

Variabilnost širine branik in lesno-anatomskih parametrov pri dobu, gradnu in njihovih hibridih v Sloveniji

Peter Prislan¹, Polona Hafner¹, Gregor Skoberne¹, Saša Ogorevc¹, Jožica Gričar¹

¹ Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana

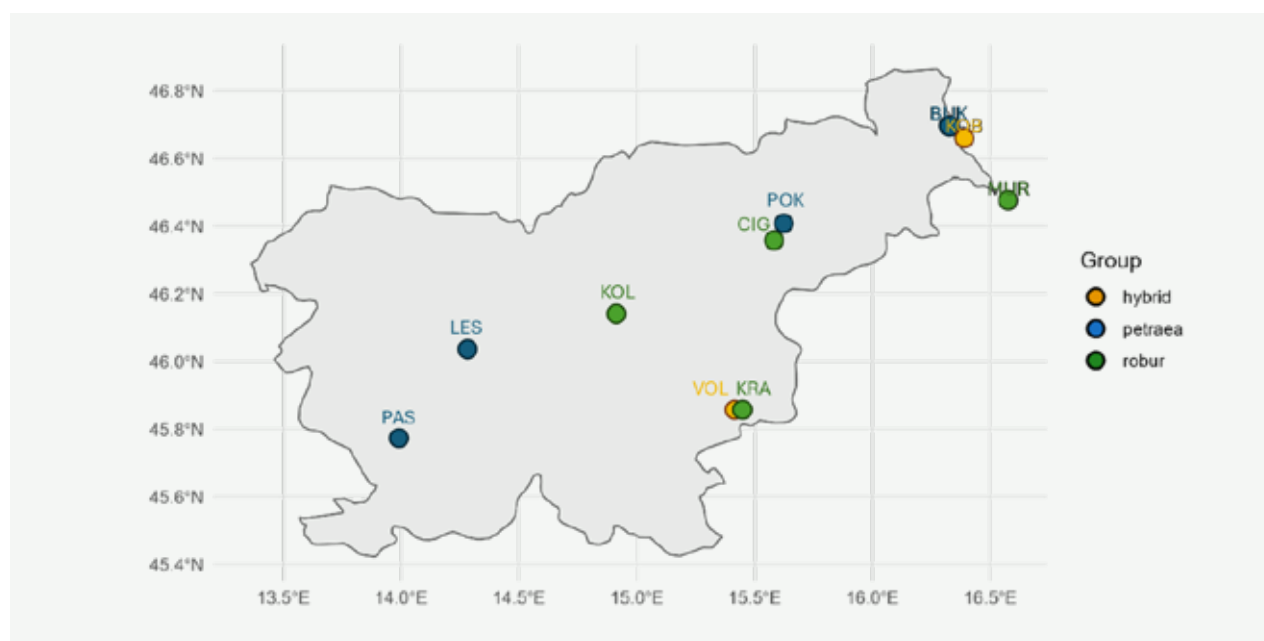
E-naslov: peter.prislan@gozdis.si

UVOD:

Dob (*Quercus robur*) in graden (*Quercus petraea*) sta ekološko in gospodarsko pomembni vrsti hrasta v Sloveniji. Zaradi podnebnih sprememb in naraščajočih temperatur se pričakuje, da se bo njun delež v slovenskih gozdovih povečeval, saj veljata za vrsti, ki se razmeroma dobro prilagajata toplejšim razmeram (Buras & Menzel, 2019). Poleg gospodarskega pomena imata pomembno vlogo tudi pri ohranjanju biotske raznovrstnosti in stabilnosti gozdnih ekosistemov. Razumevanje variabilnosti lesno-anatomskih parametrov, kot so širina branik, velikost prevodnih elementov in delež prevodne površine, je ključno

za oceno odzivnosti dreves na okoljske dejavnike (Fonti & Jansen, 2012). Pri tem imajo pomembno vlogo tako razlike med rastišči kot tudi variabilnost med posameznimi drevesi in med leti. Ker bodo učinki podnebnih sprememb prostorsko raznoliki, so zanesljive informacije o variabilnosti in prilagoditvenih odzivih hrastov ključne za razumevanje njihove prihodnje produktivnosti, vitalnosti in kakovosti lesa. Namen študije je bil raziskati kronologije lesno-anatomskih značilnosti na desetih hrastovih sestojih v Sloveniji, in sicer na štirih semenskih sestojih doba, štirih sestojih gradna ter dveh mešanih (hibridnih) sestojih (Slika 1).

Slika 1: Lokacije izbranih hrastovih sestojev; z rumeno sta označena mešana sestoja (Volčje - VOL in Kobilje - KOB); z zeleno sestoji doba (Cigonca - CIG, Krakovski gozd - KRA, Murska šuma - MUR, Kolovrat - KOL) in modro sestojev gradna (Pasji rep - PAS, Pokošje - POK, Koreno-les - LES, Bukovnica - BUK).



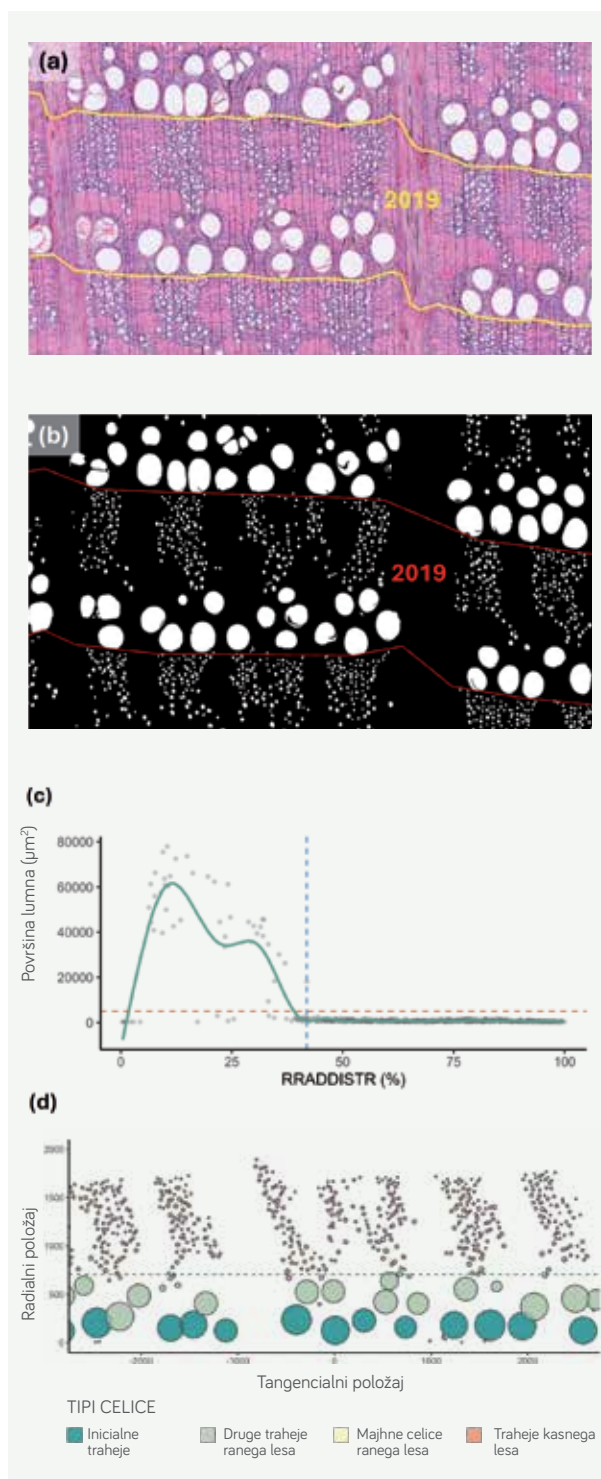
MATERIALI IN METODE:

Za namene anatomskih raziskav smo za vsako lokacijo (Slika 1) izbrali po pet izvrtkov, ki smo jih razrezali na 5–6 cm dolge segmente ter iz njih izdelali trajne preparate prečnih prerezov po postopku, kot ga opisuje Prisljan in sod. (2022) ali Arnič in sod. (2021). Izdelane preparate smo digitalizirali z uporabo sistema za mikroskopsko skeniranje Hamamatsu NanoZoomer pri 40-kratni povečavi. Skeniranje je omogočilo pridobitev visoko ločljivih digitalnih slik celotnih prečnih prerezov z enakomerno osvetlitvijo kar je zagotovilo primerljivost med vzorci. Digitalne slike smo analizirali s pomočjo sistema za analizo slike (Image Pro Plus) ter programa ROXAS (von Arx et al., 2016). Znotraj vsake letne prirastne plasti smo za obdobje 1960–2023 izvedli podrobne meritve morfoloških značilnosti posameznih trahej, vključno s premerom, površino lumnov ter drugimi geometrijskimi parametri, ki opisujejo dimenzije in razporeditev prevodnih elementov.

Kvantitativne anatomske podatke, izvožene iz programa ROXAS, smo analizirali v okolju R. Podatki na ravni celic in branik so bili najprej združeni v enoten podatkovni niz za posamezno drevo in leto, pri čemer smo preverili morebitna podvajanja meritev ter zagotovili konsistentnost med podatki na ravni celic in pripadajočimi podatki o širini branike. Vsako izmerjeno celico smo znotraj branike razporedili glede na njen radialni položaj in velikost v štiri skupine: (I) inicialne traheje ranega lesa, ki predstavljajo prvi venec trahej ranega lesa, (II) ostale traheje ranega lesa, (III) majhne celice ranega lesa (celice s površino lumna manjšo od $500 \mu\text{m}^2$) ter (IV) traheje kasnega lesa (Slika 2).

Na podlagi podatkov iz programa ROXAS in opravljene klasifikacije celic smo izdelali kronologije lesno-anatomskih parametrov; t.j. parametri širine branik (MRW – povprečna širina branike, ERW – širina ranega lesa in LRW – širina kasnega lesa), površine trahej (IMLA – povprečna površina inicialnih trahej, EMLA – trahej ranega lesa, LMLA – trahej kasnega lesa), število prevodnih elementov (CD – povprečno število prevodnih celic na površinsko enoto v braniki in RCTA – odstotek prevodne površine v braniki, v ranem – E_RCTA in L_RCTA – kasnem lesu), hidravlične lastnosti trahej (npr. Dh_mean – povprečni hidravlični premer trahej v braniki, L_Dh_mean – hidravlični premer inicialnih trahej) ter teoretična hidravlična prevodnost (K_s – hidravlična prevodnost branike, K_{s_EW} – hidravlična prevodnost ranega lesa in K_{s_LW} – hidravlična prevodnost kasnega lesa). Standardizacijo kronologij oziroma odstranjevanje starostnih in dolgoročnih trendov smo izvedli v programskem okolju R z uporabo funkcije `detrend()` iz paketa `dplR` (Bunn, 2008).

Slika 2: Primer analize slike s programom ROXAS (a,b) ter določanje meje med ranim in kasnim lesom (b) ter klasifikacija celic znotraj branike (c).



Za analizo korelacij med lesno-anatomskimi parametri smo uporabili standardne kronologije. Za vse kombinacije parametrov smo izračunali Pearsonove korelacijske koeficiente, statistično značilnost pa smo preverili s pripadajočim p-testom. Za oceno stabilnosti povezav med parametri smo korelacijske analize izvedli ločeno za vsako

rastišče, nato pa smo za vsako povezavo preverili, na koliko rastiščih je bil korelacijski koeficient $r > 0,75$ in statistično značilen ($p < 0,001$).

Razlike med rastišči za izbrane lesno-anatomske parametre smo ovrednotili z uporabo linearnih mešanih modelov (LMM). Posamezni anatomske parametri so bili uporabljeni kot odvisne spremenljivke, rastišče pa je bilo vključeno kot fiksni dejavnik, medtem ko smo variabilnost med drevesi upoštevali kot naključni učinek.

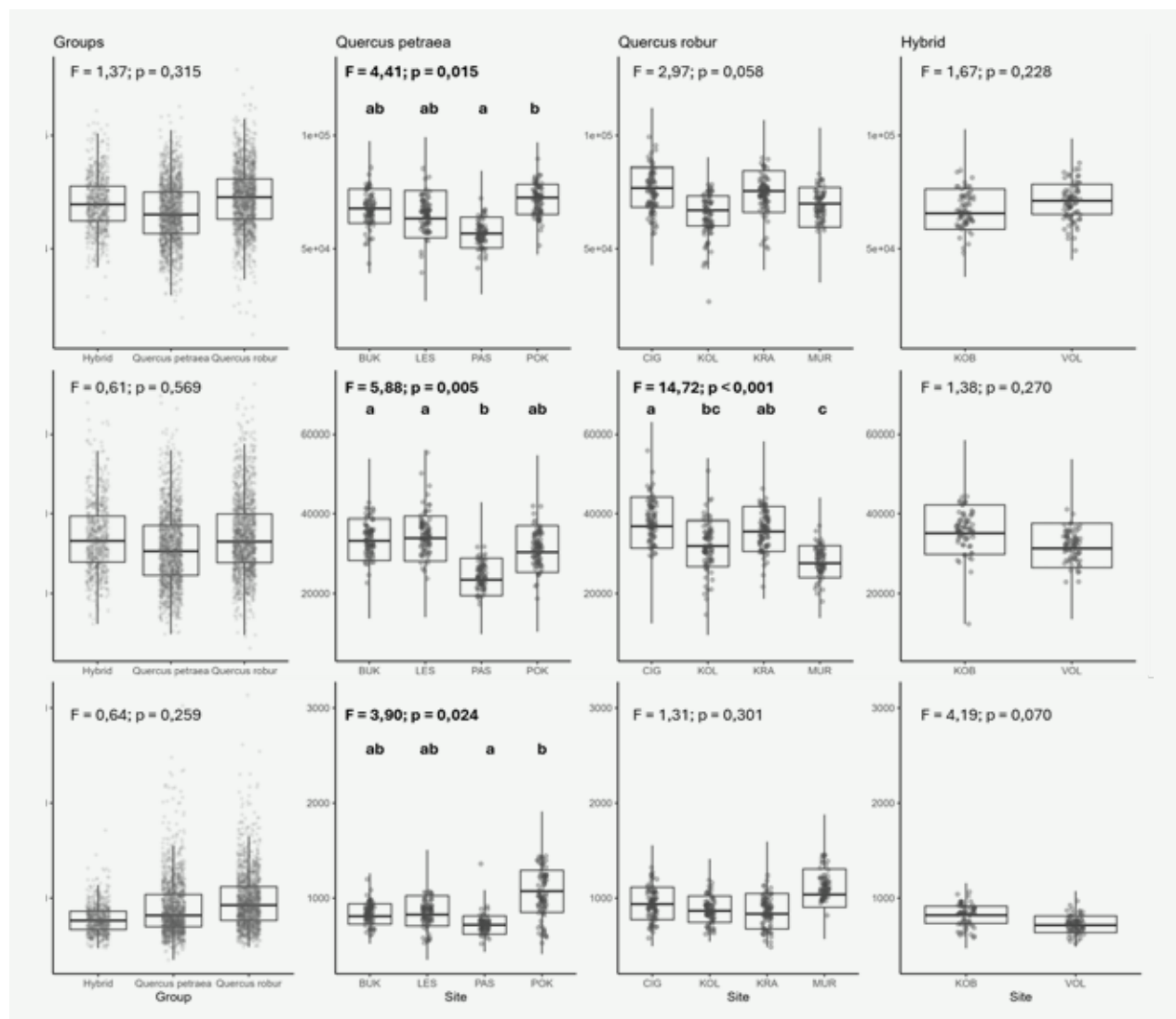
REZULTATI IN RAZPRAVA:

Med vrstami ni bilo statistično značilnih razlik v širini branik (MRW) ($F = 0,47$; $p = 0,641$). Prav tako razlike med rastišči

gradna ($F = 1,69$; $p = 0,202$) in hibridov ($F = 0,49$; $p = 0,500$) niso bile statistično značilne. Nasprotno pa so se širine branik med rastišči doba statistično značilno razlikovale ($F = 5,49$; $p = 0,007$). Kljub odsotnosti statistično značilnih razlik v večini primerov opisna statistika kaže na precejšnje razlike v debelinski rasti hrastov med rastišči. Pri gradnu so se povprečne vrednosti MRW gibale od 1389 μm (LES) do 2069 μm (POK), pri dobu pa od 1563 μm (CIG) do 2559 μm (MUR). Podobni vzorci so bili opaženi tudi pri širinah ranega (ERW) in kasnega lesa (LRW). Splošna odsotnost statistično značilnih razlik v MRW, ERW in LRW med vrstami in rastišči je verjetno posledica velike variabilnosti znotraj rastišč ter omejenega števila dreves.

Pri gradnu (*Quercus petraea*) so se vrednosti površine

Slika 3: Primerjava povprečnih površin trahej med skupinami (hibridi, *Quercus petraea* in *Q. robur*) ter med rastišči znotraj posameznih skupin za inicialne traheje ranega lesa (IMLA), rane traheje ranega lesa (EMLA) in traheje kasnega lesa (LMLA). Točke predstavljajo letne vrednosti. Prikazane vrednosti F in p izhajajo iz linearnih mešanih modelov (LMM), ki vključujejo leto in drevo kot naključna učinka. Različne črke označujejo statistično značilne razlike med rastišči na podlagi Bonferronijevih primerjav ($p < 0,05$).



inicialnih trahej (IMLA) gibale od približno 57.764 μm^2 (PAS) do 72.364 μm^2 (POK), pri dobu (*Quercus robur*) pa od 66.886 μm^2 (KOL) do 78.320 μm^2 (CIG). Povprečna površina trahej ranega lesa (EMLA) je bila približno 40–60 % manjša od površine inicialnih trahej (IMLA), medtem ko je bila površina trahej kasnega lesa (LMLA) več kot 98 % manjša. Med parametri površine trahej nismo zaznali statistično značilnih razlik med skupinami (tj. *Q. petraea*, *Q. robur* in hibridi). Nasprotno pa so se v nekaterih primerih pokazale statistično značilne razlike med rastišči znotraj posameznih skupin. Pri IMLA so bile statistično značilne razlike med rastišči zaznane pri gradnu ($F = 4,41$; $p = 0,015$), medtem ko pri dobu ($F = 2,97$; $p = 0,058$) in hibridih ($F = 1,67$; $p = 0,228$) razlike niso bile statistično značilne. Pri EMLA so bile razlike med rastišči statistično značilne tako pri gradnu ($F = 5,88$; $p = 0,005$) kot tudi pri dobu ($F = 14,72$; $p < 0,001$), pri LMLA pa le pri gradnu ($F = 3,90$; $p = 0,024$) (Slika 3). Rezultati kažejo, da na velikost trahej, zlasti v ranem lesu, pomembno vplivajo razmere na rastišču, pri čemer se vpliv razlikuje tudi med vrstami.

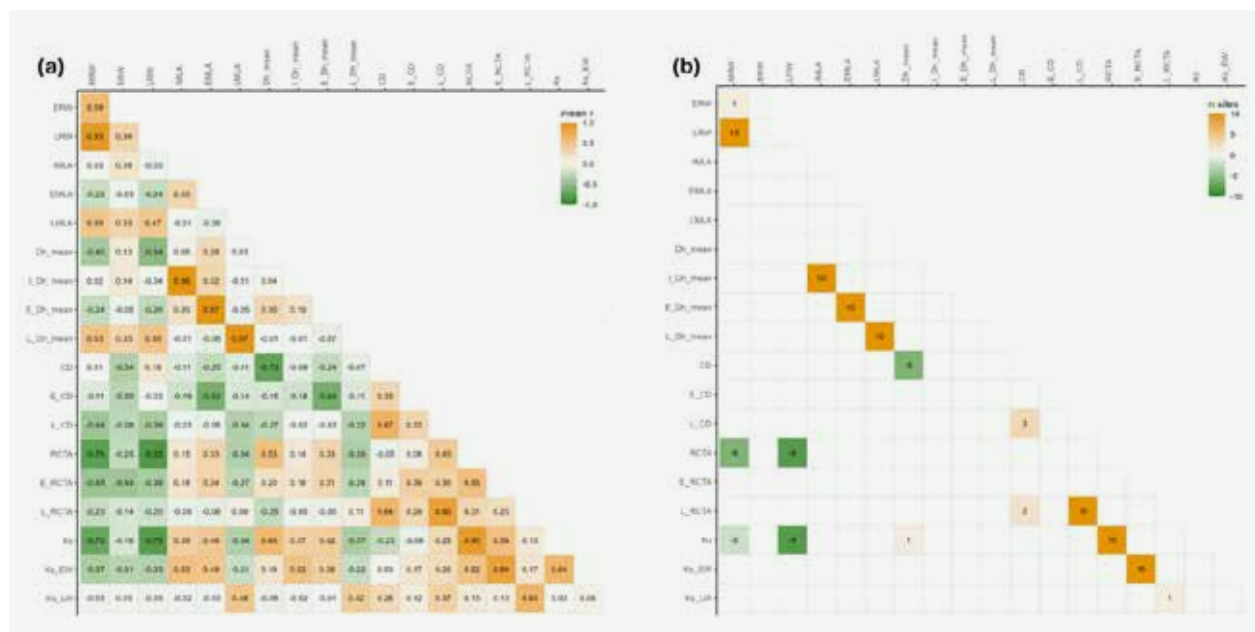
Delež prevodne površine (RCTA) se je v braniki pri gradnu gibal približno med 14,0 % (rastišče PAS) in 18,5 % (rastišče LES), pri dobu pa med 16,3 % (rastišče KOL) in 22,6 % (rastišče CIG). Delež prevodne površine je bil pričakovano višji v ranem lesu (E_RCTA; približno 19–26 %) in izrazito nižji v kasnem lesu (L_RCTA; približno 3–6 %). Med skupinami vrst ni bilo statistično značilnih razlik ($p > 0,05$ v vseh primerih). Značilne so bile razlike med rastišči (lokacijami) posameznih

vrst, predvsem pri dobu. RCTA in E_RCTA sta se med rastišči doba značilno razlikovala (RCTA: $F = 10,40$; $p < 0,001$, E_RCTA: $F = 5,27$; $p = 0,008$). V primeru gradna se je med rastišči značilno razlikoval L_RCTA ($F = 5,39$; $p = 0,007$). Pri hibridih med rastišči ni bilo statistično značilnih razlik pri nobenem od obravnavanih parametrov.

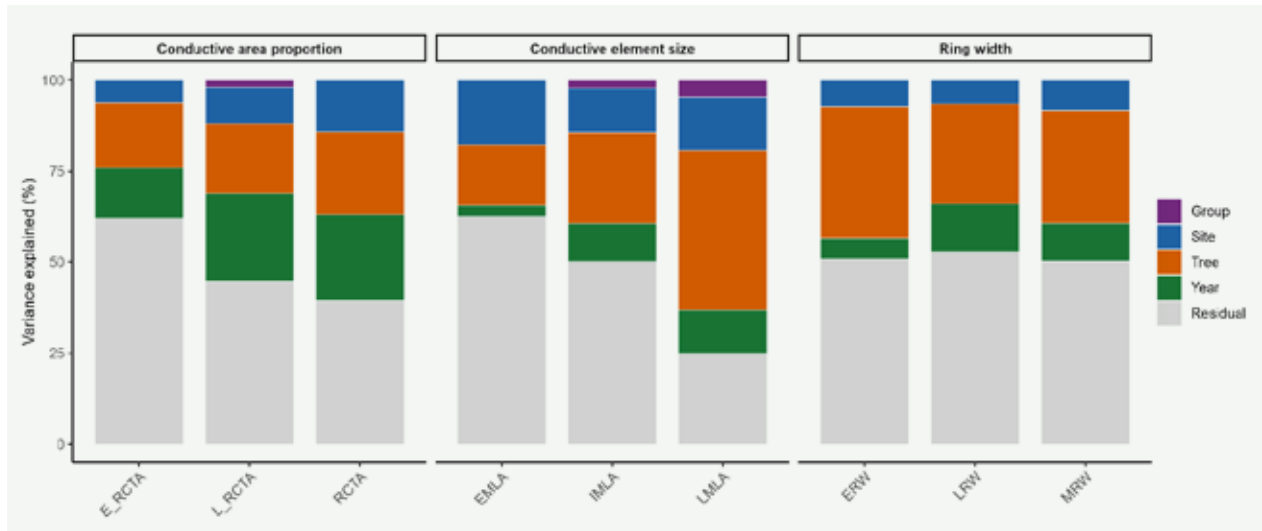
Analiza korelacij standardnih kronologij je pokazala značilne zveze med več lesno-anatomskimi parametri (Slika 4). Najizrazitejša je bila pozitivna zveza med MRW in LRW, ki je bila statistično značilna na vseh analiziranih rastiščih. Značilne so bile tudi zveze med parametri, ki opisujejo velikost prevodnih elementov. Korelacije med IMLA in I_Dh_mean, EMLA in E_Dh_mean ter LMLA in L_Dh_mean so bile statistično značilne na vseh rastiščih. Pozitivne zveze, ki so bile značilne na vseh rastiščih, so bile tudi med L_RCTA in L_CD, Ks in RCTA ter Ks_EW in E_RCTA. Negativne zveze na večini rastišč so bile zaznane med RCTA in LRW ter med Ks in LRW.

Analiza porazdelitve variance je pokazala, da med skupinami vrst (*Q. petraea*, *Q. robur* in hibridi) praktično ni bilo razlik ($ICC \approx 0$ v večini primerov). Glavnino pojasnjene variance so prispevali dejavniki na ravni posameznih dreves, rastišč in let, pri čemer je velik delež variance (približno 40–60 %) ostal nepojasnen. Pri širinah branik ter ranega in kasnega lesa je največji delež variance pojasnila variabilnost med drevesi (27–36 %), sledila pa je medletna variabilnost (6–13 %) in vpliv

Slika 4: Zveze med analiziranimi lesno-anatomskimi parametri na podlagi standardnih kronologij. (a) Korelacijska matrika s povprečnimi Pearsonovimi korelacijskimi koeficienti (r) med parametri, izračunanimi kot povprečje vseh rastišč. (b) Število rastišč, na katerih je bil korelacijski koeficient večji od 0,75 in statistično značilen ($p < 0,001$); pozitivne zveze so označene z oranžno, negativne pa z zeleno.



Slika 5: Ocenjena varianca posameznih dejavnikov (rastišče, drevo, leto) ter nepojasnjena varianca za izbrane lesno-anatomske parametre: širina branik (MRW), širina ranega lesa (ERW), širina kasnega lesa (LRW), površina trahej (IMLA, EMLA, LMLA) ter delež prevodne površine (RCTA, E_RCTA, L_RCTA), izračunana na podlagi linearnih mešanih modelov.



rastišča (6–8 %). Pri parametrih velikosti trahej je prav tako pomemben delež variance povezan z razlikami med drevesi (do 44 % pri LMLA) ter rastiščem (≈ 12 –18 %), medtem ko je vpliv leta manj izrazit (≈ 3 –12 %). Pri deležu prevodne površine so pomemben delež variance pojasnili tako rastišče (≈ 6 –14 %) kot drevo (≈ 18 –23 %) in leto (≈ 14 –24 %) (Slika 5). Pri nekaterih parametrih (npr. RCTA, L_RCTA) je bil vpliv leta primerljiv ali celo večji od vpliva drevesa, kar kaže na večjo občutljivost hidravličnih lastnosti na medletno variabilnost.

LITERATURA IN VIRI:

Arnič, D., Gričar, J., Jevšenak, J., Božič, G., von Arx, G., & Prislan, P. (2021). Different Wood Anatomical and Growth Responses in European Beech (*Fagus sylvatica* L.) at Three Forest Sites in Slovenia. *Frontiers in Plant Science*, 12(1551). doi:10.3389/fpls.2021.669229

Bunn, A. G. (2008). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2), 115–124. doi: <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>

Buras, A., & Menzel, A. (2019). Projecting Tree Species Composition Changes of European Forests for 2061–2090 Under RCP 4.5 and RCP 8.5 Scenarios. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi:10.3389/fpls.2018.01986

Fonti, P., & Jansen, S. (2012). Xylem plasticity in response to climate. *New Phytologist*, 195(4), 734–736. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x

Prislan, P., del Castillo, E. M., Skoberne, G., Špenko, N., & Gričar, J. (2022). Sample preparation protocol for wood and phloem formation analyses. *Dendrochronologia*, 125959. doi:<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2022.125959>

von Arx, G., Crivellaro, A., Prendin, A. L., Cufar, K., & Carrer, M. (2016). Quantitative wood anatomy - practical guidelines. *Frontiers in Plant Science*, 7. doi:10.3389/fpls.2016.00781

KLJUČNE BESEDE:

hrastovi sestoji, graden, dob, lesni prirastki, kvantitativna lesna anatomija

ZAHVALE:

Avtorji prispevka se zahvaljujemo sodelavcem Zavoda za gozdove za pomoč pri izbiri lokacij, zasebnim lastnikom in podjetju Slovenski državni gozdovi d.o.o. za dovoljenje izvedbe vzorčenja. Pripravo prispevka so omogočili Javna agencija za znanstvenoraziskovalno in inovacijsko dejavnost Republike Slovenije (ARIS), raziskovalna programa P4-0430 in P4-0107 ter projekta: J4-4541 in J4-50130.

CC BY SA · DOI 10.20315/SFS:191.09