

ZNAČILNOSTI ZGRADBE LESA SADIK BORA (*PINUS SYLVESTRIS*) IN BUKVE (*FAGUS SYLVATICA*) IZPOSTAVLJENIH TREM RAZLIČNIM OKOLJSKIM RAZMERAM

CHARACTERISTICS OF WOOD STRUCTURE OF PINE (*PINUS SYLVESTRIS*) AND BEECH (*FAGUS SYLVATICA*) SEEDLINGS EXPOSED TO DIFFERENT ENVIRONMENTAL REGIMES

Jožica Gričar¹

<http://dx.doi.org/10.3986/fbg0020>

IZVLEČEK

Značilnosti zgradbe lesa sadik bora (*Pinus sylvestris*) in bukve (*Fagus sylvatica*) izpostavljenih trem različnim okoljskim razmeram

Poznavanje strukture in lastnosti lesa je ključno z vidika njegove smotrnejše obdelave, predelave in končne rabe. V članku opisujemo in primerjamo značilnosti zgradbe lesa triletnih sadik bora (*Pinus sylvestris*) in bukve (*Fagus sylvatica*) izpostavljene trem različnim temperaturnim režimom v rastnih sezonah 2010–2011: kontrola (K, na prostem, povprečna temperatura v času rastne sezone = 17–19°C), rastlinjak (G, povprečna temperatura v času rastne sezone = 22–24°C) in hladilna komora (C, povprečna temperatura v času rastne sezone = 15–17°C). Na preparatih prečnih prerezov lesa smo tako preverili prisotnost in delež reakcijskega lesa, prisotnost gostotnih fluktuacij, prisotnost kalusa ter za bor še gostoto in položaj aksialnih smolnih kanalov. Rezultati kažejo na vrstno specifičen odziv pionirskega rdečega bora in sencovzdržne bukve na različne okoljske razmere v smislu debelinske rasti in strukturnih posebnosti lesa. Pojavnost lesno-anatomskih značilnosti je bila v splošnem večja v letu 2010 kot v 2011. To bi lahko pojasnili s presaditvenim šokom in z večjo verjetnostjo povzročitve mehanskih poškodb ob manipulaciji sadik, ki so negativno vplivali na kakovost lesa. Razlike v strukturnih posebnosti lesnih prirastkov v obeh proučevanih letih tudi kažejo na nujnost večletnih tovrstnih poskusov v nadzorovanih razmerah, saj se nekateri odzivi lahko pokažejo šele v daljšem časovnem obdobju. Širina lesnega prirastka in lesno-anatomske značilnosti niso nujno povezane, zato na podlagi priraščanja ne moremo sklepati o kakovosti lesa.

Ključne besede: rdeči bor, navadna bukev, reakcijski les, smolni kanal, gostotne fluktuacije, juvenilni les, anatomija, kakovost lesa

ABSTRACT

Characteristics of wood structure of pine (*Pinus sylvestris*) and beech (*Fagus sylvatica*) seedlings exposed to different environmental regimes

Knowledge on structure and properties of wood is crucial for its optimal woodworking, processing and end-use. In the paper, we describe and compare characteristics of wood structure of three-year-old pine (*Pinus sylvestris*) and beech (*Fagus sylvatica*) seedlings exposed to different temperature regimes in the growing seasons of 2010–2011: control (K, outdoors, mean temperature during the growing season = 17–19°C), greenhouse (G, mean temperature during the growing season = 22–24°C) and climatized room (C, mean temperature during the growing season = 15–17°C). On transverse-sections of xylem, presence and proportion of the reaction wood, presence of the density fluctuations, presence of callus tissue, and in the case of pine also density and position of the axial resin canals were evaluated. The results show species-specific response of pioneer Scots pine and late-successional beech to different environmental conditions in terms of radial growth and structural characteristics of wood. Incidence of wood-anatomical characteristics were generally higher in 2010 than in 2011. This may be explained by the transplant shock, and higher probability of mechanical wounding of cambium, which have a negative impact on the wood quality, when setting up the experiment. The differences in the structure of xylem increments of 2010 and 2011 demonstrate that a continuation of such observations over several growing seasons is necessary to capture the short- and long-term response of tree growth under changing environmental conditions. Finally, width of the wood increment and wood-anatomical characteristics are not necessarily linked, thus increment width cannot be an indicator of wood quality.

Key words: Scots pine, common beech, reaction wood, resin canal, density fluctuations, juvenile wood, anatomy, wood quality

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

1 UVOD

Les je ena pomembnejših svetovnih naravnih surovin, tudi v Sloveniji (VLADA RS 2015) in ima kot material številne dobre lastnosti: je naraven in obnovljiv, vsesplošno razširjen in nastaja ob blagodejnem učinku na okolje. Les je tudi dekorativen in ima sorazmerno dobre mehanske lastnosti glede na nizko gostoto, zato je široko uporaben material za različne namene (ČUFAR 2006). Pomanjkljivost lesa je strukturna nehomogenost, saj je zgrajen iz različnih tkiv in tipov celic, ki so različno usmerjene. Zaradi tega ima se lastnosti v različnih smereh razlikujejo (anizotropnost). Je tudi zelo variabilen material, kajti lastnosti lesa variirajo znotraj ene letne prirastne plasti, med različnimi deli drevesa, kakor tudi med drevesi na istem ali na različnih rastiščih (PANSIN & DE ZEEUW 1980). Poznavanje strukture in lastnosti lesa je zato ključno z vidika njegove smotrnejše obdelave, predelave in končne rabe.

Les uporabljamo za različne namene (npr. v gradbeništvu, pohištveni industriji, za ogrevanje) in pri tem izkoriščamo različne lastnosti. Kakovost lesa je osnovni kriterij za primernost lesa za določeno rabo in je posledica rasti drevesa, rastnih posebnosti ter poškodb zaradi delovanja različnih dejavnikov. V določenih primerih so posebnosti lesa lahko zaželene, v drugih primerih pa jih pojmujejo kot napake, ki ovirajo predelavo, obdelavo in uporabo lesa. Napake lahko ovrednotimo glede na obliko debela, strukturo lesa ter na napake, ki so nastale zaradi zunanjih vplivov. Med napake, ki se nanašajo na strukturo lesa, prištevamo: grčavost, zavrtost, reakcijski les, nepravilno zgradbo, odklon vlaken od osi drevesa, razpoke, napake srca

(npr. ekscentričnost srca, dvojno srce) (GRIČAR 2011).

Strukturne značilnosti lesa so lahko vidne na mikroskopski ali makroskopski ravni in jih lahko bodisi kvantificiramo ali binarno določimo (tj. znak prisoten/ odsoten). Slednje znake lahko nadalje razvrstimo glede na: (i) frekvenco in intenziteto pojavnosti ali (ii) mesto v lesni braniki, kot denimo pojav smolnih kanalov v ranem lesu, prehodnem lesu ali kasnem lesu. Številni znaki (gostotna nihanja, manjkajoče branike, travmatski smolni kanali itd.) se pojavijo kot odziv dreves na stresne vremenske dogodke (poplave, suša, pozeba) in jih zato s pridom izkoriščamo za datiranje tovrstnih dogodkov (dendrokronologija). Kot že omenjeno, pa lahko spremembe v zgradbi lesa v veliki meri negativno vplivajo na lastnosti lesa in s tem zmanjšujejo njegovo vrednost (BRÄUNING et al. 2016). A po drugi strani lahko rastne posebnosti tudi pozitivno vplivajo na vrednost lesa, kot je to v primeru lokalno zavrtega delovanja kambija pri sladkornem javorju, pri čemer nastanejo drobne ugreznine, ki dajo lesu v vzdolžnem prerezu značilno teksturo ptičjih oči, ki je izredno cenjena (TORELLI 1998).

V pričujočem prispevku se bomo osredotočili na strukturne (rastne posebnosti) lesa sadik rdečega bora in navadne bukve izpostavljene trem različnim temperaturnim režimom v rastnih sezonah 2010–2011. Prisotnost strukturnih posebnosti bomo primerjali med letoma, tudi v odvisnosti od širine prirastka, ki je eden izmed kazalcev stresnih razmer za rast dreves (BIGLER et al. 2004).

2 MATERIAL IN METODE

2.1 Izbor in priprava sadik

Eksperiment je potekal na enoletnih sadikah bora in bukve v rastnih sezonah 2010 in 2011. Pozimi 2009/2010 smo 120 sadikam rdečega bora (*Pinus sylvestris* L.) in 90 sadikam navadne bukve (*Fagus sylvatica* L.), ki smo jih kupili v drevesnici Omorika (Muta), s pomočjo sistema za analizo slike WinRHIZO (Regent Instruments Inc.) in 3D skenerja izmerili volumen korenin in stebela. Sadikam smo nato s kljunastim merilom izmerili še premer stebela, približno 2 cm na koreninskem vratu (bor = 0,2–0,3 cm; bukev = 0,3–0,4 cm) ter višino (bor = 15–20 cm; bukev = 30–40 cm) z merilnim trakom, jih označili in posadili v plastične lonce z volumnom 3 L. V spodnjo četrtino loncev smo nasuli pesek

kot drenažni material za odtekanje odvečne vode. Ostale tri četrtine smo napolnili z mešanico avtoklavirane zemlje (distrični kambisol iz peščenjaka in skrilavca, zgornji horizont tal = 0–30 cm), iz mešanega gozda Rožnik za Gozdarskim inštitutom Slovenije (46°03'N, 14°28'E, 323 m a.s.l.), ki pripada gozdni združbi *Blechno fagetum*, ter vemikulita (1/3 mešanice) za izboljšanje zračnosti in uravnavanje vlažnosti zemlje. Zalivanje sadik je potekalo ročno glede na predhodno izmerjeno vlažnost substrata, ki smo ga merili s FD sondo Dacagon EC-5. Vlažnost substrata smo vzdrževali nad 15 %. Spremljali smo relativno zračno vlažnost v obeh prostorih in jo vzdrževali z zračnimi vlažilci (50–80 %) ter CO₂ koncentracije (v povprečju 400–700 ppm) (POPOVIĆ et al. 2015).

2.2 Temperaturne razmere v različnih režimih

Eksperiment smo zastavili v treh različnih temperaturnih razmerah. V vsakem režimu je bilo tako 40 sadik bora in 30 sadik bukve, ki so bile naključno razvrščene v posamezne skupine. Ob koncu poskusa smo za podrobnejše lesno-anatomske analize naključno izbrali po 10 sadik vsake vrste iz posameznega režima (skupno torej 60 sadik). Kontrolne sadike (K) so rasle na prostem, približno 10 m od rastlinjaka, in zaščitene pred dežjem in neposrednim vetrom. Izpostavljene so bile naravnim temperaturnim razmeram v Ljubljani v letih 2010 in 2011. Vremenska postaja, ki je beležila povprečne, maksimalne in minimalne dnevne temperature zraka in količino padavin, je bila nameščena v neposredni bližini sadik. Povprečna temperatura zraka med rastnima sezonama je bila = 17–19°C. Druga skupina sadik (G) je bila podvržena višjim temperaturam (T tekom rastne sezone = 22–24°C), tretja skupina pa nižjim (T tekom rastne sezone = 15–17°C).

2.3 Histometrične analize

Ob koncu raste sezone 2011 (tj. oktober) smo sadike vzeli iz loncev in na steblo, približno 5 cm nad koreninskim vratom, odvzeli 2 cm dolge koščke stebel ter jih dali v fiksirno raztopino FAA (mešanica formalina, 50 % etanola in očetne kisline). Po enem tednu smo vzorce dehidrirali v etanolni vrsti (30 %, 50 % in 70 %) in jih trajno shranili v 70 % etanolu. Z drsnim mikrotomom G.S.L. 1 (© Gärtner and Schweingruber; Design and production: Lucchinetti, Schenkung Dapples, Zürich, Švica) smo pripravili 20–25 µm debele prečne prereze lesa in skorje (GRIČAR et al. 2013), ki smo 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) ter jih vklopili v vklopni medij Euparal (Waldeck, Münster, Nemčija).

Vse potrebne histometrične analize smo opravili s svetlobnim mikroskopom Olympus BX51 (Olympus,

Tokio, Japonska) in programom za analizo slike Elements Basic Research v.2.3 (Nikon, Tokio, Japonska). Na prečnem prerezu vsake sadike smo izmerili širine lesnih prirastkov 2010 in 2011. Meritve smo opravili na štirih mestih in nato izračunali povprečje. V lesnih branikah bukve smo zabeležili: prisotnost in delež tenzijskega lesa, prisotnost gostotnih fluktuacij ter prisotnost kalusa. V lesnih branikah bora smo zabeležili: prisotnost in delež kompresijskega lesa, prisotnost gostotnih fluktuacij in kalusa ter gostoto (število/mm²) in položaj (rani, prehodni oz. kasni les) aksialnih smolnih kanalov. Za statistične analize smo uporabili program Statgraphics, za izdelavo grafov pa Microsoft Excel. Za primerjavo izmerjenih lesno-anatomskih parametrov med posameznimi režimi smo uporabili test One-way ANOVA, za primerjavo med leti pa t-test. Za ugotavljanje moči povezanosti med različnimi lesno-anatomskimi spremenljivkami smo uporabili Pearsonov koeficient korelacije.

2.4 Osnovna zgradba lesa rdečega bora in bukve

Rdeči bor je iglavec z razločnimi branikami in jasnim prehodom iz ranega v kasni les. Zanj so značilni normalni smolni kanali, ki so radialno in aksialno usmerjeni in skupaj tvorijo omrežje (GROSSER 1977). Radialni smolni kanali se nahajajo v trakovih. Smolni kanal je cevast intercelularni prostor, ki je nastal z razmaknitvijo nezrelih aksialnih elementov v procesu diferenciacije. Ta prostor obdajajo epitelne celice in v beljavi vsebuje smolo (TORELLI 1990). Pri rdečem boru so epitelne celice okrog smolnih kanalov tankostene in neli-gnificirane (slika 1a). Bukev je raztreseno porozen listavec. Majhne, enakomerno razpršene traheje so vidne le z lupo. Trakovno tkivo je na letnicah značilno kolenčasto razširjeno, široki trakovi so vidni tudi s prostim očesom. Branike v lesu so razločne, rani les se loči od nekoliko temnejšega kasnega lesa. Prehod iz ranega v kasni les je postopen (slika 1b, c, d) (ČUFAR 2006).

3 IZSLEDKI IN RAZPRAVA

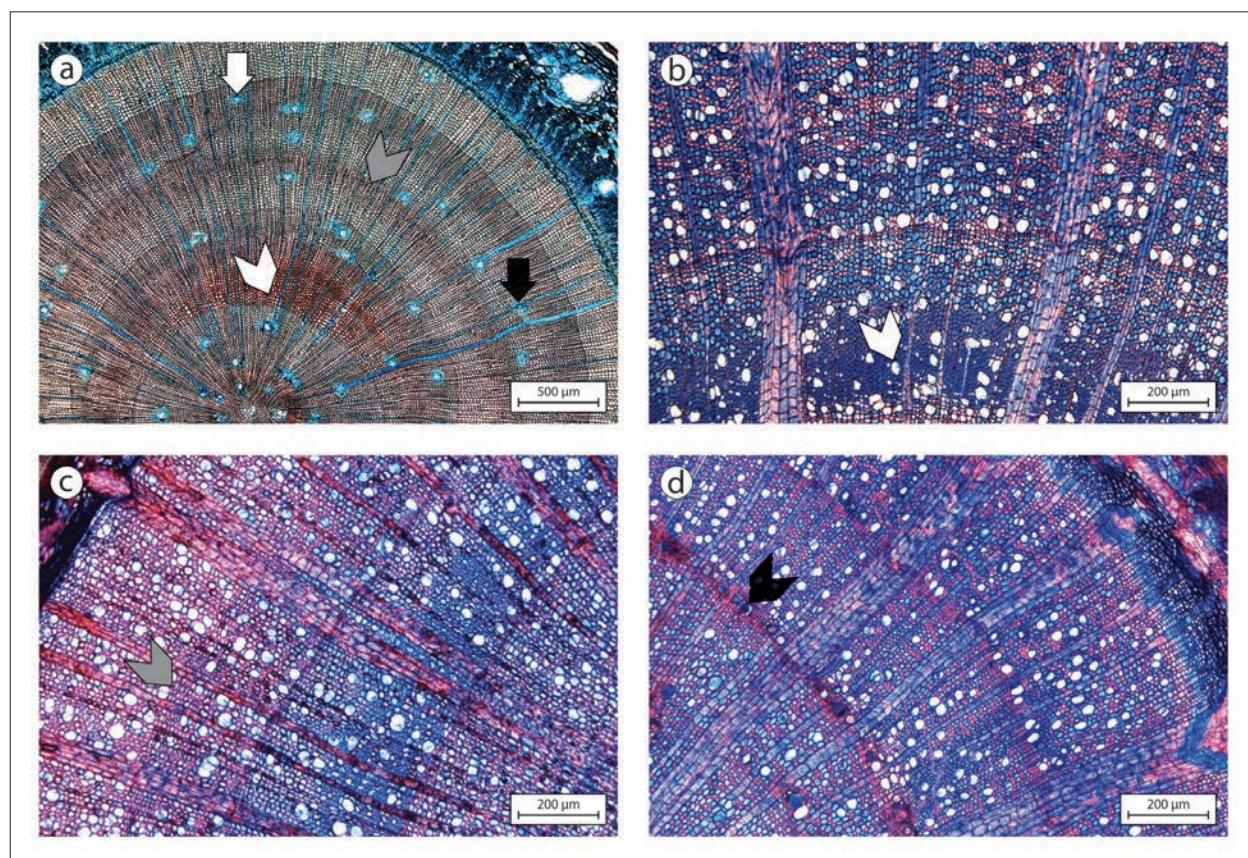
3.1 Pojavnost gostotnih fluktuacij

Kambijevo delovanje drevesnih vrst zmerne in hladnega pasu je periodično, s tipičnimi obdobji aktivnosti in mirovanja. Tako nastane značilna struktura letnih prirastkov lesa (t.i. branik) z redkejšim in svetlejšim

šim ranim lesom, ki se oblikuje na začetku rastne sezone ter gostejšim in temnejšim kasnim lesom, ki nastaja v drugi polovici rastne sezone. Za rani les iglavcev so značilne velike radialne dimenzije traheid s tankimi celičnimi stenami, za kasni les pa ravno obratno: majhne radialne dimenzije celičnih lumnov in debele celič-

ne stene (PANSIN & DE ZEEUW 1980). Pri raztreseno poroznih listavcih, kamor spada bukev, se morfološke značilnosti lesnih celic ranega in kasnega lesa ne razlikujejo tako opazno, kot denimo pri venčasto poroznih listavcih (npr. hrast). Kljub temu pa so površine lumnov trahej oz. njihove radialne in tangencialne dimenzije v ranem lesu nekoliko večje. Poleg tega je lahko v ranem lesu večja gostota trahej (tj. število trahej na enoto površine) (ČUFAR 2006). Vendar pa se lahko v določenih primerih značilna lesno-anatomska zgradba branik posamezne drevesne vrste spremeni in so lahko prisotne t.i. gostotne fluktuacije, ko se v ranem lesu pojavijo celice z morfološkimi značilnostmi celic kasnega lesa in obratno, ko v kasnem lesu nastanejo ranem lesu podobne celice (slika 1a, c) (DE MICCO et al. 2016a, c).

Z vidika debelinskega in višinskega prirastka so boru najmanj ustrezale razmere v C in najbolj v K. Bukvi so najbolj ustrezale razmere v C in najmanj v K. Dvoletni lesni prirastek je bil v vseh primerih širši pri boru kot pri bukvi, in sicer za okoli 57 % v G, 9 % v C in 45 % v K (GRIČAR 2014). Gostotne fluktuacije so se pri boru v letu 2011 v splošnem pogostejše pojavljale v primerjavi s predhodnim letom (slika 2a). Najmanj gostotnih fluktuacij smo v obeh letih zasledili v G (2010: ena sadika; 2011: ena sadika), največ pa v K, kjer so bile prisotne pri več kot polovici sadik (2010: šest sadik; 2011: osem sadik). V C so bile gostotne fluktuacije v letu 2010 prisotne pri dveh sadikah, v letu 2011 pa pri štirih. Zveze med širino lesne branike in pojavnostjo gostotnih fluktuacij pri boru nismo potrdili. Pri bukvah je prisotnost fluktuacij med leti v posameznih



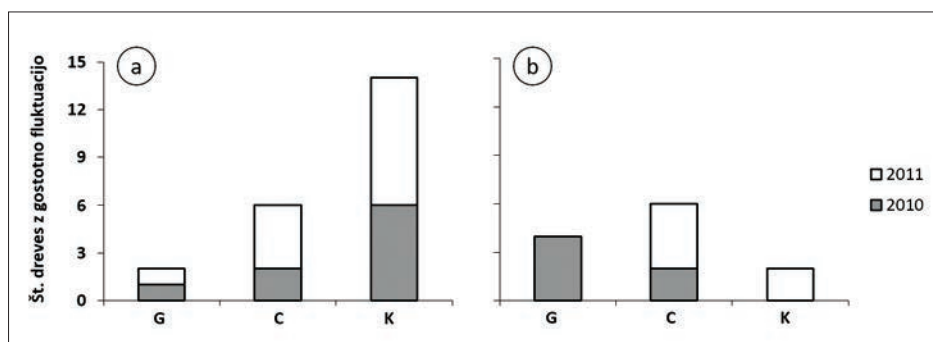
Slika 1: a) Prisotnost kompresijskega lesa (bela puščična ost), gostotnih fluktuacij (siva puščična ost) ter aksialnih smolnih kanalov v prehodnem lesu (črna puščična) in kasnem lesu (bela puščična) pri boru, merilce je 500 µm. b) Prisotnost tenzijskega lesa (bela puščična ost) pri bukvi, merilce 200 je µm. c) Prisotnost gostotnih fluktuacij (siva puščična ost) pri bukvi, merilce je 200 µm. d) Prisotnost anomalij (vključki v trahejah) (črna puščična ost) pri bukvi, merilce je 200 µm.

Figure 1: a) Presence of compression wood (white arrow-head), density fluctuations (grey arrow-head), and axial resin canals in transition wood (black arrow) and latewood (white arrow) in pine, bar = 500 µm. b) Presence of tension wood (white arrow-head) in beech, bar = 200 µm. c) Presence of density fluctuations (grey arrow-head) in beech, bar = 200 µm. d) Presence of anomalies (deposits in vessels) (black arrow-head) in beech, bar = 200 µm.

režimih variirala (slika 2b). V letu 2010 jih je bilo največ pri sadikah v G, kjer so se pojavile pri štirih sadih, v C so bile prisotne pri dveh sadih, pri sadih K jih nismo zabeležili. V letu 2011 se je to razmerje med režimi nekoliko obrnilo, saj v G nismo zabeležili gostotnih fluktuacij pri nobeni sadiki, v C pri štirih sadih in v K pri dveh sadih. Zveze med širino lesne branike in prisotnostjo gostotnih fluktuacij tudi pri bukvi nismo potrdili. Pojavnost gostotnih fluktuacij se je pri vrstah razlikovala, pri boru so se fluktuacij pojavile v obeh rastnih sezonah pri posameznih sadi-

kah v vseh treh režimih. V splošnem je bilo največ gostotnih fluktuacij pri boru v K, v C pa je bilo v obeh letih njihovo število enako pri obeh vrstah.

Na nastanek gostotnih fluktuacij vplivajo vremenske spremembe, zlasti temperatura in padavine, ki neposredno vplivajo na kambijevo delovanje in celično diferenciacijo. Gostotne fluktuacije so se tako izkazale za primerne indikatorje sprememb okoljskih razmer pri različnih drevesih vrstah (WIMMER & GRABNER 2000, DE LUIS et al. 2007). V sredozemski klimi, napri- mer, se gostotne fluktuacije pojavijo v lesnih branikah



Slika 2: Prisotnost gostotnih fluktuacij v lesu a) bora in b) bukve v lesnih branikah 2010 in 2011, ki so bile izpostavljene različnim temperaturnim režimom.

Figure 2: Presence of density fluctuations in wood of a) pine and b) beech seedlings in annual xylem increments of 2010 in 2011, exposed to different temperature regimes.

jeseni, po poletni suši. Zaradi pomanjkanja vode in visokih temperatur poleti se v tem obdobju kambijeve celična produkcija upočasni ali celo ustavi, nastajati pa začnejo celice kasnega lesa (DE LUIS et al. 2007). Takrat se zaradi zmanjšane vodnega potenciala zmanjša turgorski tlak v celicah, ki negativno vpliva na njihovo rast (HÖLTTÄ et al. 2010). Manjša velikost celic pa obenem zmanjšuje tveganje za kavitacijo (STEPPE et al. 2015). Jesenske padavine in nižje temperature ponovno spodbudijo kambijevo celično produkcijo, ko nastanejo ranem lesu podobne celice s tankimi celičnimi stenami v kasnem lesu. A da gostotno fluktuacijo opazimo, mora nastati zadostno število celic (DE LUIS et al. 2011).

Gostotne fluktuacije se pojavljajo tudi pri drevesih, ki rastejo v zmerni in hladni klimi, in sicer bodisi zaradi sušnega stresa v poletnih mesecih ali pa nadpovprečno vlažnih in hladnih razmer na višku rastne sezone (DE MICCO et al. 2016c). Poleg tega je pogostost gostotnih fluktuacij pri mladih drevesih z mladostnim lesom večja (WIMMER 2002). Juvenilni ali mladostni les nastaja v prvih letih debelinske rasti drevesa, v t.i. juvenilnem obdobju, ki mnogokrat sovpada s časom

prvega cvetenja in ploditve. Juvenilno obdobje navadno traja 10–20 let (od 5–60 let). Vlakna tedaj še ne dosežejo svoje maksimalne dimenzije, ki je značilna za zreli les. Za mladostni les so značilne manj izrazite letnice, pravi kasni les pa manjka, zato je tudi gostota manjša od gostote zrelega lesa. Za mladostni les je še značilno, da pogosto vsebuje večji delež reakcijskega lesa. Lastnosti mladostnega lesa so v splošnem slabše od zrelega lesa. Kljub temu je ta les je gospodarsko zelo pomemben, saj so drevesa dostikrat posekana še pred koncem juvenilnega obdobja (TORELLI et al. 1998), zato so raziskave njegovih lastnosti nujne. Nenazadnje gostotne fluktuacije lahko nastanejo tudi zaradi zmanjšanja fotosintetske aktivnosti v primeru poškodbe krošnje zaradi abiotičnih dejavnikov (npr. požar, zmrzal) ali/in patogenov (PANSHIN & DE ZEEUW 1980, DE LUIS et al. 2011), zato je razlog za njihov nastanek navadno težko določiti brez dodatnih kemijskih, morfoloških, ekoloških, geografskih ali zgodovinskih informacij (DE MICCO et al. 2016c). So pa gostotne fluktuacije zelo koristne za ugotavljanje (nenadnih) sprememb rastnih razmer pri posamezni drevesni vrsti v nekem okolju.

3.2 Pojavnost reakcijskega lesa

Reakcijski les imenujemo aktivno usmerjevalno tkivo anomalne anatomske zgradbe, ki nastaja pri ekscentričnih deblih ali vejah na strani z večjim polmerom. Pri iglavcih se imenuje kompresijski les in se nahaja na spodnji, tlačni strani nagnjenih debel ali vej (slika 1a). Pri listavcih se imenuje tenzijski les in se v večini primerov nahaja na zgornji natezni strani ukrivljenih debel ali vej (slika 1b). Za poravnavanje debla kompresijski les razvije tlačne sile, ki potisnejo deblo v vertikalno lego, medtem ko v tenzijskem lesu nastanejo natezne sile, ki povlečejo deblo v negativno geotropsko lego. V kompresijskem lesu je zvišana vsebnost lignina in zmanjšana vsebnost celuloze. Tenzijski les vsebuje več celuloze, vsebnost lignina in hemiceluloz je znižana (TORELLI 2002).

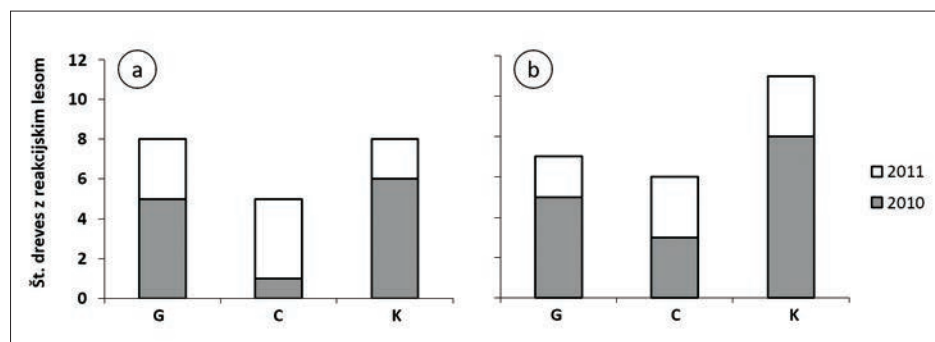
Kompresijski les je bil pri sadikah bora izpostavljenih trem različnim režimom v veliki meri prisoten (slika 3a). V letu 2010 G in K režimih je bil kompresijski les tako prisoten kar pri polovici sadik, a le pri eni sadiki v C. V G in K je prisotnost kompresijskega lesa v letu 2011 upadla, in sicer za 40 % v G in 67 % v K. Nasprotno se je njegova prisotnost za 30 % povečala v C. Ocenili smo tudi njegov delež v posamezni lesni braniki, kadar se je pojavil. Tako je v letu 2010 znašal 10–20 % v G, 10 % v C in med 5–23 % v K, v letu 2011 pa 5–15 % v G, 3–50% v C in 3–7 % v K. Pri bukvah je bila prisotnost tenzijskega lesa v letu 2010 znatno večja kot v naslednjem letu (slika 3b). V 2010 se je pojavil pri polovici sadik v G, pri treh v C in kar pri osmih sadikah v K. Pri sadikah, kjer smo ga zabeležili, smo ocenili, da je bil njegov delež med 15–25 % v G, med 10–40 % v C in med 12–40 % v K. V letu 2011 se je v G pojavil le še v dveh primerih, v C je število ostalo nespremenjeno, v K pa se je pojavil le še pri treh sadikah. Njegov

delež smo ocenili na 18–25 % v G, 15–50% v C in 18–20 % v K. Zvez med širino lesne branike in prisotnostjo oz. deležem reakcijskega lesa pri boru in bukvi nismo zasledili (podatki niso prikazani).

Reakcijski les se pogosto pojavi pri drevesih, ki rastejo na pobočju ali na območjih, kjer pihajo stalni in močni vetrovi ali pri drevesih, ki imajo asimetrično obliko krošnje (npr. robovi jas), saj morajo drevesa navpično lego debla nenehno vzdrževati. Na njegovo pojavnost lahko vplivajo tudi svetlobne razmere. Ker prisotnost reakcijskega lesa, četudi v majhnih količinah, bistveno vpliva na kakovost lesa (TORELLI 2002), so raziskave povezane z njegovim nastankom gleda na okoljske razmere zelo zanimive, a redke. Pojavnost reakcijskega lesa je zelo primerna za rekonstrukcije geomorfoloških procesov (npr. plazovi) (BRÄUNING et al. 2016).

3.3 Gostota in položaj aksialnih smolnih kanalov pri boru

Gostota aksialnih smolnih kanalov se je pri borih izpostavljenih različnim rastnim razmeram le nekoliko razlikovala (slika 4a). V letu 2010 je bila gostota aksialnih smolnih kanalov najmanjša pri borih v G ($4,13 \pm 1,85$ mm⁻²), največja pa v K ($6,63 \pm 2,29$ mm⁻²), razlike pa niso bile statistično značilne ($F = 3,09$, $p = 0,0617$). V letu 2011 je v splošnem gostota smolnih kanalov upadla, vendar nismo zabeležili značilnih razlik med režimi ($F = 1,35$, $p = 0,2787$) (slika 4b). Gostota smolnih kanalov je bilo tokrat najmanjša pri borih v K ($3,31 \pm 0,97$ mm⁻²) in največja pri borih v C ($5,51 \pm 2,56$ mm⁻²). Med letom 2010 in 2011 smo zabeležili značilne razlike v gostoti aksialnih smolnih kanalov le v K ($t = 4,806$, $p = 0,0001$). Gostota aksialnih smolnih kanalov je bila v



Slika 3: Prisotnost a) kompresijskega lesa pri sadikah bora in b) tenzijskega lesa pri sadikah bukve v lesnih branikah 2010 in 2011, ki so bile izpostavljene različnim temperaturnim režimom.

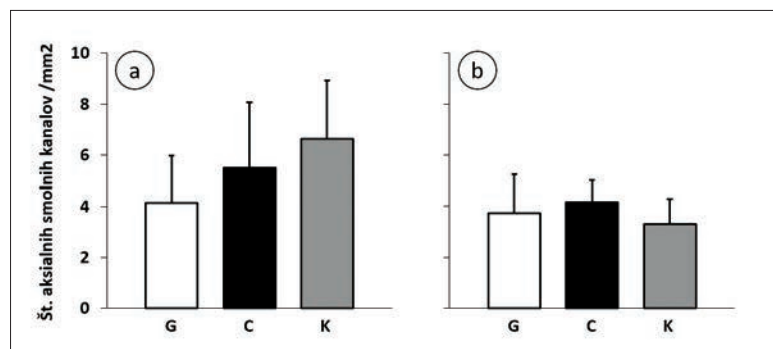
Figure 3: Presence of a) compression wood in pine and b) tension wood in beech seedlings in annual xylem increments of 2010 in 2011, exposed to different temperature regimes.

splošnem v negativni zvezi s širino branike ($r = -0,275$), razen v C ($r = 0,242$) in K ($r = 0,321$) v 2010.

Z izjemo travmatskih smolnih kanalov, ki smo jih zasledili v par primerih ob kalusu kot odziv na poškodbo kambija in so bili tangencialno razporejeni, so bili normalni aksialni smolni kanali posamično razpršeni po lesni braniki (slika 1a). Preverili smo njihovo lokacijo v braniki, ki smo jo razdelili na tri dele: rani les, prehodni les in kasni les. To razdelitev smo naredili vizualno pod 10x povečavo svetlobnega mikroskopa na osnovi obarvanosti tkiva ter radialnih dimenzij in debeline celičnih sten traheid. V splošnem se je najmanj aksialnih smolnih kanalov nahajalo v prehodnem lesu (2010 = pod 5 %). V letu 2011 se je njihov delež nekoliko povečal v vseh treh režimih, a še vedno ni presegel 10 % (slika 5). Pri K borih aksialnih smolnih kanalov v tem delu branike sploh nismo zabeležili. Pri G in C borih je bil delež aksialnih smolnih kanalov

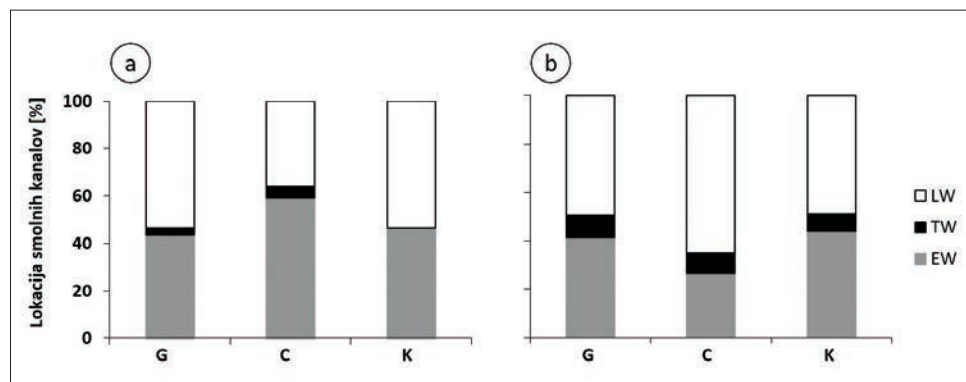
v ranem in kasnem lesu primerljiv v obeh letih in je v kasnem lesu znašal nekoliko več kot 50 % v letu 2010 ($G = 53,58$ %; $C = 53,48$ %) ter v letu 2011 upadel za okoli 4 % ($G = 49,34$ %; $C = 48,98$ %). Porast deleža aksialnih smolnih kanalov v prehodnem lesu je sorazmerno zmanjšala njihove delež v ranem in kasnem lesu (slika 5). Pri C borih je delež aksialnih smolnih kanalov v ranem lesu predstavljal 59,09 %, v letu 2011 pa se je razmerje obrnilo in se je njihov delež v ranem lesu zmanjšal na 26,49 %.

Prisotnost normalnih smolnih kanalov je zelo pomembna karakteristika lesa pri določanju vrste. Za les borov so značilni (GROSSER 1977). Smolni kanali so pomembna pasivna zaščita iglavcev v primeru napada patogenov. Ob stresnem dogodku (npr. ranitev drevesa) se lahko tvorijo tudi poškodbeni ali travmatski smolni kanali, ki so urejeni v tangencialnih nizih in predstavljajo aktivni obrambni sistem (BRÄUNING et al. 2016).



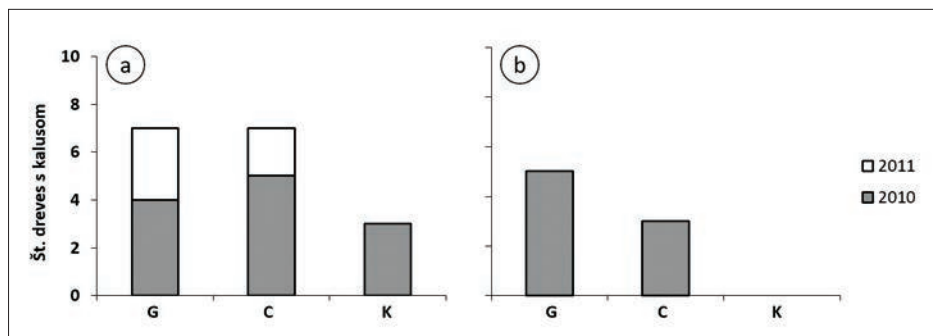
Slika 4: Gostota aksialnih smolnih kanalov v lesu sadik bora v letu a) 2010 in b) 2011, ki so bile izpostavljene različnim temperaturnim režimom.

Figure 4: Density of axial resin canals in wood of pine seedlings in a) 2010 and b) 2011, exposed to different temperature regimes.



Slika 5: Položaj aksialnih smolnih kanalov v lesu sadik bora v letu a) 2010 in b) 2011, ki so bile izpostavljene različnim temperaturnim režimom. EW – rani les, TW – prehodni les, LW – kasni les

Figure 5: Position of axial resin canals in wood of pine seedlings in a) 2010 and b) 2011, exposed to different temperature regimes. EW – earlywood, TW – transition wood, LW – latewood



Slika 6: Prisotnost kalusa v lesu a) bora in b) bukve v lesnih branikah 2010 in 2011, ki so bile izpostavljene različnim temperaturnim režimom.

Figure 6: Presence of callus tissue in wood of a) pine and b) beech in annual xylem increments of 2010 in 2011, exposed to different temperature regimes.

Normalni smolni kanali so pri rdečem boru večinoma prisotni v kasnem lesu, njihova pojavnost pa naj bi bila povezana s spremenjenimi okoljskimi razmerami (RIGLING et al. 2003). Sicer je položaj normalnih smolnih kanalov v lesni braniki in natančen čas stresnega dogodka težko povezati, saj navadno nastanejo nekoliko z zamikom v procesu celične diferenciacije. Nekateri avtorji navajajo, da je neodvisno od rastiščnih pogojev, njihov nastanek v pozitivni zvezi s poletnimi temperaturami in vodnim stresom (WIMMER & GRABNER 1997, RIGLING et al. 2003, DE LUIS et al. 2007). V našem primeru bi lahko njihovo večjo gostoto v leto 2010 povežali s presaditvenimi šokom, ki je potem vplival tudi na njihovo debelinsko rast. RIGLING in sodelavci (2003) za rdeči bor navajajo, da je v širokih branikah delež smolnih kanalov višji v ranem lesu, pri ožjih pa višji v kasnem lesu. V našem primeru teh zvez ni bilo mogoče potrditi, kar bi lahko pojasnili s tem, da so omenjeni avtorji raziskovali lesno-anatomske značilnosti odraslih borov, mi pa triletnih sadik (mladostni les).

3.4 Pojavnost kalusa

Prisotnost poškodb kambija smo določili na podlagi prisotnosti kalusa in anomalij v strukturi lesa, kot na primer netipična obarvanja celičnih sten ali vključki v lumnih aksialnih lesnih celic in trakovnih celic (DE MICCO et al. 2016b). Pri borih so se anomalije oz. poškodbe v večji meri pojavljale v letu 2010, in sicer pri

štirih sadikah v G, pri polovici sadik v C in pri treh sadikah v K (slika 6a). V letu 2010 se je prisotnost poškodb v vseh treh režimih zmanjšala, pri čemer smo jih zabeležili pri treh sadikah v G, pri dveh v C, medtem ko jih pri sadikah v K nismo opazili. Pri bukvah smo opazili le anomalije, in sicer v obliki netipičnih obarvanj celičnih sten ali lumnov aksialnih lesnih celic in trakovnih celic. V letu 2010 smo ta pojav zabeležili pri polovici sadik v G in pri treh sadikah v C (slika 6b). Pri K sadikah anomalij v obeh letih nismo zasledili. V letu 2011 nasploh nismo zasledili anomalij v strukturi lesnih branik v nobenem režimu.

Poškodbe živih tkiv skorje in kambija povzročijo izsušitev poškodovanega tkiva, nekrozo kambija in nediferenciranih lesnih celic, nastanek kalusa in poranitvenega lesa. Pri iglavcih nastanejo še travmatski smolni kanali, ki so razporejeni v tangencialnih nizih. Pri manjših poškodbah je obseg ranitvenega tkiva manjši, struktura poškodovanega tkiva pa je neodvisna od velikosti rane. Poranitveni les mesto poškodbe preraste. Celice poranitvenega lesa, ki nastanejo nad kalusom, so dezorientirane in nepravilnih oblik (GRIČAR 2007). V lumnih celic se pogosto pojavijo tile in depoziti, ki jih opazimo z obarvanjem (slika 1d). Naštete strukturne spremembe so pomembne pri omejevanju območja rane in širitve patogenov (TORELLI et al. 1990). Znatno večja pogostost tovrstnih poškodb v letu 2010 kaže vpliv manipulacije sadik pri presaditvi za potrebe poskusa. Vse te spremembe lesa pa negativno vplivajo na njegovo kakovost.

4 ZAKLJUČKI

V predhodnji analizi debelinske in višinske rasti sadik rdečega bora in navadne bukve smo zaključili, da je bil vpliv različnih okoljskih razmer na debelinsko rast dreves bolj opazen pri sadikah bora kot pri sadikah bukve. Na debelinsko rast sadik bora je hladnejše okolje negativno vplivalo, saj se je rast pri teh sadikah zaključila prej kot pri sadikah na prostem in v rastlinjaku. Pri sadikah bukve, ki so bile izpostavljene različnim okoljskim razmeram, nismo opazili razlik v dinamiki debelinske rasti. Rezultati kažejo na vrstno specifičen odziv pionirskega rdečega bora in sencovzdržne bukve na različne okoljske razmere v smislu debelinske rasti (GRIČAR 2014).

V pričujoči raziskavi ugotavljamo, da je bila pojavnost lesno-anatomskih značilnosti v splošnem večja v letu 2010 kot v 2011. To bi lahko pojasnili s presaditvenim šokom in z večjo verjetnostjo povzročitve mehanskih poškodb ob manipulaciji sadik, ki so negativno vplivali na kakovost lesa. Razlike v strukturnih posebnosti lesnih prirastkov v obeh proučevanih letih tudi kažejo na nujnost večletnih tovrstnih poskusov v nad-

zorovanih razmerah. Nenazadnje se nekateri odzivi lahko pokažejo šele v daljšem obdobju. Rezultati nadalje nakazujejo, da širina lesnega prirastka in lesno-anatomske značilnosti niso nujno povezane, zato na podlagi priraščanja ne moremo sklepati o kakovosti lesa. Ugotovitev opravljenih na mladostnem lesu mladih sadik ni mogoče neposredno prenesti na zreli les, vendar pa tovrstne raziskave pokažejo vpliv okoljskih dejavnikov na strukturne značilnosti lesa. Sadike so pri tem še posebej primerne, saj so zaradi majhnosti, neposrednega stika z dinamično mikro-klimo površja zelo občutljive na stresne razmere. Informacije o ranljivosti sadik na spreminjajoče se okoljske razmere so tako pomembne z ekološkega in ekonomskega razlika, saj je mladostni les gospodarsko zelo pomemben, zato je nujno poznavanje njegovih lastnosti (TORELLI et al. 1998). Poznavanje vzrokov za nastanek glavnih napak pri pomembnejših drevesnih vrstah, ustrezna gojitvena praksa ter izogibanje poškodbam drevja pri gozdnih posegih lahko tako veliko prispevajo h kakovosti lesa (GRIČAR 2011).

5 SUMMARY

Wood is used for various purposes and exploits it to its different properties. The quality of wood is the basic criterion for the suitability of wood for certain purposes, and is the result of tree growth, growth specifics and damage due to various factors. Thus, knowledge on structure and properties of wood is crucial for its optimal woodworking, processing and end-use. Wood anatomical features may be visible on the microscopic as well as on the macroscopic scale. While the former can often be quantified by detailed wood anatomical analyses, the latter are often treated as qualitative features or as binary variables (present/absent). Macroscopic tree-ring features can be quantified in terms of frequency, intensity, or classified according to their position within a xylem ring. In the paper, we describe and compare characteristics of wood structure of three-year-old pine (*Pinus sylvestris*) and beech (*Fagus sylvatica*) seedlings exposed to different temperature regimes in the growing seasons of 2010-2011: control (K, outdoors, mean temperature during the growing season = 17–19°C), greenhouse (G, mean temperature during the growing season = 22–24°C) and climatized room (C, mean temperature during the growing season = 15–17°C). On transverse-sections of xylem, presence and proportion of the reaction wood, presence of

the density fluctuations, presence of callus tissue, and in the case of pine also density and position of the axial resin canals were evaluated. On transverse-sections of xylem, presence and proportion of the reaction wood, presence of the density fluctuations, presence of callus tissue, and in the case of pine also density and position of the axial resin canals were evaluated. A characteristic of tree species in the temperate climatic zone is a seasonal alternation of cambial activity and dormant (resting) periods, which is generally related to alternations of cold and hot or rainy and dry seasons. Cambial activity usually starts in spring with cell division and ends in late summer with the completed development of the latest newly formed cells. Xylem rings are composed of early wood and late wood. Early wood cells are formed at the beginning of the growing season and are characterized by a large radial dimension and thin cell walls. The development of late wood cells with small radial dimensions and thick cell walls occurs in summer, resulting in its higher density. Intra-annual density fluctuations in xylem rings are generally considered structural anomalies in the normal structure of wood increments, such as earlywood-like cells in within latewood or latewood-like cells in earlywood. The formation of intra-annual den-

sity fluctuations can be triggered directly by environmental changes, especially in precipitation and temperature, that affect cambial activity and cell differentiation. It can also be the result of limited photosynthesis, due to defoliation induced by biotic or abiotic constraints. Normal resin canals are usually present in wood of *Pinus* genus. Axial and radial resin canals together form a network. In addition, traumatic resin canals can appear which form as a response of cambium to mechanical wounding. Intensive exploitation of trees with smaller diameter of logs will result in higher proportions of juvenile wood in the timber. The criteria for definition of the boundary between juvenile and mature wood are various and are mostly based on stabilising of anatomical dimensions. The juvenile period is very variable, depending on cambial activity, and usually occupies at least 10 to 20 growth rings, rarely even up to 60 years. Juvenile wood with shorter fibres, thinner cell walls, spiral grain and larger amounts of reaction wood poses a serious problem in performance of solid wood products. The juvenile wood has generally worse anatomical characteristics and physical properties as those in the mature wood of the same tree. Thus, structure and properties of juvenile wood need to be well characterized, to process and use the timber effectively. The formation of reaction wood is related to gravitropic signals and is formed in tilted trees because of external forces or mechanical

stresses on the stems or crowns. In conifers, it is formed in lower part of the stem/ branches and is called compression wood while in angiosperms it is formed in upper part of the stem/ branches and is called tension wood. It is often present in juvenile wood and if present in higher proportions, it reduces wood quality. The mechanical damage of the cambium causes the formation of callus, wound-wood and traumatic resin canals. The structure of wounded tissue is independent of the size of the wound. Presence of such tissues in the wood reduces its quality. The results show species-specific response of pioneer Scots pine and late-successional beech to different environmental conditions in terms of radial growth and structural characteristics of wood. Incidence of wood-anatomical characteristics were generally higher in 2010 than in 2011. This may be explained by the transplant shock, and higher probability of mechanical wounding of cambium, which have a negative impact on the wood quality, when setting up the experiment. The differences in the structure of xylem increments of 2010 and 2011 demonstrate that a continuation of such observations over several growing seasons is necessary to capture the short- and long-term response of tree growth under changing environmental conditions. Finally, width of the wood increment and wood-anatomical characteristics are not necessarily linked, thus increment width cannot be an indicator of wood quality.

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 J4-7203 (Kratkoročni in dolgoročni odzivi hrastov v submediteranu na ekstremne vremenske dogodke s pomočjo drevesno-anatomskih analiz in eko-fizioloških meritev), ki jih je sofinancirala Javna agencija za raziskoval-

no dejavnost Republike Slovenije iz državnega proračuna. Zahvaljujem se Špeli Jagodic, univ. dipl. geog., dr. Boštjanu Maliju, Meliti Hrenko, univ. dipl. biol., in dr. Ines Štraus z Gozdarskega inštituta Slovenije za pomoč pri oskrbi in analizi sadik. Hvala tudi študentki Urški Mihoci z Oddelka za gozdarstvo in obnovljive vire, Biotehniške fakultete, Univerze v Ljubljani za pomoč pri analizi lesno-anatomskih preparatov.

6 LITERATURA - REFERENCES

- BIGLER, C., J. GRIČAR, H. BUGMANN & K. ČUFAR, 2004: *Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir*. Forest Ecology and Management (Amsterdam) 199: 183-190. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2004.04.019>
- BRÄUNING, A., M. DE RIDDER, N. ZAFIROV, I. GARCÍA-GONZÁLEZ, D. PETROV DIMITROV & H. GÄRTNER, 2016: *Tree-ring features: Indicators of extreme event impacts*. IAWA Journal (Leiden) 37: 206-231. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-20160131>

- ČUFAR, K., 2006: *Anatomija lesa*. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo. Ljubljana. (Univerzitetni učbenik, 185 str.).
- DE LUIS, M., J. GRIČAR, K. ČUFAR & J. RAVENTÓS, 2007: *Seasonal dynamics of wood formation in from dry and semi-arid ecosystems in Spain*. IAWA Journal (Leiden) 28: 389-404. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-90001651>
- DE LUIS, M., K. NOVAK, J. RAVENTÓS, J. GRIČAR, P. PRISLAN & K. ČUFAR, 2011: *Climate factors promoting intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (Pinus halepensis) from semiarid sites*. Dendrochronologia (Verona) 29: 163-169. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dendro.2011.01.005>
- DE MICCO, V., A. BALZANO, K. ČUFAR, G. ARONNE, J. GRIČAR, M. MERELA & G. BATTIPAGLIA, 2016a: *Timing of false ring formation in Pinus halepensis and Arbutus unedo in southern Italy: Outlook from an analysis of xylogenesis and tree-ring chronologies*. Frontiers in Plant Science (Lausanne) 7: . <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2016.00705>
- DE MICCO, V., A. BALZANO, E. A. WHEELER & P. BAAS, 2016b: *Tyloses and gums: A review of structure, function and occurrence of vessel occlusions*. IAWA Journal (Leiden) 37: 186-205. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-20160130>
- DE MICCO, V., F. CAMPELO, M. DE LUIS, A. BRÄUNING, M. GRABNER, G. BATTIPAGLIA & P. CHERUBINI, 2016c: *Intra-annual density fluctuations in tree rings: How, when, where, and why?* IAWA Journal (Leiden) 37: 232-259. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-20160132>
- GRIČAR, J., 2007: *Xylo- and phloemogenesis in silver fir (Abies alba Mill.) and Norway spruce (Picea abies (L.) Karst.)*. Ljubljana.
- GRIČAR, J., 2011: *Lastnosti in kakovost lesa*. V: M. Medved (ur.): *Gospodarjenje z gozdom za lastnike gozdov*. Kmečki glas (Ljubljana), str. 252-257.
- GRIČAR, J., M. DE LUIS, P. HAFNER & T. LEVANIČ, 2013: *Anatomical characteristics and hydrologic signals in tree-rings of oaks (Quercus robur L.)*. Trees (Berlin) 27: 1669-1680. <http://dx.doi.org/10.1007/s00468-013-0914-9>
- GRIČAR, J., 2014: *Effect of temperature on radial growth of beech and pine saplings in the first and second year of the experiment: a comparison*. Drvna Industrija (Zagreb) 65: 283-292. <http://dx.doi.org/10.5552/drind.2014.1344>
- GROSSER, D., 1977: *Die Hölzer Mitteleuropas*. Berlin, Heidelberg, New York.
- HÖLTÄ, T., H. MÄKINEN, P. NÖJD, A. MÄKELÄ & E. NIKINMAA, 2010: *A physiological model of softwood cambial growth*. Tree Physiology (Victoria B.C.) 30: 1235-1252. <http://dx.doi.org/10.1093/treephys/tpq068>
- PANSHIN, A.J. & C. DE ZEEUW, 1980: *Textbook of wood technology*. New York.
- POPOVIĆ, M., V. ŠUŠTAR, J. GRIČAR, I. ŠTRAUS, G. TORKAR, H. KRAIGHER & A. DE MARCO, 2015: *Identification of environmental stress biomarkers in seedlings of European beech (Fagus sylvatica) and Scots pine (Pinus sylvestris)*. Canadian Journal of Forest Research (Ottawa Ont.) 46: 58-66. <http://dx.doi.org/10.1139/cjfr-2015-0274>
- RIGLING, A., H. BRÜHLHART, O. U. BRÄKER, T. FORSTER & F. H. SCHWEINGRUBER, 2003: *Effects of irrigation on diameter growth and vertical resin duct production in Pinus sylvestris L. on dry sites in the central Alps, Switzerland*. Forest Ecology and Management (Amsterdam) 175: 285-296. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00136-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00136-6)
- STEPPE, K., F. STERCK & A. DESLAURIERS, 2015: *Diel growth dynamics in tree stems: linking anatomy and ecophysiology*. Trends in Plant Science (Oxford) 20: 335-343. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2015.03.015>
- TORELLI, N., 1990: *Les & skorja. Slovar strokovnih izrazov*. Ljubljana.
- TORELLI, N., 1991: *Makroskopska in mikroskopska identifikacija lesa (ključi)*. Ljubljana.
- TORELLI, N., 1998: *Lesna tekstura*. Les (Ljubljana) 50: 11-15.
- TORELLI, N., Ž. GORIŠEK, M. ZUPANČIČ & T. LOGAR, 1998: *Juvenilni les pri jelki (Abies alba Mill.) in smreki (Picea abies Karst.)*. Les (Ljubljana) 50: 5-7.
- TORELLI, N., 2002: *Reakcijski les in njegova mehanika*. Les (Ljubljana) 54: 140-147.
- VAN DER WERF, 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 (Verona) 25: 103-112. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dendro.2007.03.004>
- VLADA RS, 2015: *Slovenska strategija pametne specializacije S4*. Ljubljana.
- WIMMER, R. & M. GRABNER, 1997: *Effects of climate on vertical resin duct density and radial growth of Norway spruce [Picea abies (L.) Karst.]*. Trees (Berlin) 11: 271-276. <http://dx.doi.org/10.1007/pl00009673>
- WIMMER, R. & M. GRABNER, 2000: *A comparison of tree-ring features in Picea abies as correlated with climate*. IAWA Journal (Leiden) 21: 403-416. <http://dx.doi.org/10.1163/22941932-90000256>
- WIMMER, R., 2002: *Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change*. Dendrochronologia (Verona) 20: 21-36. <http://dx.doi.org/10.1078/1125-7865-00005>

