

Raziskave preživetja, ranljivosti in s fitnessom povezanih lastnosti provenienc navadne bukve (*Fagus sylvatica* L.) v poskusu Kamenski hrib/Straža (Bu20-12) za dinamično ohranjanje gozdov v času pospešenih okoljskih sprememb

Marija Kravanja¹, Marjana Westergren¹, Natalija Dovč¹, Gregor Božič¹

¹ Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana, Slovenija

E-naslov: gregor.bozic@gozdis.si

IZVLEČEK:

Slovenski provenienčni poskus Kamenski hrib/Straža 1996/1998 (Bu20-12) je del mednarodne mreže evropskih provenienčnih poskusov z bukvi, ki predstavlja enega najpomembnejših objektov za raziskovanje prilagoditvenega potenciala bukve. Na mezofilnem rastišču mešanega bukovo-jelovega gozda (preddinarsko fitogeografsko območje) so na nadmorski višini 544–546 m posajena poskusna drevesa 38 provenienc iz 15 evropskih držav. V poskusu spremljamo rast in preživetje osebkov različnega geografskega izvora v enakih okoljskih razmerah; povezave morfoloških, fenoloških, anatomskih, mikoriznih in genomskih podatkov odpirajo možnosti integrirane presoje prilagoditvene sposobnosti vrste.

UVOD:

Navadna bukev (*Fagus sylvatica* L.) je ena ključnih vrst evropskih zmernih gozdov. Zaradi velikega območja razširjenosti, lastnosti lesa ter vloge v gozdnih ekosistemih ima velik gospodarski in varstveni pomen, hkrati pa predstavlja modelni sistem za razumevanje prilagajanja dolgoživih drevesnih vrst na spremenjene okoljske razmere. V evropskem prostoru bukev pokriva približno 14 milijonov hektarov, mednarodna mreža provenienčnih poskusov pa vključuje velik del njenega naravnega območja razširjenosti ter genetske raznolikosti. Prav zato imajo dolgoročni provenienčni poskusi posebno vrednost, saj znotraj istega eksperimentalnega okvirja omogočajo primerjalne raziskave rastišč, provenienc, fenotipske plastičnosti in lokalnih prilagoditev.

Podnebne spremembe imajo neposreden vpliv na ključne procese, ki določajo vitalnost bukovih sestojev: fenologijo, rast, vodno bilanco, občutljivost na sušo, izpostavljenost poznim spomladanskim pozebam ter interakcije s škodljivci, patogeni in simbiotskimi organizmi. Pri

dolgoživih drevesnih vrstah je težava posebej izrazita, saj so generacijski intervali dolgi, jakost okoljskih sprememb pa presega hitrost naravne migracije in morebiti tudi naravne selekcije v obstoječih sestojih. Bukve kot poznosukcesijska in praviloma kompeticijsko močna vrsta ima konservativno rastno strategijo, njeni odzivi na stres pa se lahko kažejo bolj v morfoloških in anatomskih znakih kot v očitnih fizioloških prilagoditvah.

Mednarodna mreža evropskih provenienčnih poskusov z bukvi, vzpostavljena v serijah 1993/1995, 1996/1998 in 2007, predstavlja enega najpomembnejših objektov za raziskovanje prilagoditvenega potenciala bukve. Harmonizirana podatkovna zbirka BeechCOSTe52 vključuje meritve fenotipskih znakov iz 38 poskusnih lokacij, 217 provenienc in več kot 862000 meritev dreves pri starosti 2 – 15 let. Zajema višine, prsne premere, smrtnost, spomladansko in jesensko fenologijo. Mreža omogoča analize prenosov provenienc vzdolž makroklimatskih gradientov, preučevanje tveganj zaradi pozeb in suš ter

oblikovanje priporočil glede gozdnega reprodukcijskega materiala v bodočih podnebnih razmerah.

Slovenski poskus Kamenski hrib/Straža 1996/1998 (Bu20-12) je del druge serije teh poskusov, ki jih vodi Inštitut za gozdno genetiko iz Grosshansdorfa v Nemčiji (Inštitut Thünen). Poskus se nahaja v občini Žužemberk na nadmorski višini 544–546 m v mešanem bukovo-jelkovem gozdu (predninarsko fitogeografsko območje). V njem so na 1,3 ha posajena poskusna drevesa 38 provenienc iz 15 evropskih držav. V razpravi Božič & Kraigher (2019) opisujeta rastiščne značilnosti, zasnovo, postavitve, dosajevanje in uskladitev podatkov iz poskusa z ostalimi poskusi po Evropi v okviru COST akcije E52. Poskus je bil po začetnih izgubah in poškodbah sadik zaradi glodavcev nekoliko spremenjen in dosajen, zato ima zaradi zasnove ter blokov (ponovitev) in provenienc posebno metodološko vrednost. Od vzpostavitve poskus služi kot dolgoročno raziskovalna ploskev za spremljanje preživetja, višinske in debelinske rasti, fenologije, zdravstvenega stanja, anatomije in gostote lesa, dinamike korenin in ektomikoriznih združb. V letu 2023 so bila poskusna drevesa prvič tudi genotipizirana; v okviru projekta H2020 FORGENIUS je bilo zbranih 854 vzorcev dreves iz 36 provenienc, sekvenciranje pa je potekalo s tehnologijo SPET (ang. *Single Primer Enrichment Technology*), tj. ciljno genotipizacijo izbranih delov genoma. Prednost omenjene metode v primerjavi s klasičnimi SNP čipi je v tem, da poleg znanih markerjev omogoča tudi odkrivanje novih SNP-ov v izbranih genomskih regijah. V primerjavi z naključnimi pristopi je SPET sekvenciranje bolj usmerjeno, saj omogoča načrtno zajemanje lokusov z boljšo pokritostjo ciljnih regij in bolj primerljivo strukturo podatkov med populacijami oz. proveniencami. Zato je posebej uporabno za gozdne drevesne vrste, ki so dolgožive in imajo relativno velike genome, vzorčenje pa pogosto vključuje genetsko raznolike naravne populacije. Pridobljeni genetski podatki predstavljajo dragoceno orodje za nadaljnje raziskovanje razlik med proveniencami ter pomembno podlago za genetski monitoring, dinamično ohranjanje genskih virov in presojo prilagoditvenega potenciala bukve v spremenjenih podnebnih razmerah. Podatki iz provenienčnih poskusov ne služijo le razumevanju pretekle in sedanje prilagojenosti populacij, temveč tudi oblikovanju praktičnih usmeritev za gozdarstvo v vse hitreje spreminjajočem se podnebnju. Med ključne aplikacije sodijo izbor ustreznih provenienc za obnovo gozdov, presoja tveganj pri prenosu reprodukcijskega materiala, načrtovanje prenosa provenienc znotraj (ang. *assisted gene flow*) in onkraj (ang. *assisted migration*) areala vrste, ohranjanje znotrajvrstne genetske pestrosti ter oblikovanje ukrepov za dolgoročno zagotavljanje stabilnosti, produktivnosti in biotske raznovrstnosti bukovih gozdov.

PREGLED OBJAV:

Znanstveni pomen poskusa Bu20-12 je dvojen; gre za dolgoročni provenienčni poskus, v katerem spremljamo rast in preživetje osebkov različnega geografskega izvora v enakih okoljskih razmerah. Poleg tega pa povezave morfoloških, fenoloških, anatomskih, mikoriznih in genomskih podatkov odpirajo možnosti integrirane presoje prilagoditvene sposobnosti bukve.

Izhodiščno in metodološko najpomembnejše delo za razumevanje poskusa je poglavje Božič & Kraigher (2019), ki predstavlja referenčni vir o poskusu, saj dokumentira nastanek poskusa, prvotno zasnovo, poškodbe in dosajevanje po začetnih izgubah, spremembe v številu provenienc in ponovitev ter vključitev poskusa v evropsko mrežo provenienčnih poskusov z bukvijo. Prispevek omogoča pravilno interpretacijo vseh kasnejših meritev, zlasti pri analizah razlik med proveniencami, saj lahko razlike v številu ponovitev in dosajevanje vplivajo na statistično moč in interpretacijo rezultatov.

Prve raziskave na poskusu so obravnavale podzemni del poskusnih dreves ter interakcije s simbiotskimi glivami. Pučko in sod. (2005) so analizirali tipe ektomikorize na sadikah treh provenienc in na naravno pomlajeni bukvi z iste lokacije. V analizo je bilo vključenih več kot 20000 koreninskih vršičkov; vse kratke korenine so bile mikorizirane, pri čemer je bil velik delež koreninskih vršičkov neturgescenčnih oz. morfološko težje določljivih tipov ektomikorize. Študija je dokaz širše uporabnosti provenienčnih poskusov, ki lahko poleg primerjav nadzemne rasti dreves ipd. služijo tudi za proučevanje funkcionalnih povezav med njihovim koreninskim sistemom in talno bioto.

Študija Železnik in sod. (2019) je obravnavala dinamiko drobnih korenin treh provenienc bukve v poskusu med letoma 2007 in 2010. Uporabljene so bile tri komplementarne metode za oceno biomase drobnih korenin, nastajanja korenin in spremljanje dolgoživosti korenin. Raziskava je pokazala provenienčno pogojene razlike v podzemnih znakih, ki so v raziskavah, temelječih le na višinski rasti in/ali debelinski rasti ter preživetju, prezrti. Za presojo prilagajanja bukve na sušo in spremenjeno vodno bilanco so koreninski znaki izjemno pomembni, saj določajo zmožnost črpanja vode in hranil ter s tem odpornost na stres. Članek naslavlja variabilnost provenienc v povezavi s funkcionalnimi znaki, ki so neposredno relevantni za podnebno odpornost.

Pomemben sklop raziskav se nanaša na debelinsko rast, gostoto lesa in anatomijo sekundarnega ksilema. Krajnc in sod. (2022) so primerjali debelinski prirastek in gostoto lesa bukovih provenienc v slovenskem poskusu Kamenski

hrib/Straža in madžarskem poskusu Bucsuta. V raziskavo so bile vključene provenience iz okoljsko kontrastnih območij po Evropi, posajene na mezofilnem do vlažnem rastišču v Sloveniji in bolj sušnem rastišču na Madžarskem. Glavna ugotovitev je, da razlike v debelinskem prirastku in gostoti lesa med proveniencami obstajajo, vendar niso nujno tako velike, da bi same po sebi zadostovale za izbor gozdnega reprodukcijskega materiala. Stopnja višinske rasti ni edino merilo prilagojenosti, še posebej v času pogostejših ekstremnih dogodkov. Rezultati tako poudarjajo pomembnost vprašanja, ali je pri izbiri provenienc za prihodnje razmere pomembneje upoštevati stabilnost rasti, preživetje in odziv na stres kot zgolj povprečno produktivnost. Na to se navezuje tudi študija Gričar in sod. (2024), ki je primerjala medletno variabilnost povprečne površine trahej in širine branik pri bukovih proveniencah v poskusih Kamenski hrib/Straža in Bucsuta. Rezultati kažejo, da se odzivi anatomskih znakov in širine branik razlikujejo med rastiščema; rastišče na Kamenskem hribu je glede vodnih razmer razmeroma ugodno za bukev, medtem ko sušnejše rastišče v Bucsuti omogoča bolj izrazito zaznavanje stresnih odzivov. Primerjalna študija nakazuje, da provenienčni odzivi niso absolutni, temveč odvisni od interakcije med izvorom provenience in konkretnimi okoljskimi razmerami na poskusni lokaciji.

Leta 2024 je izšel tudi članek Mrak in sod., ki obravnava vpliv provenience na strukturo sekundarnega ksilema, listne znake in ektomikorizno združbo v ugodnih rastiščih razmerah. Ključna ugotovitev je, da provenienca vpliva na prevodno površino sekundarnega ksilema, listno površino in stabilne izotope ogljika, dušika in kisika v listih, medtem ko za sestavo ektomikorizne združbe niso ugotovili pomembnega učinka provenience. Ta rezultat je vsebinsko zelo uporaben, ker razlikuje med znaki, ki kažejo jasen genetski oziroma provenienčni signal, ter znaki, pri katerih je verjetno močnejši vpliv okolja ali lokalne talne biote. Za interpretacijo poskusa Kamenski hrib/Straža (Bu20-12) to pomeni, da vsi merjeni znaki niso enako primerni kot indikatorji genetsko pogojene prilagojenosti. Ksilem, listni in izotopski znaki lahko kažejo jasnejši signal provenienčnih razlik kot sama sestava ektomikorizne združbe, vsaj v razmerah, ki niso izrazito stresne.

Za poskus izjemno pomembna sta podatkovni članek Robson in sod. (2018) in povezana zbirka BeechCOSTe52, saj standardizirata fenotipske podatke iz evropske mreže provenienčnih poskusov z bukvijo. Podatkovna zbirka vključuje 38 poskusnih lokacij, 217 provenienc in več kot 862000 meritev dreves, med drugim višine, premere, podatke o preživetju, spomladanski in jesenski fenologiji. Podatki so tako postali primerljivi med poskusi, preverljivi

in ponovno uporabni, kar omogoča nadaljnje metaanalize, modeliranje lokalnih adaptacij in preverjanje odzivov provenienc vzdolž klimatskih gradientov.

V mednarodno odmevni objavi Chakraborty in sod. (2024) so avtorji uporabili podatke iz provenienčnih poskusov, med drugimi Bu20-12, za modeliranje prenosa provenienc onkraj (trenutnih) arealov vrst (ang. *assisted migration*). Scenarije prenosa so modelirali za sedem evropskih gozdnih drevesnih vrst ter ob upoštevanju okoljskih in genetskih razlik analizirali učinke izbire vrst in porekla semena na letni nadzemni ponor ogljika v mladih gozdovih v obnovi. Za povečanje odpornosti gozdov predlagajo nadomeščanje iglavcev v večjem delu njihovih arealov z listavci. Zmanjšanje trenutnega ponora ogljika (40 TgC/leto) do leta 2061–2080 ob uporabi lokalnih virov semena je bilo ocenjeno na 34–41 %, medtem ko bi bilo z uporabo semena iz provenienc, prilagojenih prihodnjim podnebnim razmeram, možno sedanje ponore ohraniti ali celo povečati na 48–60 TgC/leto.

V širši evropski sklop sodijo tudi zgodnejše objave, kot so Ivanković in sod. (2008), Mátyás in Božič (2009), Alía in sod. (2010) ter Robson in sod. (2010) o juvenilni rasti, prenosu provenienc, preživetju in fenologiji. Njihov glavni prispevek je interpretacija bukovih provenienčnih poskusov kot naravnih simulacij podnebnega prenosa: provenienca, posajena zunaj izvornega okolja, je izpostavljena drugačnim temperaturnim in padavinskim razmeram, kar omogoča študije lokalnih adaptacij in plastičnosti.

POVZETEK:

Bukov provenienčni poskus Kamenski hrib/Straža (Bu20-12) ni pomemben samo kot slovenska raziskovalna ploskev, temveč kot dolgoročni eksperimentalni objekt v evropski mreži raziskav bukve. Zgodnje meritve preživetja in rasti so pokazale veliko variabilnost med proveniencami, kasnejše raziskave pa so dokazale, da se razlike med proveniencami izražajo tudi v koreninski dinamiki, ksilemski anatomiji, listnih znakih, debelinskem prirastku in gostoti lesa. Hkrati rezultati opozarjajo, da odzivi niso enoznačni: nekateri znaki kažejo jasen provenienčni signal, drugi so močno odvisni od rastišča, leta ali lokalnih biotskih razmer, kar je z vidika dinamičnega ohranjanja vrste ključnega pomena.

LITERATURA IN VIRI:

Alía R, Božič G, Gömöry D, Huber G, Rasztovits E, von Wühlisch G. 2011. The survival and performance of beech provenances over a Europe-wide gradient of climate. In: Genetic resources of European beech (*Fagus sylvatica* L.) for sustainable forestry: proceedings of the COST E52 Evaluation of beech genetic resources for sustainable

forestry, Final Meeting, 4-6 May 2010, Burgos, Spain. Madrid: Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, 22, 115-126.

Božič G., Kraigher H. 2019. International European Beech Provenance Trial Kamenski hrib/Straža in Slovenia. V: Šijačić-Nikolić, M., Milovanović, J., Nonić, M. (ur.): Forests of Southeast Europe Under a Changing Climate. Advances in Global Change Research, vol 65. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-95267-3_24

Chakraborty D, Ciceu A., Ballian D, Garzón M. B., Bolte A., Bozic G., Buchacher R., Čepl J., Cremer E., Ducouso A., Gaviria J., Steffenrem A., Stejskal J., Stojnic S., Volmer K., Schueler S. 2024. Assisted tree migration can preserve the European forest carbon sink under climate change. *Nature Climate Change*, 14, August <https://doi.org/10.1038/s41558-024-02080-5>

Gričar J., Arnič D., Krajnc L., Prislán P., Božič G., Westergren M. 2024. Different patterns of inter - annual variability in mean vessel area and tree - ring widths of beech from provenance trials in Slovenia and Hungary. *Trees*, 179–195, <https://doi.org/10.1007/s00468-023-02476-4>

Ivanković M., Bogdan S., Božič G. 2008. European Beech (*Fagus sylvatica* L.) Height Growth Variability in Croatian and Slovenian Provenance Trials. *Šumarski list*, 132, 11-12: 541-541, <https://hrcak.srce.hr/30753>

Krajnc L., Prislán P., Božič G., Westergren M., Arnič D., Mátyás C. 2022. A comparison of radial increment and wood density from beech provenance trials in Slovenia and Hungary. *European Journal of Forest Research*, 141, 3: 433–446, <https://doi.org/10.1007/s10342-022-01449-5>

Mátyás C., Božič G. 2009. Juvenile growth response of European beech (*Fagus sylvatica* L.) to sudden change of climatic environment in SE European trials., 213–220, <https://doi.org/10.3832/ifer0519-002>

Mrak T., Gričar J., Unuk T., Gregor N., Luka B., Peter K. 2024. How beech provenance affects the structure of secondary xylem , leaf traits , and the ectomycorrhizal community under optimal growth conditions. *Trees*, 38, 3: 637–653, <https://doi.org/10.1007/s00468-024-02502-z>

Pučko M., Grebenc T., Božič G., Brus R., Kraigher H. 2005. Identification of types of ectomycorrhizae on seedlings in a beech provenance trial. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 75: 87–104

Robson T. M., Alia R., Božič G., Clark J., Forstreuter M., Gömöry D., Liesebach M., Mertens P., Rasztoivits E., Zitová M., von Wühlisch G. 2011. The timing of leaf flush in European beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings. In: Genetic resources of European beech (*Fagus sylvatica* L.) for sustainable forestry: proceedings of the COST E52 Evaluation of beech

genetic resources for sustainable forestry, Final Meeting, 4-6 May 2010, Burgos, Spain.

Robson T.M., Garzón M.B. Božič, G, Kraigher, H., et al. (2018). BeechCOSTe52 Database. <https://zenodo.org/record/1240931#.W2hso8KxVaR>.

Madrid: Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, 22, 61-79.

Robson T.M., Garzón M.B. Božič, G, Kraigher, H., et al. 2018. Phenotypic trait variation measured on European genetic trials of *Fagus sylvatica* L. *Scientific data*. 31. Jul. 2018, vol. 5, str. 1-7, zvd, tabele. ISSN 2052-4463. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.149>, DOI: 10.1038/sdata.2018.149

Robson M. T., Garzón M. B., Miranda R. A., Egido D. B., Bogdan S., Borovics A., Božič G., Brendel O., Clark J., De Vries S. M. G., Delehan I. I., Ducouso A., Fady B., Fennessy J., Forstreuter M., Frýdl J., Geburek T., Gömöry D., Hauke-Kowalska M., Huber G., Ibañez J. I., Ioniță L., Ivanković M., Hansen J. K., Kóczán-Horváth A., Kraigher H., Lee S., Liesebach M., Mátyás C., Mertens P., Muhs H. J., Novotný P., Parnuța G., Paule L., Picardo A., Rasztoivics E., Rogge M., Stener L. G., Sułkowska M., Urban O., Von Wuehlisch G., Vendramin G. G., Vettori C., Wesoly W. 2018. Phenotypic trait variation measured on european genetic trials of *fagus sylvatica* L. *Scientific Data*, 5: 1–7, <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.149>

Železnik P., Westergren M., Božič G., Eler K., Bajc M., Helmisaaric, Heljä-Sisko Horvathd A., Kraigher H. 2019. Forest Ecology and Management Root growth dynamics of three beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances. *Forest Ecology and Management*, 431, 1 January 2019: 35–43, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.024>

KLJUČNE BESEDE:

provenienčni poskus, *Fagus sylvatica*, primerjalne raziskave, prilagoditveni potencial

ZAHVALE:

Prispevek je nastal v okviru ARIS (P4-0107, 58170), JGS, in projekta HE OptFORESTS.

CC BY SA · DOI 10.20315/SFS.191.04