enoredni in homogeni – sestavljeni le iz parenhimskih celic enakih oblik. Piknje med trakovno parenhimsko celico in trahejo so velike in okrogle, kar je tudi ključen razpoznavni znak lesa pri tej vrsti. Struktura lesa roda *Populus* oz. topolov je zelo podobna kot pri rodu *Salix* oz. vrb in se jih zlahka zamenja (TORELLI 1991, SCHWEINGRUBER 2007).

Skorja zajema vsa tkiva v centripetalni smeri od prevodnega kambija, sekundarni floem pa tista skorjina tkiva, ki nastanejo kot produkt prevodnega kambija (TROCKENBRODT 1990). Podobno kot les je tudi

floem sestavljen iz letnih prirastnih plasti oz. branik. Če se celice ranega in kasnega floema morfološko razlikujejo, so letnice dobro vidne, dokler sekundarni procesi, ki potekajo v starejših skorjinih tkivih, celice do te mere ne spremenijo, da letnic ni več mogoče prepoznati (GRIČAR et al. 2016). Zgradba mlajših floemskih branik pri drevesih zmernega pasu je navadno takšna, da so letnice vidne, sicer je pa struktura floemskih branik v primerjavi z lesnimi branikami veliko bolj raznolika in vrstno specifična (IAWA COMMITTEE 2016).

Najmlajša floemska branika je pri trepetliki zgrajena iz: sitastih cevi, celic spremljevalk, aksialnega in trakovnega parenhima ter floemskih vlaken (slika 2b). Sitaste cevi ranega floema so večje v primerjavi s sitastimi cevmi kasnega floema. Prehod med ranim in kasnim floemom pri trepetliki ponazarjajo kratki tangencialno usmerjeni skupki floemskih vlaken. V floemskih vlaknih so često prisotni kristali kalcijevega oksalata. V starejših floemskih branikah so prisotne še sklereide nastale iz aksialnega in trakovnega parenhima (HOLDHEIDE 1951).



Slika 2: Prečni prerez lesne (A) in floemske branike (B) pri trepetliki. XR – lesni prirastek; PR – floemski prirastek; EP – rani floem; LP – kasni floem

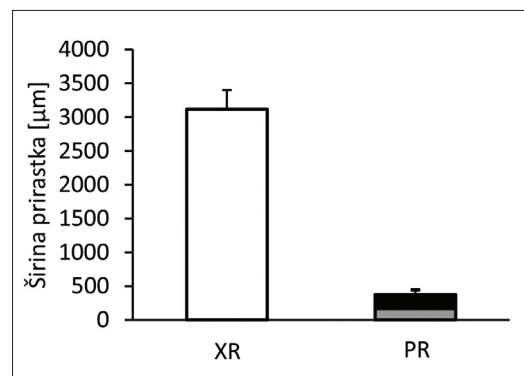
Figure 2: Cross-section of wood (A) and phloem growth ring (B) in Eurasian aspen. XR – wood increment; PR – phloem increment; EP – early phloem; LP – late phloem

3.2 Širina lesnih in floemskih branik pri trepetliki

V letu 2010 je bila povprečna širina lesnega prirastka $3116,7 \pm 285,6 \mu\text{m}$, floemskega pa $364,1 \pm 17,5 \mu\text{m}$. Floemski prirastek je bil tako značilno ožji ($F = 265,399$; $p = 0,000$) od lesnega in je predstavljal 11,7 % širine lesnega prirastka (slika 3). Rani floem ($168,0 \pm 6,3 \mu\text{m}$) je bil 19,5 % ožji kot kasni floem ($208,6 \pm 21,4 \mu\text{m}$; $F = 0,086$; $p = 0,0004$).

V zdravih drevesih, ki rastejo v razmeroma ugodnih okoljskih razmerah, je kambijeva produkcija lesnih celic intenzivnejša v primerjavi s floemom, zato so lesni prirastki navadno širši (PANSIN & DE ZEEUW 1980, KOZLOWSKY & PALLARDY 1997). Ta razmerja so

odvisna od številnih dejavnikov, kot na primer rastiščnih razmer, drevesne vrste, starosti drevesa, vitalnosti drevesa, dela drevesa itd. Tako je lahko pri manj vitalnih drevesih floemski prirastek širši od lesnega, ki lahko v skrajnih primerih lokalno celo izostane. Razmerja med širinami floemskih in lesnih prirastkov pri različno vitalnih jelkah denimo znašajo med 1:0,75 do 1:17 celic (GRIČAR et al. 2009). Za razliko od lesnega prirastka floemski prirastek nastane vsako leto, četudi je zelo ozek in zajema le nekaj celic. Njegov vsakoletni nastanek je ključen za preživetje dreves, saj sitasti elementi prevajajo produkte fotosinteze 1–2 rastni sezoni, potem so celice podvržene sekundarnim spremembam, katerih rezultat je propad celic in s tem prenehanje njihovega delovanja (PRISLAN et al. 2018a).



Slika 3: Povprečna širina lesnega (XR) in floemskega prirastka (PR) pri trepetliki v letu 2010. Siva barva PR stolpca ponazarja širino ranega floema, črna barva pa širini kasnega floema. Črte označujejo standardno napako.

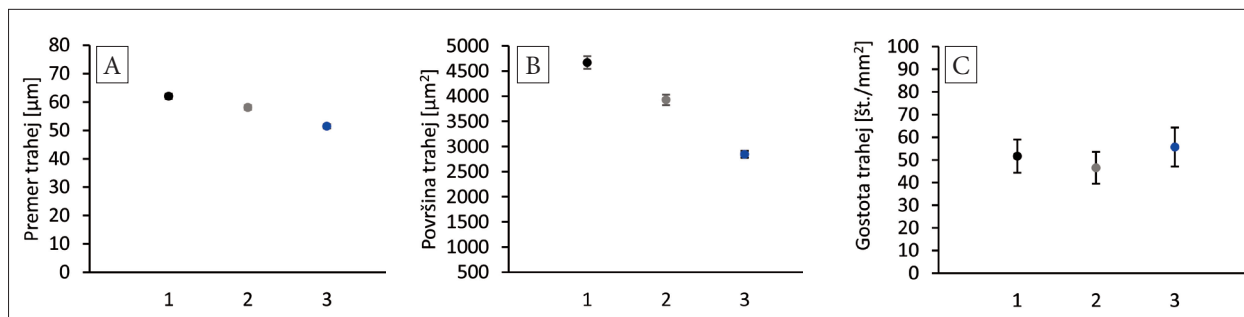
Figure 3: Average width of xylem (XR) and phloem increments (PR) in Eurasian aspen in 2010. Grey colour of PR column indicated width of early phloem and black colour of late phloem. Bars indicate standard error.

3.3 Značilnosti trahej v lesu pri trepetliki

V difuzno poroznem lesu topola ni mogoče določiti meje med ranim in kasnim lesom, zato smo braniko razdelili na tretjine in v njih analizirali značilnosti trahej, tj. povprečni premer, povprečno površino in gostoto trahej. Traheje so bile statistično značilno najširše v prvi tretjini branike ($62,1 \pm 1,0 \mu\text{m}$), in sicer za 6,4 % v primerjavi z drugo tretjino ($58,1 \pm 0,8 \mu\text{m}$) in 17,1 % z zadnjo tretjino ($51,4 \pm 0,7 \mu\text{m}$; $F = 44,01$; $p = 0,0000$) (slika 4a). Posledično so bile tudi največje površine trahej v prvi tretjini branike ($4669,6 \pm 125,2 \mu\text{m}^2$), za 15,9 % v primerjavi z drugo tretjino ($3928,0 \pm 104,4 \mu\text{m}^2$) in 39,1 % z zadnjo tretjino branike ($2845,8 \pm 68,4 \mu\text{m}^2$; $F = 89,72$; $p = 0,0000$) (slika 4b). Pri gostotah trahej značilnih razlik med posameznimi tretjinami branike nismo zabeležili ($F = 0,36$; $p = 0,7091$). Kljub temu je bila gostota trahej v zadnji tretjini branike največja ($55,7 \pm 8,6 \text{ št./mm}^2$), najmanjša pa v drugi tretjini branike ($46,5 \pm 7,0 \text{ št./mm}^2$) (slika 4c).

Čeprav je bilo veliko raziskav opravljenih na lesu topolov, tudi trepetlike, je naše podatke zelo težko pri-

merjati s tistimi iz literature, saj rastišče, starost drevesa ali del drevesa (veja, deblo, korenine) vplivajo na velikost oz. razporeditev trahej v lesnem tkivu. Izmed izmerjenih parametrov naj bi gostota trahej vsebovala največji klimatski signal (SCHUME et al. 2004), česar v naši študiji ne moremo preveriti, saj imamo podatke le za eno rastno sezono. SASS in ECKSTEIN (1995) sta pri navadni bukvi zabeležila najmanjšo variabilnost v dimenzijah trahej na začetku branike in to pojasnila z ugodnimi ravnimi razmerami na začetku rastne sezone, ko oskrba z vodo, ki zelo vpliva na velikost trahej, navadno ni omejena. V našem primeru je bil trend ravno obraten, variabilnost v razlikah dimenzij trahej je bila najmanjša v zadnji tretjini branike. To bi lahko deloma pojasnile ugodne vremenske (padavinske) razmere tekom celotne rastne sezone v Ljubljani v letu 2010, ko je vsak mesec padlo preko 100 mm padavin in je bila oskrba z vodo zadostna. Le domnevamo lahko, da bi potencialna poletna suša negativno vplivala na velikosti celic v drugi polovici branike, saj je znano, da se v takšnih primerih lahko struktura lesa iz difuzne spremeni v polvenčasto (SCHWEINGRUBER 2007). Na-



Slika 4: Premer trahej (A), površina trahej (B) in gostota trahej (C) v prvi (1), drugi (2) in zadnji (3) tretjini lesne branike pri trepetliki v 2010. Pike označujejo povprečne vrednosti, črte pa standardno napako.

Figure 4: Vessel diameter (A), vessel area (B) and vessel density (C) in the first (1), the second (2) and the last third (3) of the xylem increment in Eurasian aspen in 2010. Dots denote mean values and bars standard error.

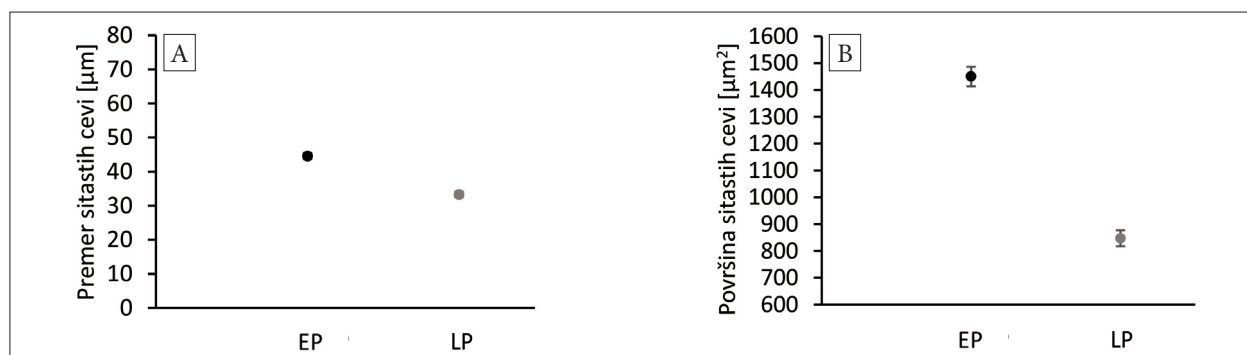
dalje so SCHUME in sodelavci (2004) pri topolu *Populus x euramericana* zabeležili negativno zvezo med gostoto in premerom trahej. Tudi v našem primeru je bila zveza med omenjenima parametroma trahej negativna, a statistično neznačilna ($r = -0,28$; $p = 0,3793$). Največje povezavo med gostoto in premerom trahej smo zasledili v prvi tretjini branike ($r = -0,67$; $p = 0,3270$), kar je skladno z ugotovitvami PRISLANA in sodelavcev (2018b) pri navadni bukvi, da se zveze med parametri trahej znotraj branike spreminjajo.

Dimenzije prevodnih elementov lahko razumemo tudi kot kompromis med prevajalno učinkovitostjo in varnostjo. V primeru suše tenzijska napetost v vodnih stolpcih narašča in lahko lokalno popusti, pri čemer pride do kavitacije oz. prekinitve vodnih stolpcev. 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 verje-

tnost kavitacije v njih manjša, vendar ob manjši prevajalni učinkovitosti (TORELLI 1998). 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).

3.4 Značilnosti sitastih cevi v floemu pri trepetliki

V floemski braniki 2010 smo primerjali premer sitastih cevi v ranem in kasnem floemu. Ugotovili smo, da so bili povprečni premeri sitastih cevi v kasnem floemu ($33,3 \pm 0,8 \mu\text{m}$) za 25,4 % manjši kot v ranem floemu ($44,6 \pm 0,9 \mu\text{m}$), vendar razlike niso bile statistično značilne ($F = 1,2111$; $p = 0,3976$). Podobno nismo zasledili razlik v povprečni površini sitastih cevi ranega in ka-



Slika 5: Premer (A) in površina (B) sitastih cevi v ranem floemu (EP) in kasnem floemu (LP) pri trepetliki v 2010. Pike označujejo povprečne vrednosti, črte pa standardno napako.

Figure 5: Diameter (A) and area (B) of sieve tubes in early phloem (EP) and late phloem (LP) in Eurasian aspen in 2010. Dots denote mean values and bars standard error.

snega floema ($F = 1,4517$; $p = 0,0997$), četudi so bile površine v slednjem za 41,6 % manjše ($847,6 \pm 30,2 \mu\text{m}^2$) v primerjavi z ranim floemom ($1450,7 \pm 36,4 \mu\text{m}^2$) (slika 5).

Strukturne razlike ranega in kasnega floema so povezane z njunimi različnimi vlogami v drevesu. Širše sitaste cevi ranega floema omogočajo večji transport asimilatov, medtem ko večji delež aksialnega parenhima v kasnem floemu prispeva k skladiščni funkciji. Osrednja vloga ranega floema je tako prevodna, kasnega pa skladiščna (PRISLAN et al. 2018a). Za razliko od lesa, kjer prevajalno vlogo opravljajo mrtvi elementi, v floemu poteka prevajanje produktov fotosinteze in drugih signalnih biomolekul iz listov po deblu do korenin po živih sitastih ceveh. Prevodna funkcija sitastih cevi navadno traja 1–2 rastni sezoni in se zaključuje z odlaganjem kaloze na sitasta polja in ploščice sitastih členov v smeri od najstarejših do najmlajših celic (DAVIS & EVERT 1968). Istočasno odmrejo celice spremljevalke, ki so morfološko in fiziološko povezane s sitastimi cevmi. Sledi razgradnja celične vsebine ter porušitev celic. Prevodni del floema je tako nekolabiran, starejše, kolabirano floemsko tkivo pa se poruši in skrči. Obenem začnejo rasti posamezne parenhimske celice rasti, iz katerih lahko naknadno nastanejo različni tipi elementov (npr. sklereide, sluzne celice). Tra-

kovi se zveržijo, floemske branike pa z oddaljevanjem od kambija postajajo čedalje manj prepoznavne (TROCKENBRODT 1990). Četudi se prevodna vloga sitastih cevi v kolabiranem floemu preneha, starejše floemske celice v živem delu skorje še vedno opravljajo skladiščno funkcijo za nestrukturne ogljikove hidrate in vodo, zato so v tem smislu za dolgoročno preživetje drevesa izjemno pomembne.

Primerjava velikosti trahej in sitastih cevi je pokazala, da so bile sitaste cevi ranega floema za 28,2 % manjše od trahej na začetku rastne sezone, sitaste cevi kasnega floema pa za 35,4 % manjše od trahej nastalih na koncu rastne sezone, kar kaže na večjo transportno zmogljivost prevodnega sistema v lesu v primerjavi s floemom. Večji premeri prevodnih celic lesa v primerjavi s floemom so v skladu s preteklimi ugotovitvami pri navadni smreki (GRIČAR et al. 2015, JYSKE & HÖLTÄ 2015). Sicer velikosti prevodnih elementov le deloma nakazujejo njihovo transportno zmogljivost, saj poleg velikosti celic na njihove prevodne kapacitete vplivajo še druge strukturne posebnosti, kot denimo dolžina trahejnih členov, velikost, struktura in porazdelitev pikenj v lesu ter dolžina sitastih členov, velikost in porazdelitev sitastih por v floemu (JYSKE & HÖLTÄ 2015).

4 ZAKLJUČKI

Podnebne spremembe in s tem povezanimi pogostejši in intenzivnejši ekstremni vremenski dogodki, kot so suše, vročinski valovi, pozebe in poplave, bodo nedvomno vplivali na vitalnost dreves, produkcijo in kakovost lesa v Sloveniji v prihodnjih letih. Ob tem se bo spremenila porazdelitev drevesnih vrst in njihovo uveljavitev v združbah, kar predstavlja velike izzive upravljalcem gozdov. Poleg ekonomske (predvsem lesno-predelovalne) funkcije gozdov ni zanemarljiva njihova socialna, ekološka in estetska vloga. Razumevanje funkcioniranja rastlin v stresnih razmerah je zelo pomembno za področji biogeokemije in ekosistemske ekologije, saj rastline predstavljajo več kot 90 % celotne žive komponente okolja, ogljik shranjen v visokolignificiranih celicah dreves je ključna komponenta in skla-

dišče globalnega cikla ogljika. Povezovanje strukture tkiv z njihovo vlogo v drevesu tako omogoča boljši vpogled v kratkoročni in dolgoročni odziv dreves na spreminjajoče se okoljske razmere, zlasti ekstremne vremenske dogodke, katerih pogostost in intenziteta se v zadnjih letih povečujeta. Ovrednotenje vpliva stresorjev na debelinsko rast dreves, strukturo lesa in vzorce nastajanja sekundarnih tkiv v različnih delih drevesa prispeva k boljšemu razumevanju mehanizma teh procesov in njihove pomembnosti za upravljanje vodne in ogljikove bilance v različnih drevesnih vrste na različnih območjih Slovenije. Nenazadnje bo ohranjanje zdravih gozdov prispevalo k blaženju podnebnih sprememb in s tem neugodnih posledic na počutje in kvaliteto bivanja ljudi.

5 SUMMARY

Information on wood and phloem anatomies is crucial to understand better their plasticity in terms of adapting their structure to given environmental conditions,

and by that ensuring optimal functioning of the tree. Wood anatomical traits have been widely used to investigate and compare tree performance in different en-

vironments, (bark) phloem conducting cells have been less investigated in this respect, which may be partly related to methodological obstacles. To this purpose, we investigated the characteristics of wood and phloem increments in Eurasian aspen (*Populus tremula* L.) in Ljubljana in the growing season of 2010. In addition, we analysed the conductive elements in the wood (vessels) and phloem (sieve tubes) and interpreted the differences in these parameters in terms of their transport functions. We collected samples of wood and phloem at the end of the growing season, prepared cross-sections and performed histometric analysis by using light microscopy and image analysis system.

We found that the phloem increment ($364.1 \pm 17.5 \mu\text{m}$) represented 11.7% of the wood increment width ($3116.7 \pm 285.6 \mu\text{m}$), whereas the early phloem ($168.0 \pm 6.3 \mu\text{m}$) represented 80.5% of the late phloem width ($208.6 \pm 21.4 \mu\text{m}$). These findings are in line with the previous publications about higher intensity of cambium production of wood cells than of phloem cells in healthy trees growing in favourable environmental conditions. Since the wood of Eurasian aspen has diffuse-porous structure, it was not possible to determine the transition between earlywood and latewood, we divided the wood increment into three thirds and in each of them analysed the vessel characteristics, i.e., average diameter, average area and vessel density. The vessels were statistically the widest in the first third of the xylem increment ($62.1 \pm 1.0 \mu\text{m}$) and the smallest in the last third of the increment ($51.4 \pm 0.7 \mu\text{m}$). Consequently, the vessels in the first third of the increment had the largest areas ($4669.6 \pm 125.2 \mu\text{m}^2$), while in the case of vessel density there was no significant difference among the xylem increment parts. Nevertheless, the density was the smallest in the second third ($46.5 \pm 7.0 \text{ no/mm}^2$) and the highest in the last third of the xylem increment ($55.7 \pm 8.6 \text{ no/mm}^2$). Mean diameters of the sieve tubes in the late phloem were 25.4% smaller ($33.3 \pm 0.8 \mu\text{m}$) than in the early phloem ($44.6 \pm 0.9 \mu\text{m}$);

however, these differences were not statistically significant. Sieve tubes in the early phloem were 28.2% smaller than vessels formed at the beginning of the growing season and late phloem sieve tubes were 35.4% smaller than vessels formed at the end of the growing season, indicating higher transport capacity of the conductive system in wood compared to the phloem.

Climate change and associated more frequent and intense extreme weather events, such as droughts, heat waves, frosts and floods, will undoubtedly affect the vitality of trees, as well as the production and quality of wood in Slovenia in the coming years. These changes will be one of the major factors, which will limit species distribution and establishment in the near future, and therefore presents many challenges for forest managers. In addition to the economic (especially wood-processing) functions of forests, their social, ecological and aesthetic roles are also very important. An increased understanding of plant function in stressful conditions is highly relevant to biogeochemistry and ecosystem ecology, as plants make up over 90% of the living biomass stock, and the carbon stored in the highly lignified cells of trees is a crucial component in the global carbon cycle. Linking structure and their roles in the tree enables better insight into the short-term and long-term response of trees to changing environmental conditions. In particular extreme weather events, should be taken into consideration because their frequency and intensity have been increasing over recent years. The evaluation of the influence of stressors on radial growth of trees, wood structure, and patterns of secondary growth in different parts of the tree will help us to understand better the mechanism of these processes and their importance for the management of water and carbon balances in different tree species in different regions of Slovenia. After all, preserving healthy forests will contribute to the mitigation of climate change and thereby positively affect the well-being and quality of people's lives.

ZAHVALA - ACKNOWLEDGEMENTS

Pripravo prispevka so omogočili raziskovalni program št. P4-0107 (Gozdna biologija, ekologija in tehnologija) ter raziskovalna projekta L7-2393 (Vpliv klimatskih sprememb na trajnost, stabilnost in biodiverziteteto sestojev bukve in črnega bora na Balkanu) in V4-0496 (Vpliv klimatskih sprememb na nastanek in kakovost juvenilnega lesa pri boru, topolu in robiniji), ki jih je

sofinancirala Javna agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije iz državnega proračuna. Zahvaljujem se Špeli Jagodic, univ. dipl. geog. in Robertu Krajnecu z Gozdarskega inštituta Slovenije za pomoč pri delu na terenu. Hvala tudi Adriani Podržaj, mag. inž. agr. z Oddelka za agronomijo, Biotehniške fakultete, Univerze v Ljubljani za pomoč pri pripravi preparatov.

6 LITERATURA - REFERENCES

- DAVIS, J.D. & R.F. EVERT, 1968: *Seasonal development of the secondary phloem in Populus tremuloides*. Botanical Gazette 129: 1-8. 10.1086/336406
- 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
- FONTI, P., G. VON ARX, I. GARCÍA-GONZÁLEZ, B. EILMANN, U. SASS-KLAASSEN, H. GÄRTNER & D. ECKSTEIN, 2010: *Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings*. New Phytologist 185: 42-53. 10.1111/j.1469-8137.2009.03030.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: 149-166.
- GRIČAR, J., 2007: *Xylo- and phloemogenesis in silver fir (Abies alba Mill.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.)*. Studia Forestalia Slovenica, Slovenian Forestry Institute. Ljubljana.
- GRIČAR, J., L. KRŽE & K. ČUFAR, 2009: *Relationship among number of cells in xylem, phloem and dormant cambium in silver fir (Abies alba Mill.) trees of different vitality*. IAWA Journal 30: 121-133.
- GRIČAR, J., P. PRISLAN, M. DE LUIS, V. GRYS, J. HACUROVA, H. VAVRČIK & K. ČUFAR, 2015: *Plasticity in variation of xylem and phloem cell characteristics of Norway spruce under different local conditions*. Frontiers in Plant Science 6: 10.3389/fpls.2015.00730
- GRIČAR, J., P. PRISLAN, M. DE LUIS, K. NOVAK, L.A. LONGARES, E. MARTINEZ DEL CASTILLO & K. ČUFAR, 2016: *Lack of annual periodicity in cambial production of phloem in trees from Mediterranean areas*. IAWA Journal 37: 332-348. 10.1163/22941932-20160151
- HOLDHEIDE, W., 1951: *Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden*. V: H. Freud (ur.) *Handbuch der Mikroskopie in der Technik*. Umschau Verlag. Frankfurt am Main. pp. 193-367.
- IAWA COMMITTEE, 2016: *IAWA list of microscopic bark features*. IAWA Journal 37: 517-615.
- JYSKE, T. & T. HÖLTTÄ, 2015: *Comparison of phloem and xylem hydraulic architecture in Picea abies stems*. New Phytologist 205: 102-115. 10.1111/nph.12973
- KOZLOWSKY, T.T. & S.G. PALLARDY, 1997: *Growth control in woody plants*. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- PANSHIN, A.J. & C. DE ZEEUW, 1980: *Textbook of wood technology*. McGraw-Hill. New York.
- PRISLAN, P., P. MRAK, N. ŽNIDARŠIČ, J. ŠTRUS, M. HUMAR, N. THALER, T. MRAK & J. GRIČAR, 2018a: *Intra-annual dynamics of phloem formation and ultrastructural changes in sieve tubes in Fagus sylvatica*. Tree Physiology 39: 262-274. 10.1093/treephys/tpy102
- PRISLAN, P., K. ČUFAR, M. DE LUIS & J. GRIČAR, 2018b: *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
- 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*. Trees Structure-Function 18:184-194.
- SCHWEINGRUBER, F.H., 2007: *Wood structure and environment*. Springer, Berlin Heidelberg.
- TORELLI, N., 1990: *Les & skorja. Slovar strokovnih izrazov*. Biotehniška fakulteta, VTORZD za lesarstvo. Ljubljana.
- TORELLI, N., 1991: *Makroskopska in mikroskopska identifikacija lesa (ključ)*. Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo. Ljubljana.
- TORELLI, N., 1998: *Daljinski transport vode v drevesu - vodni potencial*. Les 50: 169-173.
- TROCKENBRODT, M., 1990: *Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy*. IAWA Bulletin n.s. 11: 141-166.
- TYREE, M.T. & M.H. ZIMMERMANN, 2010: *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York.

UN-ECE, 2015: *State of Europe's Forests 2015. FOREST EUROPE Liaison Unit Madrid.*

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. 10.1016/j.dendro.2007.03.004