

NASTAJANJE LESA PRI BUKVAH Z DVEH RASTIŠČ NA RAZLIČNIH NADMORSKIH VIŠINAH

Wood formation in beech from two sites at different altitudes

Izvleček: Predstavljamo časovno dinamiko kambijeve aktivnosti in nastanka lesa pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) z rastišča Panška reka (400 m n.m.v.) in Menina planina (1200 m n.m.v.) v letu 2008. Raziskave smo opravili na tkivih lesa, kambija in skorje, odvzetih iz odraslih dreves s pomočjo metode mikro vzorčenja v tedenskih intervalih med vegetacijsko dobo. Delitve v kambiju so se na Panški reki začele prej (med 14. aprilom in 12. majem) in zaključile kasneje (med 30. junijem in 25. avgustom) kot na Menini planini (začetek med 16. in 23. majem ter zaključek med 30. junijem in 25. julijem). Najintenzivnejše celične delitve smo na obeh rastiščih zabeležili nekaj dni pred poletnim solsticijem. Na Panški reki je nastajanje lesa trajalo od 11 do 19 tednov, srednja širina branike pa je bila približno 3 mm. Na Menini planini je nastajanje lesa trajalo 6 do 7 tednov, srednja širina branike pa je bila približno 1 mm. Na Panški reki so bili tedenski prirastki lesa v povprečju skoraj trikrat večji kot na Menini planini, večja je bila tudi variabilnost med drevesi. To so potrdile tudi dendrokronološke raziskave. Primerjave lokalnih kronologij širin branik nakazujejo, da na Panški reki poletne visoke temperature in poletna suša negativno vplivajo na širine branik, na Menini planini pa vladajo visokogorske razmere, kjer imajo višje poletne temperature pozitiven vpliv na rast.

Ključne besede: bukev, (*Fagus sylvatica* L.), delovanje kambija, nastajanje lesa, dendrokronologija

Abstract: We present the dynamics of cambial activity and wood formation in beech (*Fagus sylvatica* L.) from two sites Panška reka (400 m a.s.l.) and Menina planina (1200 m a.s.l.) in 2008. Research was conducted on the tissues of wood, cambium and bark taken from adult trees using the micro-coring technique. The cores were taken at weekly intervals during the vegetation period. Cambial divisions began at Panška reka earlier (between 14 April and 12 May) and finished later (between 30 June and 25 August) than at Menina planina (onset between 16 and 23 May, end between 30 June and 25 July). The highest cell production was recorded at both sites few days before the summer solstice. At Panška reka, the formation of tree-ring lasted 11 to 19 weeks and the mean tree-ring width was about 3 mm. At Menina planina the production of wood lasted 6 to 7 weeks, and the mean tree-ring width was 1 mm. Greater variability among trees at Panška reka was also confirmed with dendrochronological investigations. Comparisons of local tree-ring chronologies indicated that summer drought and high summer temperatures negatively affected variation of tree-ring widths at Panška reka. The situation at Menina planina corresponded to high mountain conditions where higher summer temperatures positively affect the growth.

Keywords: beech, (*Fagus sylvatica* L.), cambial activity, wood formation, dendrochronology

UVOD

Bukev (*Fagus sylvatica* L.) spada med najpomembnejše drevesne vrste v Sloveniji. Pojavlja se v več kot treh četrтинah slovenskih gozdov, njena lesna zaloga pa trenutno predsta-

vlja približno tretjino skupne lesne zaloge (Brus, 2005). Po podatkih Zavoda za gozdove njeno skupno lesno zalogo v Sloveniji ocenjujejo na okvirno 100 milijonov kubičnih metrov lesa (Zavod za Gozdove Slovenije, 2009). Bukov les je pomembna industrijska surovina, na kateri temelji proizvodnja luščenega furnirja in vezanega lesa, ki predstavlja izhodišče za široko paleto najvrednejših lesnih proizvodov.

* Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Jamnikarjeva 101, SI-1000 Ljubljana, e-pošta: peter.prislan@bf.uni-lj.si

Bukovina se poleg tega uporablja tudi za rezan furnir, pohištvo, galanterijske izdelke, ročaje orodij, železniške pragove in redkeje za konstrukcije. Bukovina je pri nas glavna lesna vrsta za drva, predelujejo pa jo tudi v oglje, celulozo, papir in iverne ter vlaknene plošče (Čufar, 2006).

Velika razširjenost, zaloga in široka uporabnost bukovine kaže na njen velik ekonomski pomen. Poleg tega bukev v zadnjih letih postaja vse bolj zanimiva drevesna vrsta za okoljske študije. Na območju njenega naravnega areala vse bolj spoznavajo njen pomen za biogeografske študije (npr. Di Filippo in sod., 2007). Ker so v lesu shranjene informacije o vplivih okolja na rast drevesa, je vse bolj zanimiva tudi za dendroekološke in dendroklimatološke študije (npr. Dittmar in sod., 2003). Pri tovrstnih študijah so pomembne raziskave zaporedij datiranih branik v lesu, za katere vemo, kdaj so nastale, praviloma pa premo poznamo, na kakšen način se vpliv okoljskih dejavnikov in klime kaže v zgradbi lesa. To bi lahko pojasnili, če bi vedeli, kako nastaja les. Pri tem se v zadnjem času vse bolj zavedamo, da nastajanje lesa predstavlja tudi akumulacijo oz. skladiščenje ogljika in energije, ki v lesu lahko ostaneta vezana dolga leta (npr. Lipušček in Tišler, 2003).

Čeprav skupno zalogo bukovine merimo v milijonih kubičnih metrov, se nastanek lesa začne z delitvami celic v kambiju. Kambij, ki proizvaja nove celice, deluje le nekaj mesecev na leto (v grobem od aprila do septembra), razvoj posamezne celice lesa bukve pa traja od enega do dveh mesecev (Prislan in sod., 2009). Zgradba bukovine in posledično njene lastnosti, so zelo odvisne od celične zgradbe, ki se določi v procesu oblikovanja (diferenciacije) celic.

Glede na to postajajo vse bolj zanimive tudi raziskave nastajanja lesa, ki so pomembne z različnih vidikov kot so: produktivnost dreves in sestojev, kakovost lesa, učinek klimatskih sprememb na ekosisteme, akumulacija ogljika itd.

V pričujoči študiji smo raziskali časovno dinamiko kambijeve aktivnosti in nastanka lesa pri bukvah z dveh rastišč: Panška reka in Menina planina v letu 2008.

MATERIALI IN METODE

Raziskava nastajanja lesa je bila opravljena na bukvah (*Fagus sylvatica* L.) z rastišč Panška reka v bližini Ljubljane (46°00'S, 14°40'V, 400 m n.m.v.) in Menina planina (46°16'S, 14°48'V, 1200 m n.m.v.). Bukve na obeh rastiščih rastejo v gozdni združbi Blechno fagetum. V letu 2008 so v Ljubljani, kjer so razmere podobne kot na Panški reki, zabeležili povprečno letno temperaturo 11,6 °C in 1490 mm padavin (podatki Gozdarskega inštituta Slovenije). Razmere na Menini planini pa so dokaj podobne kot na Krvavcu, kjer so v preteklem letu zabeležili povprečno letno temperaturo 3,9 °C in 1542 mm letnih padavin (podatki Agencije Republike Slovenije za okolje).

Na obeh rastiščih smo izbrali po šest dominantnih ali kodominantnih, zdravih bukovih dreves, starih nad 100 let. Med rastno sezono 2008 (od marca do oktobra) smo v tedenskih intervalih na prsni višini debel odvzeli vzorce (mikroizvrtke) s pomočjo orodja Trephor. Odvzeti vzorci so vsebovali floem, kambij in zunanji ksilem (les). Da bi se izognili vplivu poškodovanja debela, je bil razmak med mesti odvzema vzorcev najmanj 10 cm. Takoj po odvzemu smo vzorce fiksirali v raztopini formalina, očetne kisline in etanola (FAA). Po enem tednu fiksacije smo jih prepojili s parafinom v komori za preparacijo tkiv Leica TP 1020-1. Vzorce smo najprej dehidrirali v etanolu naraščajoče koncentracije (70 %, 90 %, 95 % in 100 %) in raztopini bio-clear (D-limonen), nato pa jih prepojili s tekočim parafinom, segretim na 65 °C (Rossi in sod., 2006a). Iz prečno orientiranih vzorcev, vklopljenih v parafinske bloke smo nato narezali 10 µm do 12 µm debele rezine lesa, kambija in floema (prečni prerez) s pomočjo rotacijskega mikrotoma Leica RM 2245 ob uporabi nožev Feather N35H.

Rezine smo prenesli na objektna stekla, premazana z albuminom, ki omogoča boljšo oprijemnost rezin. Nato smo jih pol ure sušili pri 70 °C ter v nadaljevanju iz njih s pomočjo raztopine bio-clear odstranili odvečen parafin. Nazadnje smo rezine 10 minut barvali v mešanici barvil safranin in astra modro (raztopina 40 mg safranina in 150 mg astra modro v 100 ml demineralizirane vode z dodatkom 2 ml očetne kisline) (Van der Werf, 2007), jih sprali v etanolu, dehidrirali in vklopili v Euparal.

Za opazovanje, štetje in merjenje celic ter tkiv v različnih fazah diferenciacije smo uporabili svetlobni mikroskop Nikon Eclipse 800 (svetlo polje in polarizirano svetlobo), digitalno kamero DS-Fi1 in sistem za analizo slike NIS Elements BR3.

Spremljali smo širino kambija in dinamiko nastajanja ksilemske branike med rastno sezono 2008. Na preparatih smo vedno prešteli število slojev celic v kambiju in izmerili širino kambija ter nastajajoče ksilemske branike v vsaj treh radialnih nizih. Za vsak odzem smo izračunali povprečno širino prirastka, nastajanje branike 2008 pa smo nato analizirali s pomočjo Gompertzove funkcije (Rossi in sod., 2003):

$$y = A \exp [-e^{(B-kt)}], \quad (1)$$

kjer je y tedenska kumulativna širina lesnega prirastka (v µm), t je dan v letu, A je zgornja asimptota, ki predstavlja maksimalno širino branike (v µm), B je mesto na osi x in oceni začetek kambijeve aktivnosti, k pa je mesto prevoja krivulje.

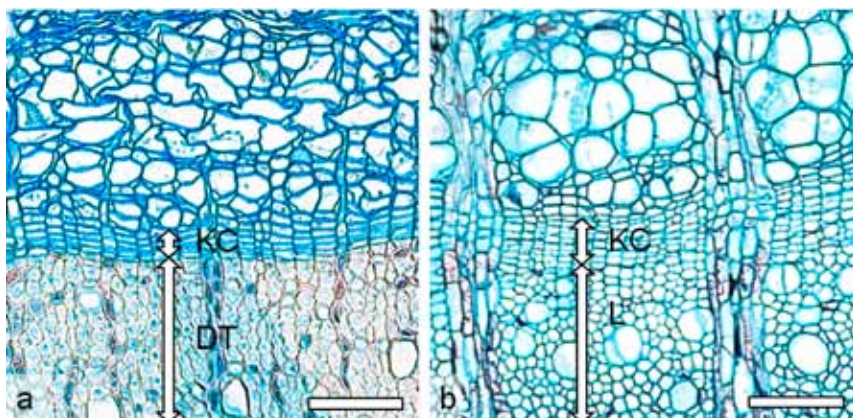
Dendrokronološke analize smo opravili na kolutih posekanih dreves (po 14 dreves z vsakega rastišča). Drevesa na Panški reki so bila posekana ob koncu leta 2006, na Me-

nini planini pa ob koncu leta 2009. Za analize smo s spodnjega dela debla odvzeli kolote debeline približno 10 cm. Iz kolotov smo izžagali vzorce, ki so vsebovali po dva reprezentativna radialna izseka od stržena do skorje. Zračno suh les smo zbrusili. Na obdelanih prečnih prerezih smo izmerili širine branik vzdolž dveh radijev. Zaporedja širin branik smo sinhronizirali in datirali ter sestavili lokalno kronologijo širin branik za vsako rastišče. Za merjenje in izračun dendrokronoloških parametrov smo uporabili programa TSAP-Win in TSAP/X.

REZULTATI

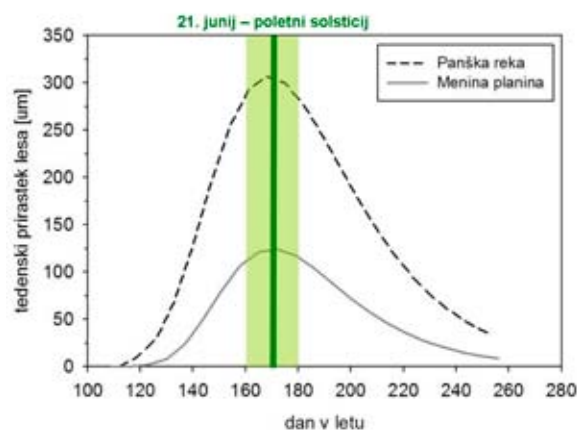
V sredini marca 2008, ko smo pričeli z odvzemom vzorcev na Panški reki, je bil kambij v mirujočem stanju in je štel 4–5 slojev celic (Slika 1a). Čas začetka celičnih delitev, ki smo ga določili na podlagi povečanega števila celic v kambiju (do 8 slojev, slika 1b), se je med vzorčnimi drevesi na tem rastišču nekoliko razlikoval. Delitve v kambiju so se pri dveh bukvah (št. 4 in 6) začele med 14. in 21. aprilom, pri dveh (št. 1 in 3) med 21. in 28. aprilom in pri dveh (št. 2 in 5) med 5. in 12. majem 2008 (Slika 3A). Na rastišču Menina planina smo zabeležili reaktivacijo kambija nekoliko kasneje, variabilnost med drevesi pa je bila manjša. Podobno kot na Panški reki se je število kambijevih celic ob njegovi reaktivaciji iz 4–5 slojev povečalo na okoli 8 slojev. Celične delitve so se pri petih drevesih začele v tednu med 16. in 23. majem, samo pri bukvi št. 4 pa en teden prej (Slika 3B).

Naraščanje širine branike je sledilo sigmoidni krivulji v obliki črke S. Na začetku je bilo počasnejše, sledila je pozitivna eksponentna faza, nato pa se je proti koncu rastne sezone rast postopoma upočasnila. Za izravnavo podatkov smo uporabili Gompertzovo funkcijo, ki je izmed vseh sigmoidnih krivulj najprimernejša za opis debelinske rasti dreves (Rossi in sod., 2003, 2006). Gompertzova funkcija ima asimetrično obliko, točka prevoja pa nastopi pred sredino rastne sezone. Časovno dinamiko tedenskega priraščanja lesa opisuje krivulja zvonaste oblike (slika 2), ki matematično predstavlja odvod sigmoidne krivulje. Krivulji na sliki 2 opisujeta povprečno tedensko priraščanje, oz. koliko lesa je nastalo v posameznem tednu na posameznem rastišču. Tedenski prirastki lesa so bili pri bukvah na Panški reki v povprečju 2,5 krat večji kot na Menini planini, višek priraščanja pa smo na obeh ploskvah zabeležili istočasno, to je približno en teden pred poletnim solsticijem.

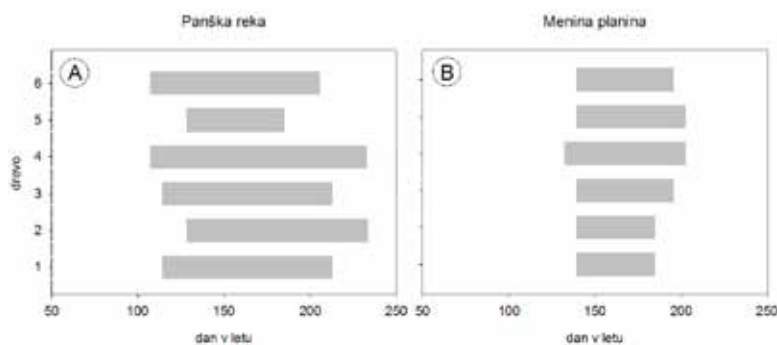


Slika 1: Dormanten (a) in aktiven (b) kambij (KC) pri bukvi: (a) 15. marca 2008, ko je KC še v dormantnem stanju, imajo celice KC manjše radialne dimenzije in nekoliko debelejšje celične stene. Pod KC so vidne popolnoma izoblikovane celice (DT) lesne branike 2007. (b) Okoli poletnega solsticija (23. junija 2008), ko so celične delitve najintenzivnejše, je KC širok 8 slojev celic, pod njim je širok pas celic lesa v fazi površinske rasti (L), ki imajo modro obarvane, nelignificirane primarne celične stene.

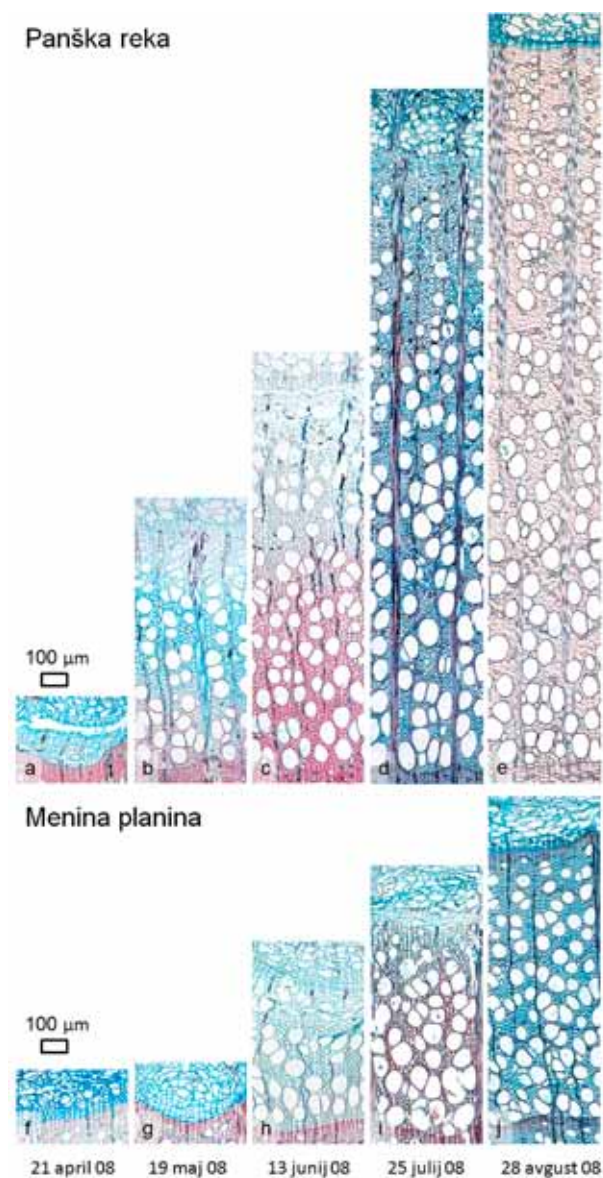
V juliju se je priraščanje lesa začelo upočasnjevati na obeh rastiščih. Obenem je začelo upadati tudi število celic v kambiju. Delitve v kambiju so se pri bukvah na Menini planini v splošnem zaključile prej kot na Panški reki, in sicer pri dveh drevesih (št. 1 in 2) med 30. junijem in 7. julijem, pri dveh (št. 3 in 6) med 11. in 18. julijem ter pri dveh drevesih (št. 4 in 5) med 18. in 25. julijem 2008. Na Panški reki je bila variabilnost med drevesi večja, debelinska rast pri bukvi št. 5 pa se je ustavila že v prvem tednu julija (30. junija do 7. julija), šele tri tedne kasneje pa pri naslednjem drevesu št. 6 (med 21. in 28. julijem). Pri drevesih št. 1 in 3 so se delitve v kambiju končale med 28. julijem in 4.



Slika 2. Povprečni tedenski prirastki lesa na posameznem rastišču v letu 2008, izračunani s pomočjo Gompertzove funkcije.



Slika 3: Obdobje nastajanja lesa pri posameznih bukvah v letu 2008 na (A) Panški reki in na (B) Menini planini.



Dendrokronološke analize so pokazale, da so bila drevesa na Panški reki v splošnem mlajša kot na Menini planini. Na Panški reki smo sestavili lokalno kronologijo širin branik dolgo 135 let, za Menino planino pa 158 let. Standardni statistični kazalniki obeh neindeksiranih kronologij, izračunani s programom TSAP-Win pa kažejo, da je bila srednja širina branik na Panški reki večja, večji je bil tudi standardni odklon (STD) in avtokorelacija (AC1), srednja občutljivost (MS) pa je bila na obeh rastiščih primerljiva (preglednica 1).

Kronologiji Panške reke in Menine planine nista podobni niti vizualno (slika 5) niti statistično, saj je bila t-vrednost po Baillieuju in Pilcherju (tBP) primerjave med kronologijama nižja od 1, dve kronologiji pa sta statistično podobni,

avgustom 2008, pri drevesih št. 2 in 4 pa šele od 18. do 25. avgusta 2008. Razvoj zadnjih nastalih celic lesa je po zaključku delitev v kambiju potekal na Panški reki še 2 do 3 tedne, na Menini planini pa do 5 tednov.

Poleg večje intenzivnosti priraščanja lesa je bila tudi kambijeva aktivnost pri bukvah na Panški reki približno 2,5 krat daljša kot na Menini planini. Na Panški reki je trajala 11 do 19 tednov ($15,17 \pm 4,26$) tedna, na Menini planini 6 do 7 tednov ($6,83 \pm 0,75$) (slika 3). Obenem smo na Panški reki zasledili tudi večjo variabilnost med drevesi v smislu trajanja nastanka lesa (slika 3A).

Ker dolžina kambijeve aktivnosti in hitrost nastajanja celic določata širino letnega prirastka lesa, so bile širine branik, nastalih v letu 2008, pri bukvah na Panški reki skoraj trikrat večje kot na Menini planini. Branika, nastala v letu 2008, je bila na Panški reki v povprečju široka približno 3 mm ($2954,56 \pm 1652,42 \mu\text{m}$), na Menini planini pa približno 1 mm ($1020,59 \pm 388,06 \mu\text{m}$) (slika 4).

Kronologiji Panške reke in Menine planine nista podobni niti vizualno (slika 5) niti statistično, saj je bila t-vrednost po Baillieuju in Pilcherju (tBP) primerjave med kronologijama nižja od 1, dve kronologiji pa sta statistično podobni,

Slika 4: Nastanek branike bukve med vegetacijsko dobo 2008, prečni prerezi. Panška reka, drevo 6: (a) delitve v kambiju so se že pričele, (b) prve popolnoma diferencirane celice ranega lesa, (c) najintenzivnejše celične delitve, širina branike narašča, (d) delitve v kambiju so se upočasnile, večji del branike je že izoblikovan, (e) branika je popolnoma izoblikovana - kambij ne proizvaja novih celic. Menina planina, drevo 4: (f) delitve v kambiju se še niso pričele, (g) število celic v kambiju se je povečalo, (h) celične delitve so najintenzivnejše, (i) delitve so se upočasnile, (j) branika je popolnoma izoblikovana. Lignificirane celične stene tkiv so obarvane rdeče (safranin), neliignificirane pa modro (astra modro).

Preglednica 1. Statistični podatki o kronologijah bukve s Panške reke in Menine planine: časovni razpon in dolžina (v letih), število vključenih dreves, srednja širina branik (mm), MS-srednja občutljivost, STD-standardni odklon, AC1 – avtokorelacija 1. reda. Vrednosti so izračunane za neindeksirane kronologije širin branik s pomočjo programa TSAP-Win.

Šifra	Razpon (leta)	Dolžina	Število dreves	Srednja širina branik (mm)	STD	MS	AC1
Panška reka	1873 - 2007	135	14	1,69	0,53	0,18	0,78
Menina planina	1852 - 2009	158	14	1,51	0,40	0,17	0,72

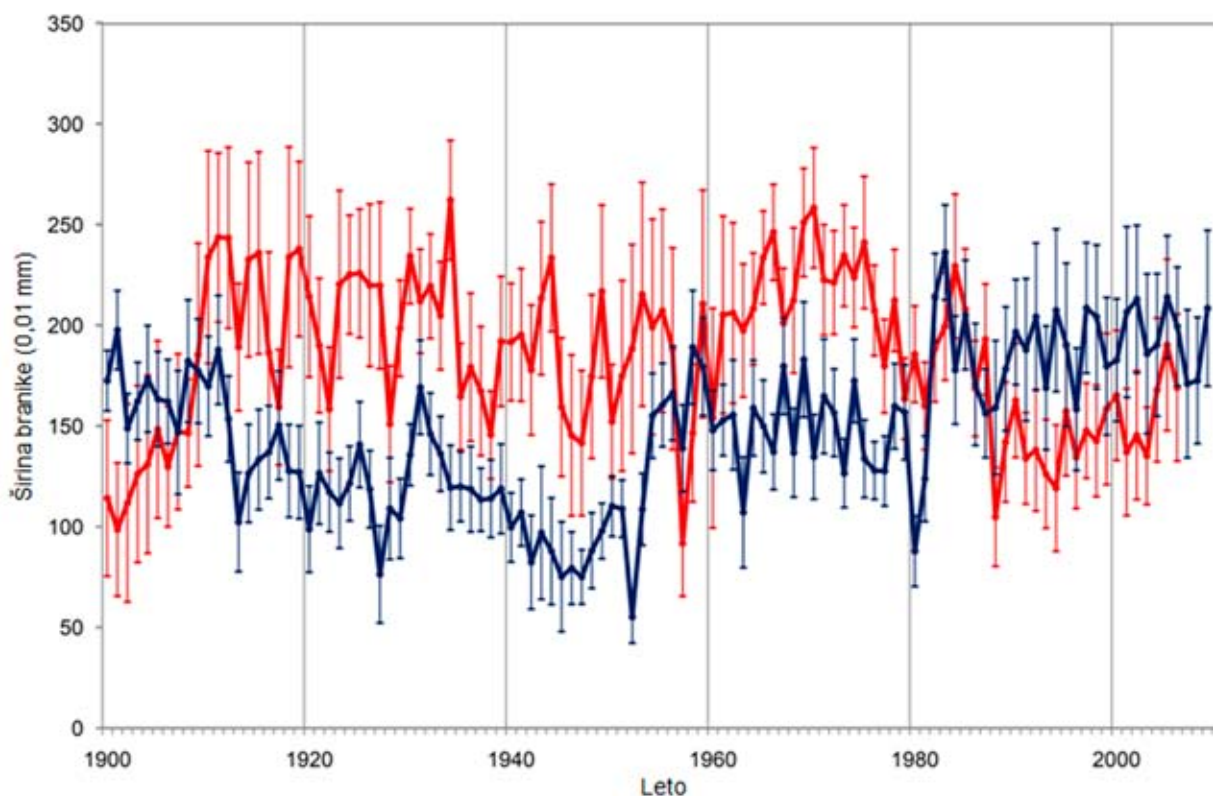
kadar je tBP nad 4 (prim. Levanič 1996). V nadaljevanju smo primerjali kronologijo Panške reke s petimi kronologijami z različnih rastišč v Sloveniji z nadmorskih višin do 1000 m. Primerjava je pokazala, da je kronologija Panške reke statistično podobna s kronologijami rastišč pri Mokronogu, na Gorjancih, pri Pivški jami, pri Kočevski reki in na Mašunu, kazalniki tBP pa so bili 10,7; 5,7; 4,8; 4,5; in 5,8. Kronologija Menine planine se je ujemala s kronologijami bukve z visokogorskih rastišč (nad 1000 m nadm. v.) s Planine Kal nad Tolminom (tBP 4,8), z rastišč Paularo in Tre Confini (Tromeja) v Italiji (tBP 5,1 in 6,1) ter z rastišča Hallstatt (Dachstein) v Avstriji (tBP 5,9). Kronologije so predstavljene v virih Di Filippo in sod. (2007) in Čufar in sod. (2008a). Te primerjave kažejo, da na Panški reki na

rast bukve vplivajo drugačni (klimatski) dejavniki kot na Menini planini.

RAZPRAVA

V letu 2006 smo opravili prvo vzorčenje tkiv bukve za študije nastajanja lesa v Sloveniji in to na rastišču Panška reka (Prislan, 2007; Čufar in sod., 2008d). Celične delitve v kambiju so se začele v drugi polovici aprila, kar je sovpadalo z razvojem prvih listov (Čufar in sod., 2008c). Dendrokronološke raziskave so pokazale, da je Panška reka dokaj reprezentativno rastišče za rast bukve na nadmorskih višinah 300–1000 m v Sloveniji (Čufar in sod., 2008 a).

V letu 2008 smo s študijami sezonske dinamike nastanka



Slika 5: Lokalna kronologija za Panško reko (rdeče) in Menino planino (modro). Prikazano je povprečje in 95 % interval zaupanja.

lesa pri bukvi nadaljevali in v raziskave poleg Panške reke vključili še rastišče Menina planina, saj so predhodne dendrokronološke raziskave nakazale, da se rastni vzorci bukve v Alpah na nadmorskih višinah nad 1200 m značilno razlikujejo od tistih na nižje ležečih rastiščih (Čufar in sod., 2008a).

Na Menini planini smo v letu 2008 reaktivacijo kambija zabeležili 2–3 tedne kasneje kot na Panški reki. To je najverjetneje posledica nižjih temperatur ozračja in tal ter snega, ki običajno obleži do konca aprila oz. začetka maja. Ti dejavniki omejujejo začetek kambijeve aktivnosti na višje ležečih rastiščih (Kirdyanov, 2003), to pa je tudi v skladu z ugotovitvami Rossija in sodelavcev (2008), da les pri iglavcih s hladnejših področij severne poloble začne nastajati, ko pomladne minimalne, srednje in maksimalne temperature zraka presežejo (4–5) °C, (8–9) °C oz. (13–14) °C.

Čeprav je bukev zelo razširjena evropska vrsta, so raziskave sezonske dinamike nastajanja lesa pri tej vrsti nasploh redke. Poznamo le dve tovrstni študiji iz severne Evrope. Schmitt in sodelavci (2000) so ugotovili, da je les pri bukvah v bližini Hamburga v Nemčiji začel nastajati šele okoli 10. maja. Tudi Van den Werf in sodelavci (2007) so pri bukvi na Nizozemskem začetek priraščanja lesa zabeležili v prvi polovici maja. Ugotovitve obeh raziskovalnih skupin skupaj z našimi rezultati nakazujejo, da se kambij pri bukvah z višjih nadmorskih višin in višjih zemljepisnih širin aktivira kasneje kot na primer na nižje ležečih rastiščih v Sloveniji, kjer so razmere za rast bukve optimalne.

Podatki o obdobju, ko je produkcija celic lesa najintenzivnejša, so za različne vrste različni. Pri iglavcih, ki rastejo v hladnejših področjih severne poloble, so raziskovalci zabeležili najbolj intenzivno nastajanje novih celic okoli poletnega solsticija, ko je dan najdaljši (Horacek in sod., 1999, Rossi in sod., 2006a, 2007, Gričar, 2006). V redkih študijah pri listavcih so največjo stopnjo celične produkcije zabeležili nekoliko prej; med drugo polovico maja in začetkom junija (Schmitt in sod., 2000, Gričar, 2008, Marion in sod., 2007). Podobno smo opazili tudi pri bukvah s Panške reke v rastni sezoni 2006 (Prislan, 2007), najnovejše analize iz leta 2008 pa kažejo, da so bili tedenski prirastki lesa na Panški reki in Menini planini največji okoli poletnega solsticija. Rezultati nakazujejo, da je maksimum debelinske rasti, poleg dolžine dneva, odvisen tudi od klimatskih razmer tekočega leta.

Kambijeve aktivnost se je pri bukvah na Menini planini zaključila v juliju (od 30. junija do 25. julija), na Panški reki pa pri posameznih drevesih do en mesec kasneje (od 30. junija do 25. avgusta 2008). V letu 2006 se je kambijeve aktivnost pri bukvah na Panški reki zaključila med 25. julijem in 16. avgustom, zadnje nastale celice pa so za popoln razvoj potrebovale še nadaljnje tri tedne (Prislan, 2007; Prislan in sod., 2009). Pri tem naj omenimo, da je bil

julij 2006 izjemno vroč in da so bile takrat po podatkih ARSO v Ljubljani, ki ima primerljivo klimo kot Panška reka, zabeležene julijske povprečne in maksimalne temperature 23,6°C in 30,2°C precej nad dolgoletnim (1960–2006) povprečjem, ki znaša 20,4 °C in 26,5 °C.

Van den Werf in sodelavci (2007) so pri bukvi na Nizozemskem kambijevo aktivnost zasledili tudi septembra. Podobno so za bukev v severni Nemčiji ugotovili tudi Schmitt in sodelavci (2000) ter za ostrolistni javor v Ljubljani Marion in sodelavci (2007). Gričar (2008) je pri gradnih v Ljubljani v letu 2007 zabeležila konec kambijeve aktivnosti v sredini avgusta, zadnje nastale celice pa so za popoln razvoj potrebovale 4–5 tednov.

Razvoj zadnjih nastalih celic po zaključku delitev v kambiju je potekal na Panški reki še 2 do 3 tedne, na Menini planini pa še 5 tednov. V letu 2006 je razvoj zadnjih nastalih celic pri bukvi trajal še 4 tedne po zaključku delitev v kambiju (Prislan in sod., 2009). Gričar in sodelavci (2005) so pri jelki ugotovili, da je zaključek diferenciacije terminalnih traheid kasnega lesa odvisen od trajanja kambijeve aktivnosti. Pri drevesih z ozkimi branikami se je razvoj zadnjih nastalih celic zaključil prej kot pri drevesih s širokimi branikami.

Dendroklimatološke analize bukve s Panške reke (Čufar in sod., 2008a) in dobro ujemanje lokalne kronologije Panške reke s kronologijami bukve z nadmorskih višin do 1000 m kažejo, da se bukev na teh rastiščih odzove na poletno sušo in vročino z zmanjšanjem prirastka. Pri tem so pomembne zlasti temperature (negativen vpliv) in padavine (pozitiven vpliv) v juniju, ko je dan najdaljši in je priraščanje lesa najintenzivnejše. Junijske razmere so v Sloveniji nasploh zelo variabilne, o njihovem pomenu pa smo podrobneje razpravljali v članku o rekonstrukciji junijske klime v osrednji Sloveniji in njenem vplivu na rast hrasta (Čufar in sod., 2008b).

Za bukev z Menine planine še ni bila opravljena dendroklimatološka analiza, lahko pa posredno sklepamo, da na rast drevja na tem rastišču, podobno kot na drugih alpskih rastiščih v Sloveniji, Italiji in Avstriji pozitivno vplivajo temperature v času vegetacijske dobe, predvsem v maju, juliju in avgustu (prim. Di Filippo in sod., 2007).

Rezultati nakazujejo, da se časovna dinamika nastajanja lesa pri bukvi med leti lahko precej razlikuje in da sta tako dinamika kot maksimum debelinske rasti odvisna od dolžine dneva in klimatskih razmer tekočega leta. Omenjene zakonitosti je mogoče bolje spoznati le, če raziskave potekajo več let zapored na istem rastišču. Poleg večje intenzivnosti priraščanja lesa (v povprečju 2,5-krat), je bila tudi kambijeve aktivnost pri bukvah na Panški reki 2,5 krat daljša kot na Menini planini. Posledično so bile širine branik 2008 pri bukvah na Panški reki trikrat večje (približno

3 mm) kot na Menini planini (približno 1 mm). Poleg tega smo opazili večjo variabilnost med drevesi na Panški reki, kar so potrdile tudi dendrokronološke raziskave.

Raziskave na Panški reki v rastni sezoni 2006 in 2008 nakazujejo, da je časovna dinamika nastajanja lesa odvisna od klimatskih razmer v tekočem letu ter da obstojajo razlike med leti. V splošnem so večja intenzivnost priraščanja lesa, daljša kambijeva aktivnost in večji prirastek pri bukvah na Panški reki verjetno posledica bolj optimalne klime za rast bukve kot na Menini planini. Hkrati smo na Menini planini zabeležili manjšo variabilnost med drevesi, ki bi jo lahko pojasnili z bolj zaostrenimi pogoji za rast na tem rastišču. Na Menini planini je minimalna temperatura zraka najverjetneje med glavnimi omejujočimi dejavniki za kambijevo aktivnost, drevesa pa kratkotrajne ugodne temperature v pozni pomladi in zgodnjem poletju dobro izkoristijo za rast.

ZAHVALA

Avtorji se zahvaljujejo Javni agenciji za raziskovalno dejavnost republike Slovenije (ARRS) za finančno podporo v okviru programov Lesarstvo P4-0015 in Gozdna biologija, ekologija in tehnologija P4-0107 ter programa za usposabljanje mladih raziskovalcev. Terensko delo so nam omogočili in nam bili pri njem v veliko pomoč Marko Beber, Franc Koncila, Milko Detmar in podjetje Metropolitana d.o.o. Za njihovo pomoč se jim iskreno zahvaljujemo. Diplomantom Aljažu Sitarju, Dejanu Češnovarju in Aljažu Majerju se zahvaljujemo za njihovo pomoč pri laboratorijskem delu, ki so ga opravili v okviru priprave diplomskih nalog.

LITERATURA

1. Brus R. (2005) Dendrologija za gozdarje. Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozden vire, Ljubljana, 408
2. Čufar K. (2006) Anatomija lesa. Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Ljubljana, 185
3. Čufar K., de Luis M., Berdajs E., Prislán P. (2008a) Main patterns of variability in beech tree-ring chronologies from different sites in Slovenia and their relation to climate. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 87: 123-134
4. Čufar K., de Luis M., Eckstein D., Kajfež-Bogataj L. (2008b) Reconstructing dry and wet summers in SE Slovenia from oak tree rings series. International Journal of Biometeorology, DOI 10.1007/s00484-008-0153-8
5. Čufar K., Prislán P., de Luis M., Gričar J. (2008c) Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. Trees, DOI 10.1007/s00468-008-0235-6
6. Čufar K., Prislán P., Gričar J. (2008d) Cambial activity and wood formation in beech (*Fagus sylvatica*) during the 2006 growth season. Wood Research, 53: 1-10
7. Di Filippo A., Biondi F., Čufar K., De Luis M., Grabner M., Maugeri M., Presutti Saba E., Schirone B., Piovesan G. (2007) Bioclimatology of beech (*Fagus sylvatica* L.) in the Eastern Alps: spatial and altitudinal climatic signals identified through a tree-ring network. Journal of Biogeography, 34: 1873-1892
8. Dittmar C., Zech W., Elling W. (2003) Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. Forest Ecology and Management, 173: 63-78
9. Gričar J. (2006) Vpliv temperature in padavin na ksilogenezo pri jelki (*Abies alba*) in smreki (*Picea abies*). Doktorska disertacija. Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Ljubljana
10. Gričar J. (2008) Dinamika ksilogeneze pri gradnu v letu 2007. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 86: 45 - 50
11. Gričar J., Čufar K., Oven P., Schmitt U. (2005) Differentiation of terminal latewood tracheids in silver fir trees during autumn. Annals of Botany, 95: 959-965
12. Levanič T. (1996) Dendrokronološka in dendroekološka analiza propadajočih vladajočih in sovladajočih jelk (*Abies alba* Mill.) v dinarski fitogeografski regiji. Doktorska disertacija. Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Ljubljana
13. Horacek P., Slezingerova J., Gandelova L. (1999) Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). V: Wimmer R, Vetter RE, eds, Tree-ring analysis. Biological, methodological and environmental aspects. CAB International, Oxford, 33-54
14. Kirđyanov A., Hughes M., Vaganov E., Schweingruber 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
15. Lipušček I., Tišler V. (2003) Les - skladišče ogljika. Zbornik gozdarstva in lesarstva, 71: 71-89
16. Marion L., Gričar J., Oven P. (2007) Wood formation in urban Norway maple trees studied by the micro-coring method. Dendrochronologia, 25: 97-102
17. Prislán P. (2007) Nastajanje lesa pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) v rastni sezoni 2006. Diplomsko delo. Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Ljubljana
18. Prislán P., Koch G., Čufar K., Gričar J., Schmitt U. (2009) Topochemical investigations of cell walls in developing xylem of beech (*Fagus sylvatica* L.). Holzforschung, 63
19. Rossi S., Anfodillo T., Menardi R. (2006a) Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. IAWA Journal, 27: 89 - 97
20. Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Carraro V. (2007) Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. Oecologia, 152: 1-12
21. Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Morin H., Saracino A., Motta R., Borghetti M. (2006b) Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. New Phytologist, 170: 301-310
22. Rossi S., Deslauriers A., Gričar J., Seo J.W., Rathgeber C.W.G., Anfodillo T., Morin H., Levanič T., Oven P., Jalkanen R. (2008) Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. Global Ecology and Biogeography, 17: 696-707
23. Rossi S., Deslauriers A., Morin H. (2003) Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. Dendrochronologia, 21: 33-39
24. Schmitt U., Möller R., Eckstein D. (2000) Seasonal wood formation dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) as determined by the "pinning" technique. Journal of Applied Botany, 74: 10-16
25. Zavod za gozdove Slovenije (2009) Poročilo Zavoda za Gozdove Slovenije o gozdovih za leto 2008. Zavod za Gozdove Slovenije, Ljubljana <http://www.zgs.gov.si> (15.3.2010)
26. Werf van der G.W., Sass-Klaassen U., Mohren G.M.J. (2007) The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. Dendrochronologia, 25: 103-112