

UPORABA NADZOROVANIH POSKUSOV ZA RAZISKAVE DEBELINSKE RASTI DREVES

Jožica GRIČAR¹

Izvleček

V članku je predstavljen pregled objav o nadzorovanih poskusih ogrevanja in hlajenja dreves ter njihov pomen za raziskave debelinske rasti dreves. Poskusi, ki so jih opravili različni raziskovalci na številnih vrstah, so pokazali, da je mogoče vplivati na delovanje kambija in procese nastanka lesa in floema ter s tem na njuno anatomsko zgradbo, vendar pa se je kambij pri različnih vednozelenih in listopadnih drevesnih vrstah različno odzival na lokalno povišane oz. znižane temperature. Naši najnovejši rezultati pa kažejo, da utegne tudi starost dreves oziroma debelina skorje (lubja) vplivati na učinek tovrstnih eksperimentov na kambijevo delovanje in razvoj celic.

Ključne besede: ogrevanje, hlajenje, kambij, kambijeva aktivnost, celična diferenciacija, ksilogeneza, floemogeneza

APPLICATION OF CONTROLLED EXPERIMENTS FOR STUDIES OF RADIAL TREE GROWTH

Abstract

In the paper, a review of publications on controlled experiments of heating and cooling of trees and their significance for the studies of radial tree growth is presented. The experiments carried out by different researchers in a number of tree species have demonstrated that it is possible to affect cambial activity and processes of wood and phloem formation and by that their anatomical structure; however, the response of cambium to locally elevated or decreased temperatures differed in various evergreen and deciduous tree species. Our most recent findings indicate that tree age and thickness off bark (i.e. outer dead bark) appear to influence the extent of such experiments on cambial activity and cell development.

Key words: heating, cooling, cambium, cambial activity, cell differentiation, xylogenesis, phloemogenesis

UVOD

INTRODUCTION

Študije medletne debelinske rasti dreves nam pomagajo razumeti vpliv okoljskih dejavnikov na delovanje kambija ter procese nastanka lesa in floema. Tovrstne raziskave je mogoče opraviti na drevesih, ki rastejo v naravnem okolju ali pa v nadzorovanih razmerah. V zadnjih letih so bili opravljeni številni poskusi na mladih oz. odraslih drevesih različnih vrst. Izvedba poskusov je sicer zahtevna, vendar pa je z njimi mogoče nadzorovati in spreminjati različne parametre in s tem lažje preučevati posamezne razvojne procese, ki potekajo v drevesih. S poskusi je tudi mogoče simulirati različne klimatske režime in spremljati odziv dreves. V članku je predstavljen pregled tujih in lastnih objav o odzivu dreves na nadzorovano ogrevanje oz. hlajenje. Podani so tudi naši najnovejši, še neobjavljeni rezultati.

DELOVANJE KAMBIJA

CAMBIAL ACTIVITY

Rast in razvoj dreves nadzorujejo zunanji in notranji dejavniki. Za drevesa je značilno periodično menjavanje obdobj aktivnosti in mirovanja vaskularnega kambija, ki je v splošnem povezano z izmenjavami hladnih in toplih ali pa sušnih in deževnih obdobj (LACHAUD / CATESSON / BONNE-MAIN 1999, LARCHER 2003). Delovanje kambija se kaže v vsakoletnem dodajanju novih prirastnih plasti lesa in floema starejšemu tkivu drevesa. Delitvena aktivnost kambijevih celic se pri drevesih zmerne pasu začne spomladi in zaključijo pozno poleti. Na delovanje kambija vplivajo številni dejavniki (kot npr. rastišče, drevesna vrsta, starost in rastnost drevesa), zato tudi širine letnih prirastkov variirajo (LARSON 1994). Zaradi velike variabilnosti po višini oz. obodu posameznega drevesa pa se spreminja tudi širina istega prirastnega plašča. V normalnih razmerah je kambijeva celična produkcija veliko intenzivnejša na ksilemsko stran, zato je tudi lesni prirastek

¹ dr. J. G., Gozdarski inštitut Slovenije, Oddelek za prirastoslovje in gojenje gozda, Večna pot 2, SI-1000 Ljubljana, Slovenija, Tel: 01 200 78 00, Fax: 01 257 35 89, E-mail: jozica.gricar@gozdis.si

nekajkrat večji od floemskega. Vendar pa se to razmerje lahko v fiziološko zelo stresnih razmerah obrne, izjemoma pa lahko lesni prirastek celo izostane (PANSHIN / DE ZEEUW 1980).

VPLIV IN POMEN OKOLJSKIH DEJAVNIKOV NA PROCESSE NASTANKA LESA

EFFECT AND SIGNIFICANCE OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON WOOD FORMATION PROCESSES

Drevesa vsako leto tvorijo novo plast lesa, katere značilnosti (širina prirastka, tip, število in morfologija celic ter debelina celičnih sten) določajo lastnosti lesa. Številni notranji (npr. starost in vitalnost drevesa) ter zunanji (npr. cenotski status drevesa, rastiščne in klimatske razmere) dejavniki vplivajo na posamezne procese nastanka lesa oz. ksilogeneze. Impulzi, ki določajo začetek, zaključek in časovno dinamiko posameznih procesov ksilogeneze, izvirajo iz okolja (SAVIDGE 2000). Te lahko delimo na dejavnike, ki določajo osnovne razmere za ksilogenezo (temperatura, voda, hranilne snovi oz. rodovitnost tal, gravitacija, fotoperioda itd.), in priložnostne dejavnike, kot so: veter, požari, zmrzali, poplave, defoliacija, gozdno gospodarjenje, zračna polucija ipd. (WODZICKI 2001). Okoljske spremembe tako vplivajo na ksilogenezo oz. nastajanje lesa, na primer s spremembo dolžine vegetacijske dobe ali pa z vplivanjem na časovno dinamiko procesov ksilogeneze. Študije kambijevega delovanja in diferenciacije lesnih in floemskih celic v teku rastne sezone dodatno pripomorejo k razumevanju mehanizma teh procesov ter njihove odvisnosti od rastiščnih in klimatskih razmer.

Ker širina in struktura lesnih branik vsebujeta informacije o sedanjih in preteklih dejavnikih, ki vplivajo na rast dreves, sta velik potencial za dendroklimatološke ter dendroekološke raziskave. Rastne razmere v posameznem letu namreč vplivajo na širino ksilemskih prirastnih plaščev, morfološke značilnosti celic, širino ranega, prehodnega in kasnega lesa itd. Rastni parametri, ki so shranjeni v večletnih zaporedjih širin branik, nam tako omogočajo preučevanje preteklih dogajanj pa tudi napovedovanje klimatskih sprememb. Dodatne podatke o debelinski rasti posameznih drevesnih vrst in vplivu klime na njihovo rast pa je mogoče pridobiti s študijami, ki vključujejo analize širin in strukturnih značilnosti lesnih branik ter dinamike nastanka lesa v posameznem letu (npr. ČUFAR *et al.* 2008).

Vpliv posameznih klimatskih dejavnikov na delovanje kambija ter procese nastanka lesa in floema je mogoče raziskati na drevesih, ki rastejo v naravnem okolju (npr. ANTONOVA / STASOVA 1993, ROSSI *et al.* 2006, 2007) ali pa v nadzorovanih razmerah (npr. ORIBE *et al.* 2001, GRIČAR *et al.* 2006). Študije debelinske rasti dreves so v naravnem okolju dokaj zapletene, saj dejavniki okolja delujejo vzajemno, kar – poleg velike variabilnosti v širini branik znotraj drevesa in med drevesi na istem rastišču – še dodatno otežuje analize o vplivih izbranih dejavnikov na dinamiko nastanka lesa in floema. Poleg tega se vpliv posameznih dejavnikov na procese oblikovanja celic med rastno sezono spreminja. Iz tega razloga so številne tovrstne raziskave opravljene na ekstremnih, manj ugodnih rastiščih, kjer določen omejujoči dejavnik (npr. nizke temperature spomladi, pomanjkanje padavin poleti) izrazito vpliva na začetek, konec in dinamiko celične produkcije in ga je zato lažje odkriti in ovrednotiti (KIRDYANOV *et al.* 2003). Vplivi izbranih dejavnikov okolja na posamezne procese nastanka lesa pri odraslih drevesih so velikokrat posredno pojasnjeni z raziskavami vplivov priložnostnih dejavnikov oziroma s sezonskimi klimatskimi spremembami.

Drug način za raziskave vpliva določenih dejavnikov na posamezne procese ksilo- in floemogeneze pa so eksperimentalno nadzorovane razmere (slika 1). Z izpostavitvijo mladih poganjkov, sadik ali delov drevesa nadzorovanim razmeram v obdobju kambijeve aktivnosti ali dormance je mogoče pridobiti dodatne informacije o dejavnikih, ki vplivajo na kambijevo delovanje ter celično diferenciacijo (npr. SAVIDGE / WAREING 1981, MELLEROWICZ *et al.* 1992, BARNETT / MILLER 1994, ORIBE / KUBO 1997, ORIBE *et al.* 2001, ORIBE / FUNADA / KUBO 2003, GRIČAR *et al.* 2006, 2007, BEGUM *et al.* 2007).

NADZOROVANI POSKUSI CONTROLLED EXPERIMENTS

Veliko študij o vplivih okolja na nastanek in strukturo lesa je bilo opravljenih na sadikah ali mladih drevesih, rastočih v nadzorovanih razmerah (slika 1). Tovrstni nadzorovani eksperimenti imajo prednost, saj je določene dejavnike mogoče nadzorovati, s čimer je lažje slediti posameznim procesom ksilogeneze. Obenem s poskusi lahko simuliramo različne klimatske režime in s tem napovemo odziv dreves na različnih rastiščih. Opravljeni poskusi so potrdili, da je mogoče vplivati na delovanje kambija in razvoj celic ter s tem na anatomsko zgradbo lesa pri številnih vrstah, vendar pa je odziv



Slika 1: a) Grelni sistem, nameščen na delu debla javorja. Grelni kabel je ovit okoli debla in distančnikov, tako da ni neposredno na skorji (foto: Š. Jagodic, 2008); b) Hladilni sistem, nameščen na delu javorjevega debla. Za hlajenje so uporabljene bakrene cevi, napolnjene z vodo (foto: Š. Jagodic, 2008); c) Postavljena in izolirana grelna in hladilna sistema na odraslih hrastih (foto: Š. Jagodic, 2007).

Fig. 1: a) Heating system placed on part of the maple stem. Heating cable is wrapped around the stem; spacers are placed to avoid direct contact with the bark (photo: Š. Jagodic, 2008); b) Cooling system placed on part of the maple stem. Copper tubes filled with water were used for cooling (photo: Š. Jagodic, 2008); c) Installed and insulated heating and cooling systems on adult oaks (photo: Š. Jagodic, 2007).

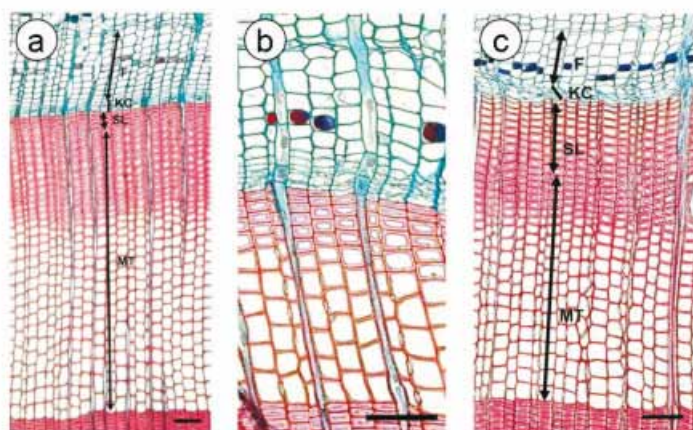
kambija pri različnih vednozelenih in listopadnih drevesnih vrstah na lokalno ogrevanje oz. hlajenje dela debla različen (npr. ORIBE / KUBO 1997, ORIBE *et al.* 2001, ORIBE / FUNADA / KUBO 2003, GRIČAR *et al.* 2006, 2007).

Japonski raziskovalci (ORIBE IN KUBO 1997, ORIBE *et al.* 2001, ORIBE / FUNADA / KUBO 2003) so ugotovili, da je zgodnejša (umetna) reaktivacija kambija in s tem prekinitev njegove dormance odvisna od drevesne vrste in tega, ali

je drevo vednozeleno ali listopadno. Ogrevanje pri sibirskem macesnu (*Larix leptolepis*) namreč ni stimuliralo delitev v kambiju spomladi, pred njegovo redno reaktivacijo, ki se je pojavila šele po aktivaciji brstov. Avtorja (ORIBE IN KUBO 1997) sta zaključila, da nizke temperature niso edini omejujoči dejavnik za sprožitev delitev v kambiju pri tej vrsti, za katero je značilno, da jeseni odvrže iglice.

Kambijeve celice vednozelenih iglavcev pa se lahko začnejo deliti v obdobju ekodormance, ki jo uravnava zunanji dejavniki, neodvisno od rasti novih poganjkov ali razvoja brstov spomladi. Pri mladikah sitke (*Picea sitchensis*) se je kambij reaktiviral v ogrevanih območjih debla le, če so bile iglice in brsti nedotaknjene (BARNETT / MILLER 1994). Enomesečno ogrevanje (23-25 °C) dela debla odrasle navadne smreke (*Picea abies*) v zaključni fazi dormantnega obdobja (t.j. konec marca) je sprožilo zgodnejšo reaktivacijo kambija in pospešilo diferenciacijo celic (GRIČAR *et al.* 2006). Kambijeva aktivnost se je začela najprej na floemski, kasneje pa tudi na ksilemski strani. Vendar pa enomesečno ogrevanje ni vplivalo na širino ali strukturo lesnih in floemskih branik (GRIČAR *et al.* 2006). Ogrevanje dela debla smreke v teku celotne vegetacije je povečalo celično produkcijo in pospešilo diferenciacijo celic v prvi polovici rastne sezone. Lesni in floemski letni prirastek ogrevanega vzorca sta bila nekoliko širša v primerjavi s kontrolo, struktura branik pa je ostala nespremenjena (slika 2) (GRIČAR *et al.* 2007).

Pri japonski kriptomeriji (*Cryptomeria japonica*) je ogrevanje spodbudilo kambijevo delitveno aktivnost, odziv kambija na eksperimentalno povišane temperature pa je naraščal od zimskega proti pomladnemu obdobju (ORIBE / KUBO 1997). V tej smeri namreč narašča vpliv okolja na dormanco kambija. Poleg tega je bil odziv kambija tik pod krošnjo drevesa večji kot na bazi zaradi gradientne porazdelitve rastnih snovi in asimilatov, ki v bazipetalni smeri upada. Reaktivacija kambija je torej odvisna od obdobja dormance, pri čemer je verjetnost za začetek celičnih delitev večja v obdobju ekodormance, ki je inducirana s strani okolja. Pri sahalinski jelki (*Abies sachalinensis*) je ogrevanje spodbudilo kambijevo delitveno aktivnost, vendar so se delitve v ogrevanem kambiju po nekaj dneh ustavile, proces diferenciacije novonastalih celic pa se sploh ni začel (ORIBE / FUNADA / KUBO 2003). Avtorji (ORIBE / FUNADA / KUBO 2003) so menili, da so za neprekinjenost celičnih delitev v lokalno ogrevanem kambiju pri sahalinski jelki manjkali drugi pogoji (poleg zvišane temperature), ki so izpolnjeni v obdobju kambijeve redne aktivnosti, predvsem stalna oskrba z avksinom iz razvijajočih



Slika 2: a) Povečani lesni in floemski prirastek pri ogrevanem vzorcu smreke; b) Zmanjšani lesni in floemski prirastek pri hlajenem vzorcu smreke; c) Lesni in floemski prirastek pri kontrolnem vzorcu smreke. F – floemska branika, KC – kambij, SL – diferencirajoče se celice kasnega lesa, MT – zrele traheide, daljica – 100 μm .

Fig. 2: a) Enlarged xylem and phloem increment in the heated sample of Norway spruce; b) Reduced xylem and phloem increment in the cooled sample of Norway spruce; c) Xylem and phloem increment in the control sample of Norway spruce. F – phloem growth ring, KC – cambium, SL – differentiating late wood cells, MT – mature tracheids, scale bar – 100 μm .

se brstov (SUNDBERG / UGGLA / TUOMINEN 2000). Endogeni avksin, ki se pojavlja v dormantnem kambiju odraslih dreves, le včasih zadostuje za kambijevo reaktivacijo, v nekaterih primerih pa je za to potreben še dodatni vir avksina (SAVIDGE / WAREING 1981, ORIBE / KUBO 1997). Da se celične delitve ne prekinejo, pa mora biti kambij stalno oskrbljen z avksinom, ki se dovaja po t.i. polarnem transportnem sistemu (iz razvijajočih se brstov po kambijevih celicah in sitastih celicah prevodnega floema bazipetalno po deblu) (SUNDBERG / UGGLA / TUOMINEN 2000).

V kontroliranih poskusih (ORIBE / KUBO 1997, ORIBE *et al.* 2001, ORIBE / FUNADA / KUBO 2003, GRIČAR *et al.* 2006, 2007) so se delitve celic in njihov razvoj vedno začeli najprej na floemski strani in šele nekoliko kasneje tudi na ksilemski strani kambija. Po Larsonu (1994) ni med kambijevimi celicami na floemski in ksilemski strani mogoče zaslediti nobenih značilnih razlik na ultrastrukturni ravni. Poleg tega dormantne kambijeve celice ne vsebujejo rezervnega škroba ne na floemski ne na ksilemski strani (LARSON 1994). Ta hitrejši odziv floemske strani kambija na ogrevanje so japonski raziskovalci poskušali pojasniti s histokemičnega, strukturnega in molekulskega stališča (ORIBE *et al.* 2001). Zgodnejše delitve na floemski strani bi bilo mogoče pojasniti z zaznavanjem eksogenih dejavnikov v kambiju v obliki gradienta iz floemske proti ksilemski strani (ORIBE *et al.* 2001). Predpostavili so dve glavni smeri premestitve ogljikovih hidratov iz skladiščnih celic, ki potekata pri ogrevanju. Eno pot naj bi ponazarjalo gibanje hranilnih snovi v radialni smeri iz

floemskih parenhimskih celic do kambijevih celic, druga pot pa naj bi bila v tangencialni smeri iz trakovnih parenhimskih celic do kambijevih celic. Iz tega so avtorji zaključili, da bi lahko bile kambijeve celice na floemski strani bolj oskrbljene s hranilnimi snovmi, saj so v neposredni bližini floemskih parenhimskih celic. Zaradi večje oskrbe naj bi se delitve kambijevih celic začele najprej na floemski in šele nekoliko kasneje na ksilemski strani (ORIBE *et al.* 2001).

Pretežen del poskusov o vplivu temperature na delovanje kambija je bil opravljen z ogrevanjem delov drevesnih debel, medtem ko so študije hlajenja dreves redke. Poleg tega so bili poskusi večinoma kratkotrajni (npr. en mesec) in opravljeni v dormantnem obdobju, zelo malo pa jih je bilo napravljenih v teku celotne vegetacije. V naših poskusih (GRIČAR *et al.* 2006) smo ugotovili, da je enomesečno hlajenje (9-11 $^{\circ}\text{C}$) dela debla navadne smreke na višku vegetacije sprožilo predčasno nastajanje kasnega lesa in zgodnejši zaključek delitev v kambiju. Stalno znižane temperature v teku celotne vegetacije so zavrle in zmanjšale stopnjo celične produkcije, zlasti v prvi polovici rastne sezone, lesni in floemski prirastek pa sta bila zmanjšana približno za tretjino v primerjavi s kontrolo. Na kontrolnem drevesu smo vzporedno odvzemali vzorce, vendar pa na njem nismo opravljali nobenih poskusov (slika 2) (GRIČAR *et al.* 2007). Rezultati raziskav kažejo, da je s temperaturo mogoče vplivati na ksilo- in floemogenezo pri navadni smreki, vendar pa se njen vpliv v teku vegetacije spreminja. Ugodne temperature so zelo pomembne za kambijevo aktivnost in razvoj celic predvsem v prvi polovici rastne

sezone, medtem ko je kasneje njen vpliv manjši in prevladujejo drugi dejavniki (GRIČAR *et al.* 2007). Poskusi podpirajo hipotezo Rossija in sodelavcev (2006) o velikem pomenu temperature na delovanje kambija na začetku vegetacije. Ugodne temperature v drugi polovici rastne sezone ne podaljšajo kambijeve aktivnosti. Za številne iglavce, ki rastejo v različnih hladnih območjih severne poloble, so izračunali, da je obdobje maksimalne celične produkcije le nekaj dni pred poletnim solsticijem (21. junij), ko je dolžina fotoperiode najdaljša. Rast dreves naj bi se uravnavala po stanovitejšem signalu fotoperiode in ne po temperaturah. Časovno usklajevanje maksimalne stopnje debelinske rasti s temperaturno kulminacijo, ki nastopi mesec dni kasneje (konec julija), bi za rastline pomenilo preveliko tveganje, saj poteka diferenciacija zadnjih nastalih traheid v širokih ksilemskih branikah do pozne jeseni (GRIČAR *et al.* 2005, ROSSI *et al.* 2006). Kaže, da se drevesa pred poletnim solsticijem lahko odzovejo na ugodne temperature s povečano stopnjo celičnih delitev v kambiju, potem pa ne več, tako da imajo zadnje nastale ksilemske celice dovolj časa za popoln razvoj pred nastopom zimskega obdobja.

Meritve temperatur nad, v in pod tretiranim delom debela pri navadni smreki ter odvzeti vzorci so pokazali, da je bil prenos in s tem vpliv temperature po deblu zanemarljiv (GRIČAR *et al.* 2006, 2007), kar podpira ugotovitve Barnetta in Millerja (1994) pri sitki. Temperature v kambiju so tudi v izoliranem delu debela nihale sorazmerno z zunanjo temperaturo, vendar je bil odziv postopen in ne nenaden. Praviloma so na temperaturo v kambiju vplivale dolgoročne znižane ali zvišane temperature zraka (GRIČAR *et al.* 2006, 2007). Velik vpliv na temperature v kambiju ima poleg zračnih temperatur še temperatura tal in talne vode, ki se po lesu prevaja iz korenin proti krošnji. Deslauriers in Morin (2005) sta zasledila hiter odziv kambija na temperaturne spremembe, česar naši rezultati niso potrdili.

Ultrastrukturne in topokemijske raziskave lesnega tkiva ogrevanega, hlajenega in kontrolnega vzorca niso pokazale nobenih razlik v procesu odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije ter vsebnosti lignina v posameznih delih celične stene (GRIČAR *et al.* 2006). Lignifikacija se je pričela v celičnih vogalih in združeni srednji lameli in se nato postopoma širila v sloje sekundarne stene centripetalno proti lumnu. Največ lignina je bilo v celičnih vogalih in združeni srednji lameli, najmanj pa v sloju S2 sekundarne stene, kar je značilno za traheide iglavcev (TERASHIMA 2000). Gindl in sodelavci (GINDL / GRABNER / WIMMER 2000) so pri

navadni smreki iz Alp zasledili tesno zvezo med lignifikacijo terminalnih traheid kasnega lesa in temperaturo. Če so bile temperature v septembru in oktobru zelo nizke, je bila vsebnost lignina v celicah, ki so bile takrat še v procesu diferenciacije, zmanjšana (GINDL / GRABNER / WIMMER 2000). Pri hlajenem vzorcu nismo zasledili zmanjšane vsebnosti lignina, vendar pa temperature v našem poskusu niso bile izjemno nizke (9-11 °C). Kot kaže, enomesečna zvišana oziroma znižana temperatura ne vpliva na proces lignifikacije (GRIČAR *et al.* 2006).

Prvi poskusi s povišano oz. znižano temperaturo so bili opravljeni na iglavcih, v zadnjem času pa tudi na listavcih (npr. topol, javor in hrast). Na hibridnem topolu (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*) se je kambij reaktiviral pred aktivacijo brstov, kar naj bi nakazovalo neodvisnost obeh procesov (BEGUM *et al.* 2007). Tudi pri topolu se je temperatura izkazala kot omejujoč dejavnik za reaktivacijo kambija. Zvišana temperatura naj bi sprožila pretvorbo rezervnega škroba v saharozo, ki je potrebna za delitve v kambiju in celično diferenciacijo.

VPLIV STAROSTI DREVES IN DEBELINE LUBJA NA UČINEK POSKUSOV **EFFECT OF TREE AGE AND THICKNESS OF DEAD BARK ON RESULTS OF EXPERIMENTS**

Naše najnovejše raziskave pa kažejo, da utegne starost dreves oziroma debelina mrtve skorje (lubja) vplivati na učinek eksperimentalno povišanih oz. znižanih temperatur na kambijevo delovanje in celično diferenciacijo. Stalno ogrevanje oz. ohlajanje 150 let starih gradnov (*Quercus sessiliflora*), s premerom 70 cm v prsni višini (DBH) in več kot 1 cm debelo mrtvo skorjo, v teku vegetacije ni povzročilo nobenih sprememb v delovanju kambija oz. razvoju celic. Pri eksperimentu, ki smo ga napravili na mladih 30 let starih gorskih javorjih (*Acer pseudoplatanus*), z DBH okoli 15 cm in brez lubja, pa so se drevesa, ki so bila izpostavljena lokalnemu ogrevanju, po dveh mesecih izpostavitve povišanim temperaturam posušila (slika 3). Najprej smo zasledili sušenje skorje v izoliranem delu debela, kasneje pa tudi propadanje krošnje in razvoj epikormskih poganjkov na bazi drevesa. Drevesa so postopno propadala, izsuševanje in odmiranje drevesa se je iz ogrevanega dela širilo po deblu navzgor. Pri vzorčenju smo opazili, da je bilo tkivo izsušeno, skorja pa se je na mestu kambija ločila od lesa (slika 3).



Slika 3: a) Propadanje krošnje pri mladih gorskih javorjih konec maja (foto: M. Čater, 2007); b) Propadanje krošnje pri mladih gradnih v začetku avgusta (foto: Š. Jagodic, 2009); c) Odmiranje živih tkiv v izoliranem delu debla pri gorskih javorjih pri grelnem poskusu. Skorja je rjavo obarvana in suha (foto: Š. Jagodic, 2008); d) Svetlo zeleno obarvana živa skorja pri gorskih javorjih (foto: Š. Jagodic, 2008).

Fig. 3: a) Damaged crown in young Norway maples at the end of May (photo: M. Čater, 2007); b) Damaged crown in young sessile oaks at the beginning of August (photo: Š. Jagodic, 2009); c) Dying of living tissues in the insulated stem portion in Norway maples in the heating experiment. Bark is coloured brown and dry (photo: Š. Jagodic, 2008); d) Light green coloured living bark in Norway maples (photo: Š. Jagodic, 2008).

V podobnih poskusih s povišanimi temperaturami so bila izbrana drevesa razmeroma mlada; japonska kriptomerija – 14 let, DBH 14 cm, sibirski macesen – 27 let, DBH 13 cm (ORIBE / KUBO 1997), sahalinska jelka – 42 let, DBH 32 cm (ORIBE *et al.* 2001, ORIBE / FUNADA / KUBO 2003), hibridni topol – 12 let, DBH 13 cm (BEGUM *et al.* 2007), tovrstni eksperimenti pa kratkotrajni, saj so se opravljali približno en mesec.

Prve eksperimente v teku celotne vegetacije smo opravili na navadnih smrekah, ki so bile stare kakšnih 70 let z DBH okoli 35 cm (GRIČAR *et al.* 2006, 2007). Debelina lubja pri teh drevesih je bila okoli 0,5 cm. Tedaj smo zasledili vpliv zvišanih oziroma znižanih temperatur na kambijevo delovanje in celično diferenciacijo.

Na podlagi najnovejših rezultatov smo predpostavili, da naj bi debeli mrtvi del skorje (lubje) deloval kot zelo dobra izolacijska plast, ki varuje notranja, živa in občutljiva tkiva ličja ter kambija pred zunanjimi abiotskimi in biotskimi dejavniki. Predvidevamo, da eksperimentalno povišane tempe-

rature niso imele vpliva na kambijevo delovanje pri izbranih gradnih zgolj zato, ker ga zaradi zelo debelega lubja (nad 1 cm) sploh niso dosegle. Pri gorskih javorjih je bil učinek ravno obraten, saj so bila poskusna drevesa zelo mlada (okoli 30 let) in brez lubja. Do našega poskusa so tvorila samo en periderm, zato je bilo ogrevanje živega dela skorje in kambija zelo intenzivno. Kot kaže, je bilo dolgotrajno ogrevanje uporabno za mlade javorje, saj so začeli približno dva meseca po opravljanju poskusa odmirati.

Za poskus sta bili uporabljeni povsem različni drevesni vrsti (graden kot venčasto porozni in gorski javor kot difuzno porozni listavec), zato naše hipoteze o vplivu debeline skorje na učinek poskusov nismo mogli docela potrditi. V letu 2009 smo poskuse s povišano temperaturo opravili na mladih gradnih s premeri okoli 15 cm (podobno kot pri gorskih javorjih). Debelina skorje se med vrstami zelo razlikuje in pri hrastih se za prvim peridermom kmalu začno tvoriti naslednji, ki skupaj z odmrlim, starejšim in kolabiranim sekundarnim floemom tvori lubje. V nasprotju z mladimi gorskimi javorji

imajo tako hrasti primerljive starosti že lubje, ki pa je razmeroma tanko (do 0,5 cm). Iz teh razlogov smo sklepali, da dolgotrajne in stalno povišane temperature ne bodo usodno vplivale na vitalnost celic kambija. Preliminarni rezultati raziskav pa so pokazali, da so hrasti začeli propadati približno 4 mesece po začetku eksperimenta (slika 3). Potek propadanja je podoben kot pri javorjih (tvorba epikormskih poganjkov na bazi drevesa, sušenje skorje v izoliranem delu debla in nato širjenje sušenja vzdolž debla in propadanje krošnje), vendar z večjim časovnim odmikom. Lubje je najverjetneje nekaj časa lahko ščitilo živa tkiva in meristeme pred stalno povišanimi temperaturami, ne pa tako dolgo obdobje. Rezultati raziskav so v skladu z večjo odpornostjo starejših dreves z debelejšo skorjo na požare. Tudi pri drevesih, ki rastejo na sušnejših območjih z visokimi poletnimi temperaturami, je praviloma plast (zaščitnega) lubja zelo debela. Naše ugotovitve kažejo, da so dejavniki, ki vplivajo na delovanje kambija, številni in med seboj delujejo na kompleksen način, kar je pri interpretaciji rezultatov treba upoštevati.

VPLIV NOTRANJNH DEJAVNIKOV NA DELOVANJE KAMBIJA *EFFECT OF ENDOGENOUS FACTORS ON CAMBIAL ACTIVITY*

Poskusi potrjujejo, da so zunanji dejavniki zelo pomembni za kambijevo aktivnost in celično diferenciacijo, vsekakor pa tudi vpliv notranjih dejavnikov (fitohormoni, sladkorji idr.) ni zanemarljiv (LACHAUD / CATESSON / BONNEMAIN 1999, ALONI *et al.* 2000, KRABEL 2000). Endogeni avksin, ki se pojavlja v dormantnem kambiju odraslih dreves, je včasih zadosten za stimulacijo celičnih delitev, a ne vedno. Po reaktivaciji kambija je potrebna neprestana oskrba kambijevih celic z avksinom, kar zagotavljajo rastoči poganjki in razvijajoči se brsti, s čimer omogočajo neprekinjene celične delitve (SUNDBERG / UGGLA / TUOMINEN 2000, ORIBE / FUNADA / KUBO 2003). Vzrok za prekinitev kambijeve aktivnosti je lahko pomanjkanje avksina. Znižane temperature v našem poskusu bi lahko vplivale na hitrost bazipetalnega avksinskega transporta (GRIČAR *et al.* 2006, 2007). Po drugi strani pa naj bi bil obseg delitev kambijevih celic odvisen tudi od preskrbe s saharozo iz skladiščnih tkiv (ORIBE / FUNADA / KUBO 2003). Koncentracijski gradienti topnih sladkorjev v razvijajočem se vaskularnem tkivu kažejo, da naj bi imeli sladkorji (poleg energije in kot sestavine za strukture ter shranjevanje) tudi vlogo razvojnih regulatorjev. Razmerje

med avksinom in saharozo v radialni smeri naj bi uravnavalo proces diferenciacije v floem ali ksilem (UGGLA *et al.* 2001).

SUMMARY

The growth and development of trees are controlled by internal and external factors. The characteristics of the tree species in temperate climatic zone is the periodic alternation of the cambial activity and dormance (resting) periods, which is generally related to the alternations of cold and hot or dry and rainy seasons. The signals that determine the beginning, cessation and the rate of individual processes of wood and phloem formation derive from environment. The influence of specific climatic factors on the mechanism of xylem and phloem formation can be studied on trees that are growing in their natural environment or under experimentally controlled conditions. By exposing young stems, saplings or parts of trees to controlled conditions during the period of cambial activity or dormancy, additional information on factors that influence cambial activity and cell development can be obtained. In the present paper, a review of publications on controlled experiments of heating and cooling of trees and their significance for studies of radial tree growth is presented. Experiments carried out by different researchers in a number of tree species have demonstrated that it is possible to affect cambial activity and processes of wood and phloem formation and, in turn, their anatomical structure; however, the response of cambium to locally elevated or decreased temperatures differed in various evergreen and deciduous tree species. Our most recent findings show that tree age and thickness of bark (i.e. outer dead bark) appear to influence the effect of experimentally elevated or decreased temperatures on cambial activity and cell development. External factors are very important for cambial activity and cell differentiation, but the influence of internal factors (phytohormones, sugars, etc.) is certainly not negligible as well.

ZAHVALA **ACKNOWLEDGEMENTS**

Naše raziskave, opravljene v letih 2004 in 2005, so bile financirane s strani Javne agencije za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije (Ministrstvo za visoko šolstvo, znanost in tehnologijo RS) v okviru doktorskega študija (programa za usposabljanje mladih raziskovalcev) na Oddelku za lesarstvo, Biotehniška fakulteta UL, raziskave v letih 2007 in

2008 so bile opravljene v okviru podoktorskega projekta Z4-9662-0404-06 (11.2006-31.12.2008) na Gozdarskem inštitutu Slovenije ter v letu 2009 v okviru raziskovalnega programa Gozdna biologija, ekologija in tehnologija P4-0107. Zahvaljujem se Špeli Jagodic in Robertu Krajncu z Gozdarskega inštituta Slovenije ter Martinu Zupančiču in Petru Cundru z Oddelka za lesarstvo za pomoč pri izvedbi eksperimentov. Prispevek je bil pripravljen v okviru raziskovalnega programa Gozdna biologija, ekologija in tehnologija P4-0107.

VIRI

REFERENCES

- ALONI, R. / FEIGENBAUM, P. / KALEV, N. / ROZOVSKY, S., 2000. Hormonal control of vascular differentiation in plants: the physiological basis of cambium ontogeny and xylem evolution.- V: Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Savidge R.A., Barnett J.R., Napier R. (eds.). BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK: 223-236.
- ANTONOVA, G.F. / STASOVA, V.V., 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems.- *Trees*, 7: 214-219.
- BARNETT, J.R. / MILLER, H., 1994. The effect of applied heat on graft union formation in dormant *Picea sitchensis* (Bong.) Carr.- *Journal of Experimental Botany*, 45: 135-143.
- BEGUM, S. / NAKABA, S. / ORIBE, Y. / KUBO, T. / FUNADA, R., 2007. Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*).- *Annals of Botany*, 100: 439-447.
- ČUFAR, K. / PRISLAN, P. / DE LUIS, M. / GRIČAR, J., 2008. Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe.- *Trees*, 22: 749-758.
- DESLAURIERS, A. / MORIN, H., 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables.- *Trees*, 19: 402-408.
- GINDL, W. / GRABNER, M. / WIMMER, R., 2000. The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width.- *Trees*, 14: 409-414.
- GRIČAR, J. / ČUFAR, K. / OVEN, P. / SCHMITT, U., 2005. Differentiation of terminal latewood tracheids in silver fir during autumn.- *Annals of Botany*, 95: 959-965.
- GRIČAR, J. / ZUPANČIČ, M. / ČUFAR, K. / KOCH, G. / SCHMITT, U. / OVEN, P., 2006. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in stem of Norway spruce.- *Annals of Botany*, 97: 943-951.
- GRIČAR, J. / ZUPANČIČ, M. / ČUFAR, K. / OVEN, P., 2007. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce.- *Wood Science and Technology*, 41: 463-475.
- KIRDYANOV, A. / HUGHES, M. / VAGANOV, E. / SCHWEINGRUBE, R.F. / SILKIN, P., 2003. The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic.- *Trees*, 17: 61-69.
- KRABEL, D. Influence of sucrose on cambial activity. 2000.- V: Cell and molecular biology of wood formation. Savidge R.A., Barnett J.R., Napier R. (eds.). BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK: 113-125.
- LACHAUD, S. / CATESSON, A.M. / BONNEMAIN, J.L., 1999. Structure and functions of the vascular cambium.- *Life Sciences*, 322: 633-650.
- LARCHER, W., 2003. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. 4th Edition.- Springer – Verlag Berlin, Heidelberg, 513 s.
- LARSON, P.R., 1994. The vascular cambium.- Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 725 s.
- MELLEROWICZ, E.J. / COLEMAN, W.K. / RIDING, R.T. / LITTLE, C.H.A., 1992. Periodicity of cambial activity in *Abies balsamea*. I. Effects of temperature and photoperiod on cambial dormancy and frost hardiness.- *Physiologia Plantarum*, 85: 515-525.
- ORIBE, Y. / KUBO, T., 1997. Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers.- *Tree Physiology*, 17: 81-87.
- ORIBE, Y. / FUNADA, R. / SHIBAGAKI, M. / KUBO, T., 2001. Cambial reactivation in locally heated stems of the evergreen conifer *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters.- *Planta*, 212: 684-691.
- ORIBE, Y. / FUNADA, R. / KUBO, T., 2003. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters.- *Trees*, 17: 185-192.
- PANSHIN, A.J. / DE ZEEUW, C., 1980. Textbook of wood technology. 4th Edition.- New York, McGraw-Hill: 722 s.
- ROSSI, S. / DESLAURIERS, A. / ANFODILLO, T. / MORIN, H. / SARACINO, A. / MOTTA, R. / BORGHETTI, M., 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length.- *New Phytologist*, 170: 301-310.
- ROSSI, S. / DESLAURIERS, A. / ANFODILLO, T. / CARRARO, V., 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes.- *Oecologia*, 152: 1-12, DOI 10.1007/s00442-006-0625-7
- SAVIDGE, R.A. / WAREING, P.F., 1981. A tracheid differentiation factor from pine needles.- *Planta*, 153: 395-404.
- SAVIDGE, R.A., 2000. Intrinsic regulation of cambial growth.- *Journal of Plant Growth Regulation*, 20: 52-77.
- SUNDBERG, B. / UGGLA, C. / TUOMINEN, H., 2000. Cambial growth and auxin gradients.- V: Cell and molecular biology of wood formation. Savidge R.A., Barnett J.R., Napier R. (eds.). BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK: 169-188.
- TERASHIMA, N., 2000. Formation and ultrastructure of lignified plant cell walls.- V: New horizons in wood anatomy. Kim Y.S. (ed.), Proceedings of the 4th. Pacific Regional Wood Anatomy Conference. Chonnam National University Press, Kwangju, Korea South: 169-180.
- UGGLA, C. / MAGEL, E. / MORITZ, T. / SUNDBERG, B., 2001. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine.- *Plant Physiology*, 125: 2029-2039.
- WODZICKI, T.J., 2001. Natural factors affecting wood structure.- *Wood Science and Technology*, 35: 5-26.