

NASTAJANJE IN STRUKTURA LESA IN FLOEMA PRI NAVADNI SMREKI

FORMATION AND STRUCTURE OF WOOD AND PHLOEM IN NORWAY SPRUCE

 Jožica Gričar^{1*}, Katarina Čufar², Peter Prislan¹

UDK: 630*811.41/.42+630*811.7

Izvirni znanstveni članek / Original scientific article

Prispelo / Received: 24. 5. 2021

Sprejeto / Accepted: 1. 6. 2021

Izvleček / Abstract

Izvleček: Baze podatkov o nastajanju lesa in floema so pomembne za razumevanje vpliva podnebnih sprememb in izrednih vremenskih dogodkov na vrstno sestavo, vitalnost dreves, produkcijo ter kakovost lesa v slovenskih gozdovih. V tem članku predstavljamo najnovejše rezultate o debelinski rasti navadne smreke (*Picea abies* (L.) Karst.) z dveh rastišč v Sloveniji, na Panški reki (PAN – 400 m n. v.) in Menini planini (MEN – 1200 m n. v.) v letih 2009–2011. Poučeno je bilo na sezonski dinamiki nastajanja ranega in kasnega lesa ter ranega in kasnega floema. Ugotovili smo, da rastiščne razmere v veliki meri vplivajo na sezonsko dinamiko nastajanja lesa in floema, kar se odraža v širini in strukturi prirastkov. Na višje ležečem rastišču MEN je bila rastna sezona približno mesec dni krajša (dolga slabe 4 mesece), posledično so bili letni prirastki ožji, in sicer v lesu za 39 % in v floemu za 15 %. Na MEN smo prehod iz ranega v kasni les v povprečju opazili le teden dni kasneje kot na PAN, medtem ko je prehod iz ranega v kasni floem nastopil v povprečju 20 dni kasneje. Informacije o vplivu rastiščnih razmer na debelinsko rast smreke in kakovost lesa so pomembne za vse deležnike v gozdno-lesni verigi, saj so lahko v pomoč pri sprejemanju ustreznih ukrepov upravljanja za prilagoditev spremenjenim razmeram.

Ključne besede: rani les, kasni les, rani floem, kasni floem, branika, kambij, navadna smreka-*Picea abies*

Abstract: Wood and phloem formation databases are important for understanding the effects of climate change and extreme weather events on species composition, tree vitality, wood production and wood quality in Slovenian forests. In this paper, we present the latest results on the radial growth of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) at two sites in Slovenia, Panška reka (PAN – 400 m a. s. l.) and Menina planina (MEN – 1200 m a. s. l.) in 2009–2011. The focus was on the seasonal dynamics of early and latewood, and early and late phloem formation. We found that site conditions greatly affected the seasonal dynamics of wood and phloem formation, which was reflected in the width and structure of annual increments. At the higher elevation MEN site, the growing season was about a month shorter (about 4 months long), which resulted in 39% and 15% narrower wood and phloem increments, respectively. At MEN, the transition from early to latewood was observed on average only a week later than at PAN, while the transition from early to late phloem occurred on average 20 days later at MEN than at PAN. Information on the impact of site conditions on radial growth of spruce and wood quality is important for all stakeholders in the forest-wood value chain, as it can help to take appropriate management measures of adaptation to changing conditions.

Keywords: earlywood, latewood, early phloem, late phloem, growth ring, cambium, Norway spruce = *Picea abies*

1 UVOD

1 INTRODUCTION

Podnebne spremembe in z njimi povezani izredni vremenski dogodki kot so suše, veter, žled, vročinski valovi in pozebe, vplivajo na vrstno sestavo, vitalnost dreves, produkcijo in kakovost lesa v slovenskih gozdovih (IPCC, 2014; Krajnc, et al., 2021). V Sloveniji je trenutno gospodarsko najpo-

membnejša drevesna vrsta navadna smreka (*Picea abies* (L.) Karst.), ki je v letu 2019 predstavljala 30,4 % delež v lesni zalogi. Vse pogostejši izredni dogodki v zadnjih letih so resno ogrozili njeno odpornost in s tem povečali dovzetnost oslabljenih dreves za napad podlubnikov ali drugih škodljivcev (de Groot & Ogris, 2019), kar se odraža v povečanem obsegu sanitarne sečnje v celotnem poseku v obdobju 2012–2017, ki znaša kar 62 % oziroma 9,4 mio m³ (Zavod za gozdove Slovenije, 2020). Posledica intenzivnih sanitarnih sečenj so velike količine dostokrat poškodovanega in manj vrednega lesa smreke na domačih in svetovnih trgih. Razlog za veliko zasto-

¹ Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana, SLO
* e-pošta: jozica.gricar@gozdis.si

² Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Jamnikarjeva 101, 1000 Ljubljana, SLO

panost smreke v slovenskih gozdovih je nekdanja gozdarska praksa, ki je pospeševala pogozdovanja s smreko, tudi v obliki monokulturnih nasadov na zanj nenevarnih rastiščih in v nižinah. Njen potencialni naravni delež je ocenjen na 8 % (Krajnc et al., 2020a). Pričakujemo, da se bodo intenzivne sanitarne sečnje nadaljevale tudi v prihodnje, obenem pa se bo nadaljevalo zmanjševanje deleža smreke v slovenski lesni zalogi.

Podnebne spremembe zaradi naraščajočih temperatur negativno vplivajo na rast dreves na rastiščih na nižjih nadmorskih višinah. Hkrati številne dendroklimatološke študije kažejo, da lahko naraščanje temperature pozitivno vpliva na debelinsko rast smreke na višje ležečih rastiščih (Levanič et al., 2009; Jevšenak et al., 2021). Podnebne spremembe bodo tako verjetno različno vplivale na rast in preživetje dreves v različnih okoljih, pri čemer moramo upoštevati še vpliv izrednih vremenskih dogodkov, ki se lahko pojavijo na globalni, regionalni ali lokalni ravni in praviloma negativno vplivajo na rast dreves.

Informacije o časovni dinamiki sezonske debelinske rasti dreves ter struktura lesa in floema lahko služijo kot kazalniki za odziv in prilagoditev dreves na dane rastiščne razmere in izjemne dogodke (Sass-Klaassen et al., 2016). Raziskave sezonske dinamike debelinske rasti dreves so časovno zamudne, saj zajemajo odvzem vaskularnih tkiv v kratkih časovnih intervalih tekom rastne dobe ter nadaljnjo pripravo vzorcev v laboratoriju za opazovanje tkiv pod mikroskopom. Posebno dragocena, a redka so večletna opazovanja, ki prikazujejo razlike v vzorcih rasti med leti na istem rastišču v odvisnosti od različnih (zunanjih) dejavnikov (Prislan et al., 2019). Zato so informacije o nastajanju lesa dokaj omejene, še redkeje pa so študije, ki vključujejo tudi nastajanje floema.

V Sloveniji imamo večletne podatke o sezonskem delovanju kambija ter nastajanju lesa in floema za navadno smreko in navadno bukev (*Fagus sylvatica* L.) na dveh rastiščih (npr. Prislan et al., 2013, 2019; Gričar et al., 2014, 2021) ter za puhasti hrast (*Quercus pubescens* Willd.), črni gaber (*Ostrya carpinifolia* Scop.), mali jesen (*Fraxinus ornus* L.) in črni bor (*Pinus nigra* Arn.) na Podgorskem krasu (Gričar et al., 2017, 2020). Za temeljite raziskave zvez med debelinsko rastjo in podnebjem pri različnih drevesnih vrstah na globalni ravni pa raziskovalci iz različnih laboratorijev po svetu intenziv-

no sodelujejo, izmenjujejo znanje, usklajujejo metodologijo raziskav in združujejo podatke v skupne baze (npr. Rossi et al., 2008; Cuny et al., 2015; Martinez del Castillo et al., 2018; Huang et al., 2020).

Širine letnih prirastkov (branik) v lesu so v tesni zvezi z njegovo strukturo, zato so informacije o vplivu rastiščnih razmer na gozdno produkcijo (debelinsko rast) in kakovost lesa pomembne za vse deležnike v gozdno-lesni verigi. Za drevesne vrste zmerne pasu je značilno periodično delovanje kambija, ki je povezano z okoljskimi dejavniki, z izmenjavami hladnih in toplih ali pa sušnih in deževnih obdobji (Lachaud et al., 1999). Rast in razvoj dreves se v normalnih razmerah začne spomladi in zaključí pozno poleti ali zgodaj jeseni. Na vzorce rasti vplivajo številni dejavniki, kot so rastiščne razmere, drevesna vrsta, starost, vitalnost in socialni položaj drevesa (Larson, 1994). S periodičnim delovanjem meristemskih tkiv in diferenciacijo celic variira tudi količina produktov fotosinteze, hormonov in drugih signalnih molekul v drevesu, ki vplivajo na strukturo lesa. Spomladi nastajajo traheide ranega lesa, ki imajo velike lumne in tanke celične stene. V drugi polovici rastne sezone nastajajo traheide kasnega lesa, ki imajo majhne lumne in debele celične stene (Čufar, 2006). Razmejevanje med ranim in kasnim lesom navadno temelji na razmerju med radialno dimenzijo lumna in debelino tangencialne celične stene (Denne, 1988). Omenjene razlike med ranim in kasnim lesom narekujejo njihovo vlogo v drevesu, pri čemer so traheide ranega lesa bolj učinkovite pri prevajanju vode, traheide kasnega lesa pa so pomembne za zagotavljanje mehanske trdnosti. Z vidika uporabe lesa so pomembne razlike v količini stenskega materiala, saj narekujejo gostoto lesa, pri čemer ima kasni les do trikrat višjo gostoto od ranega lesa. Širine branik ter deleži ranega in kasnega lesa zato bistveno vplivajo na gostoto lesa, ki je eden glavnih kazalnikov lastnosti in kakovosti lesa (Panshin & de Zeeuw, 1980; Čufar, 2006; Gorišek, 2009). Zelo malo je znanega o času prehoda iz ranega v kasni les oziroma o času nastanka ranega in kasnega lesa, a imajo te informacije zaradi zgoraj omenjenih razlogov velik aplikativni pomen.

V raziskavah debelinske rasti dreves je floemski prirastek dostikrat spregledan zaradi manjšega gospodarskega pomena tkiv skorje. Poleg tega so včasih domnevali, da na nastanek floema vplivajo predvsem notranji dejavniki (npr. Larson, 1994),

novejše raziskave pa so pokazale, da je nastanek floema vsaj deloma podvržen rastiščnim razmeram, kar se odraža v njegovi strukturi, zato ga je smiselno vključiti v ekofiziološke in dendroekološke študije (Gričar et al., 2015, 2016, 2020). Nenazadnje je kambij bifacialen meristem, ki proizvaja celice na lesno in floemsko stran, zato je nujno, da je v raziskavah delovanja kambija vključen tudi floemski del (Gričar, 2017). Podobno kot v lesu tudi v nekolabiranjem (prevodnem) floemu pri smreki lahko različno prirastne plasti (floemske branike), razmejene z letnicami. Znotraj floemskih branik razlikujemo rani in kasni floem, ki ju razmejuje bolj ali manj sklenjen tangencialni pas aksialnega parenhima (Gričar et al., 2005, 2006, 2014, 2015, 2016; Gričar, 2017). Sitaste celice ranega in kasnega floema se razlikujejo predvsem po radialni dimenziji lumnov. Osrednja naloga ranega floema je prevajanje asimilatov in drugih molekul iz listov po deblu proti koreninam do meristemskih in skladiščnih tkiv. Kasni floem, ki vsebuje aksialni parenhim, je pomemben za skladiščenje nestrukturiranih ogljikovih hidratov (Jyske & Hölttä, 2015). Sitaste celice so žive in opravljajo svojo nalogo eno do dve leti, nato odmrejo in kolabirajo. Vsakoletni nastanek floemske branike je tako ključen za preživetje drevesa (Gričar, 2017).

Namen prispevka je predstaviti nekaj najnovejših rezultatov o debelinski rasti navadne smreke z dveh rastišč v Sloveniji, na Panški reki (PAN – 400 m n. v.) in Menini planini (MEN – 1200 m n. v.) v letih 2009–2011. Raziskali smo: (a) kambijevo celično produkcijo, z glavnimi fazami, ki vključujejo

začetek, konec, trajanje in stopnjo produkcije celic lesa in floema; (b) prehod iz ranega v kasni les in iz ranega v kasni floem, ki je v splošnem slabo poznan ter (c) strukturo lesnih in floemskih prirastkov.

2 MATERIAL IN METODE

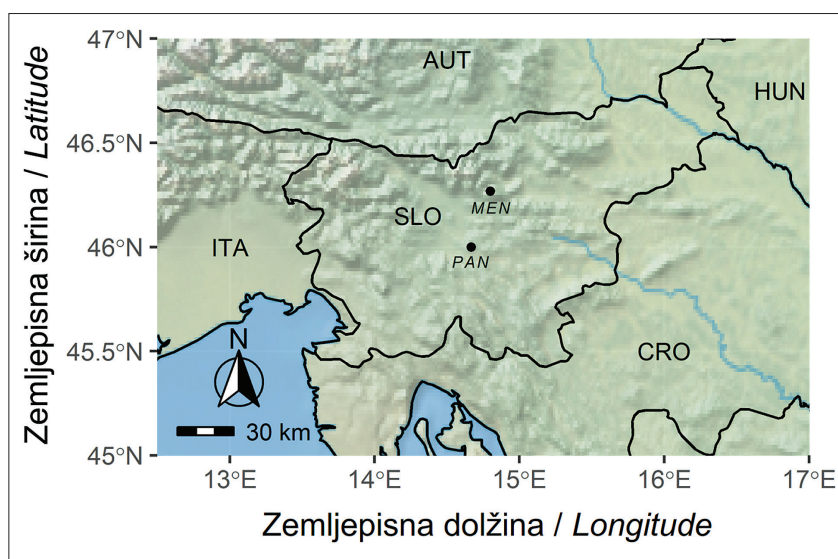
2 MATERIAL AND METHODS

2.1 RAZISKOVALNI PLOSKVI

2.1 STUDY SITES

Raziskava je bila opravljena na rastiščih Panška reka PAN in Menina planina MEN v Sloveniji, ki se razlikujeta v nadmorski višini (PAN – 400 m n.v. in MEN – 1200 m n.v.) (slika 1). Rastišče PAN se nahaja v bližini Ljubljane, kjer rastejo značilni podgorski bukovi gozdovi (*Hacquetio-fagetum typicum*) s prevladujočimi vrstami navadna bukev (*Fagus sylvatica* L.), gorski javor (*Acer pseudoplatanus* L.) in navadna smreka (*Picea abies* (L.) H. Karst.). Višje ležeče rastišče MEN se nahaja na Menini planini, predalpski planoti v Kamniško-Savinjskih Alpah, za katerega je značilen predalpski visokogorski gozd jelke in bukve (*Abieti fagetum prealpinum typicum*) in prevladujejo vrste navadna bukev, navadna smreka in bela jelka (*Abies alba* Mill.).

Vremenske podatke za rastišče PAN smo pridobili iz bližnje meteorološke postaje Agencije RS Slovenije za okolje (Ljubljana–Bežigrad 46°30' N, 14°30' E, 299 m n. v.). Na rastišču MEN smo za čas spremljanja debelinske rasti dreves namestili vremensko postajo Davis®, ki je v enournih intervalih beležila temperaturo in količino padavin. Namestili



Slika 1. Zemljevid Slovenije in lokaciji rastišč Panška reka (PAN – 400 m n. v.) in Menina planina (MEN – 1200 m n. v.) (slika pripravil D. Arnič).

Figure 1. Map of Slovenia with locations of the selected sites Panška reka (PAN – 400 m a.s.l.) and Menina Planina (MEN – 1200 m a. s. l.) (figure prepared by D. Arnič).

smo jo na jasi, približno 2 m nad tlemi v bližini izbranih dreves. Letna količina padavin je bila na rastiščih primerljiva (PAN – 1384 mm in MEN – 1355 mm), razlike pa smo zabeležili v letni povprečni temperaturi (PAN 10,3 °C in MEN 7,4 °C).

2.2 IZBIRA DREVES, IZVEDBA VZORČENJA IN PRIPRAVA VZORCEV

2.2 SELECTION OF TREES, TISSUE SAMPLING, AND SAMPLE PREPARATION

Na obeh rastiščih smo izbrali šest dominantnih ali soderinantnih dreves smreke. Drevesa na PAN so bila stara 68 ± 8 let, s premerom na prsni višini 36 ± 5 cm in višino 30 ± 5 m. Na MEN so bila drevesa stara 102 ± 31 let, s premerom na prsni višini 34 ± 2 cm in višino 25 ± 1 m. V letih 2009, 2010 in 2011 smo med rastno sezono (t. j. od sredine marca do sredine oktobra) v tedenskih intervalih z uporabo orodja Trephor (Rossi et al., 2006) iz debel dreves jemali mikro izvrtke premera 1,8 mm in dolžine približno 20 mm. Vzorce smo odvzeli po obodu drevesa na višini debla od 1,1 do 1,7 m nad tlemi tako, da smo sledili obliki vijačnice. V izogib vpliva poškodb na odvzeta tkiva na sosednjih vzorcih smo zaporedna mesta vzorčenja izbrali z razdaljo od 5 do 10 cm. Vsak mikro izvrtak je vseboval vsaj dve najmlajši lesni braniki, kambij in ličje (floem). Postopke priprave trajnih preparatov prečnih prerezov mikro izvrtkov za opazovanje in izvedbo meritev pod mikroskopom smo podrobno opisali v Gričar et al. (2014). Rezine debele 10–12 μ m za pregled pod svetlobnim mikroskopom smo narezali z rotacijskim mikrotomom in jih obarvali z vodno mešanico barvil safranin in astra modro ter jih vklopili v Euparal. Opazovanje in meritve nastajajočih lesnih (ksilemskih) in floemskih branik smo opravili s svetlobnim mikroskopom (svetlo polje in polarizirana svetloba) ter sistemom za analizo slike.

2.3 FENOLOGIJA KAMBIJEVE AKTIVNOSTI IN ANATOMIJA LESNIH IN FLOEMSKIH BRANIK

2.3 PHENOLOGY OF CAMBIAL ACTIVITY AND ANATOMY OF XYLEM AND PHLOEM INCREMENTS

Začetek, konec in trajanje kambijeve celične produkcije lesne in floemske branike smo določili, kot opisuje prispevek Gričar et al. (2014). Na vseh preparatih smo prešteli število celic v nastajajoči

lesni in floemski braniki v vsaj treh radialnih nizih ter na podlagi podatkov za vsako drevo izračunali Gompertzovo funkcijo, ki opisuje sezonsko dinamiko nastajanja lesa in floema. Kambijevo produkcijo na lesni in floemski strani prikazujejo glavni mejniki: začetek, konec in trajanje nastajanja celic. Začetek kambijeve celične produkcije smo določili kot dan, ko smo opazili prve novo nastale lesne celice v fazi površinske rasti. Konec kambijeve celične produkcije smo določili kot dan, ko lesnih celic v fazi površinske rasti nismo več zasledili ob kambiju, opazili pa smo traheide v poznih fazah diferenciacije. Konec nastajanja lesa smo označili takrat, ko je bila lesna branika popolnoma oblikovana in je bil v vseh celicah proces diferenciacije zaključen. Obdobje maksimalne celične produkcije na lesni in floemski strani smo določili s pomočjo Gompertzove ali GAM funkcije (funkcije generaliziranih aditivnih modelov - Generalized additive models) (Gričar et al., 2021). Zabeležili smo datum prehoda iz ranega v kasni les in iz ranega v kasni floem in izračunali trajanje nastajanja ranega in kasnega ranega lesa ter ranega in kasnega floema.

Vzorce, ki so bili odvzeti konec rastne sezone in so imeli dokončno izoblikovane lesne in floemske branike, smo uporabili za izdelavo traheidogramov (za traheide v lesu) in floemogramov (za sitaste celice v floemu). To so grafi, ki prikazujejo variabilnost radialnih dimenzij celic in v primeru lesa tudi debelin celičnih sten znotraj branike. Meritve smo opravili v vsaj treh radialnih nizih. Povprečne vrednosti anatomskih spremenljivk za rani in kasni les ter rani in kasni floem smo izračunali ločeno za vsak niz celic. Ker je bilo število celic v radialnih nizih znotraj branik lesa ali floema različno, smo standardizirali velikost vzorca, da smo lahko opravili tudi primerjave med drevesi, območji in leti. Zato smo uporabili „relativni položaj“ vsake celice znotraj radialnega niza branike (Gričar et al., 2015). Za razlikovanje med treheidami ranega in kasnega lesa smo uporabili prvo interpretacijo, ki jo je predlagal Mork, po kateri imajo traheide kasnega lesa premer lumna, ki je manjši od dvakratne debeline celične stene (Denne, 1988). Datum prehoda iz ranega v kasni les smo izračunali s pomočjo predhodno izdelanih Gompertzovih oz. GAM funkcij (Gričar et al., 2021). Prehod iz ranega v kasni floem smo določili kot čas, ko smo na prečnih prerezih opazili prve celice aksialnega parenhima (Gričar & Čufar, 2008).

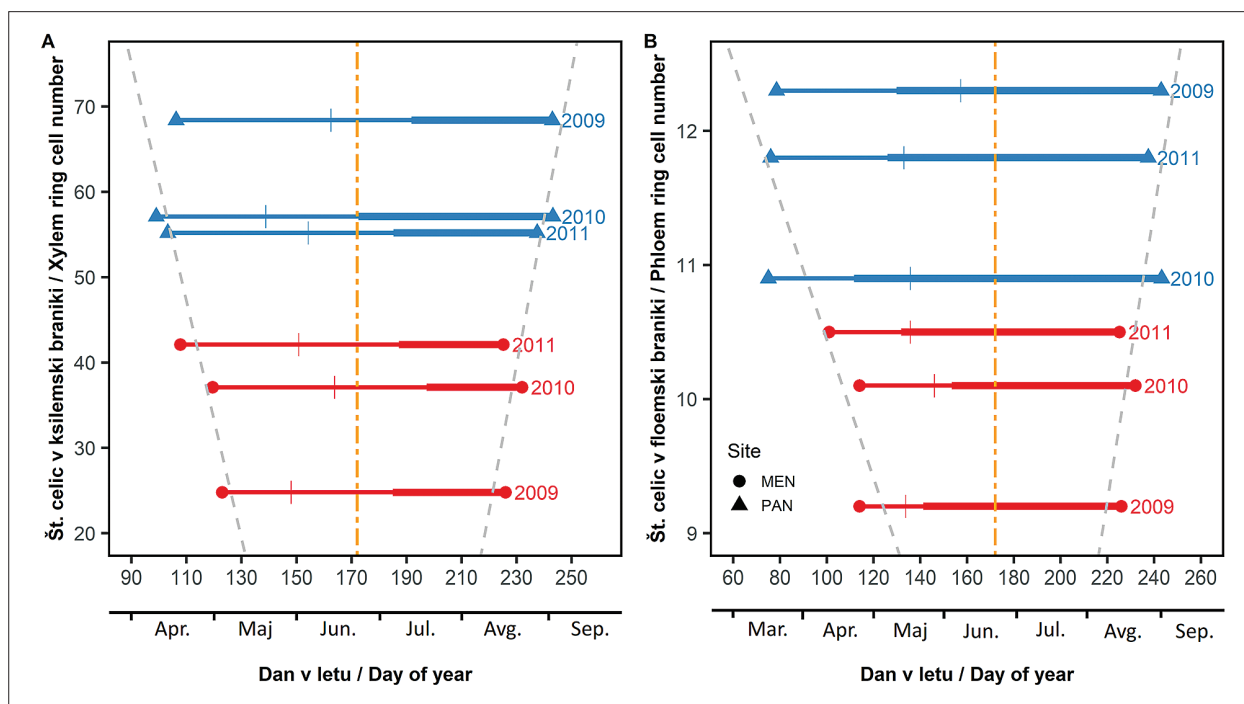
3 REZULTATI

3 RESULTS

3.1 KAMBIJEVA CELIČNA PRODUKCIJA IN DINAMIKA DEBELINSKE RASTI

3.1 CAMBIAL CELL PRODUCTION AND RADIAL GROWTH DYNAMICS

Fenologijo kambijeve celične produkcije smreke prikazujemo za leta 2009, 2010 in 2011 ločeno za posamezno rastišče PAN in MEN ter ločeno za ksilem (les) in floem (ličje) (slika 2). Prikazani rezultati predstavljajo letna povprečja 6 dreves na rastišču, pri čemer smo opazili tudi precejšnjo variabilnost



Slika 2. Zveza med fenologijo kambija (začetek, konec, trajanje) in številom celic v lesni in floemski braniki pri navadni smreki (*Picea abies*) na rastiščih Panška reka (PAN) in Menina planina (MEN) v letih 2009, 2010 in 2011. Tanjši del horizontalnih linij označuje obdobje nastajanja ranega lesa oz. ranega floema, debelejši pa obdobje nastajanja kasnega lesa oz. kasnega floema. Vertikalne linije označujejo dan maksimalne celične produkcije. Rumena vertikalna črtkana črta označuje poletni solsticij. Sive črtkane črte predstavljajo zvezo med začetkom in koncem celične produkcije ter končnim številom celic v (a) lesni in (b) floemski braniki: število celic v lesni braniki = $1,39 \cdot \text{DOY (začetek)} + 200,11$, $r^2 = 0,62$, $P < 0,039$; število celic v lesni braniki = $1,72 \cdot \text{DOY (konec)} - 355,65$, $r^2 = 0,71$, $P < 0,022$; število celic v floemski braniki = $-0,051 \cdot \text{DOY (začetek)} + 15,60$, $r^2 = 0,67$, $P < 0,029$; število celic v floemski braniki = $0,107 \cdot \text{DOY (konec)} - 14,52$, $r^2 = 0,48$, $P < 0,076$. (DOY = dan v letu).

Figure 2. Relationships between cambial phenology (onset, end, and duration) and the total number of xylem and phloem cells for Norway spruce (*Picea abies*) Panška reka (PAN) in Menina planina (MEN) in 2009, 2010 and 2011. Different thickness of the horizontal lines represents periods of formation of early (thinner line) and late (thicker line) increment parts. Vertical bars indicate the dates of maximal cell production. Yellow vertical dot-dashed lines denote the summer solstice. Grey dashed lines show relationships between onset and cessation of cambial cell production and final (a) xylem and (b) phloem ring cell number: Xylem ring cell number = $1.39 \cdot \text{DOY (onset)} + 200.11$, $r^2 = 0.62$, $P < 0.039$; Xylem ring cell number = $1.72 \cdot \text{DOY (end)} - 355.65$, $r^2 = 0.71$, $P < 0.022$; Phloem ring cell number = $-0.051 \cdot \text{DOY (onset)} + 15.60$, $r^2 = 0.67$, $P < 0.029$; Phloem ring cell number = $0.107 \cdot \text{DOY (end)} - 14.52$, $r^2 = 0.48$, $P < 0.076$. (DOY – day of the year).

med drevesi znotraj istega rastišča (Gričar et al., 2014, 2015). Ugotovili smo, da se je dinamika kambijeve celične produkcije med rastiščema na različnih nadmorskih višinah razlikovala. V splošnem je bilo trajanje kambijeve celične produkcije daljše na nižje ležečem rastišču PAN, in sicer zaradi zgodnejšega začetka in kasnejšega zaključka celičnih delitev, pri čemer je slednja faza bolj variirala med leti (slika 2). Razlike med rastiščema smo zabeležili tudi v dinamiki nastajanja lesnih in floemskih letnih prirastkov, kar se je odrazilo v njihovi širini in strukturi. Na istem rastišču so bile razlike med proučevanimi leti manj izrazite in statistično neznačilne.

Potrdili smo, da se je začetek in konec kambijeve celične produkcije lesnih in floemskih celic pri smrekii začel sočasno, kar je značilnost iglavcev zmernege in hladnega pasu. Dinamika nastajanja lesne in floemske branike pa je različna (Gričar, 2017), zato v nadaljevanju podajamo rezultate ločeno za les in floem. V opazovanih letih smo na PAN začetek kambijeve celične produkcije zabeležili v prvi polovici aprila (dan 99–106), vrhunec produkcije lesnih celic med 19. 5. in 12. 6. in zaključek v drugi polovici avgusta (dan 238–243). Kasni les je začel nastajati po poletnem sončnem obratu (solsticiju), med 22. 6. in 11. 7. Kambij je proizvajal les $138,4 \pm 14,3$ dni (t. j. slabih 5 mesecev), od tega je 74–86 dni nastajal rani les ter 51–71 dni kasni les. V povprečju je tako rani les nastajal 23,8 % dlje časa. Lesna branika je bila popolnoma oblikovana v začetku oktobra (dan v letu $275,8 \pm 13,3$).

Na MEN smo vse fenološke faze, razen zaključka nastajanja lesa (t. j. zaključek kambijeve celične produkcije in diferenciacije zadnjih nastalih celic) zabeležili kasneje kot na PAN. Začetek kambijeve produkcije smo zabeležili med 18. 4. in 3. 5. (dan 108–123), maksimum med 19. 5. in 12. 6. in zaključek med 13. 8. in 20. 8. (dan 225–232). Kasni les je začel nastajati od 4. 7. do 16. 7. Kambij je proizvajal les $109,9 \pm 16,3$ dni (t. j. slabe 4 mesece), od tega je 62–79 dni nastajal rani les ter 35–41 dni kasni les. V povprečju je tako rani les nastajal 46,1 % dlje časa. Lesna branika je bila popolnoma oblikovana do konca septembra (dan v letu $264 \pm 10,2$).

Na floemski strani so se že pred začetkom kambijeve celične produkcije nediferencirane celice, ki so se nahajale na zunanjem robu kambija, začele oblikovati v sitaste celice ranega floema brez predhodnih delitev. Na PAN smo prve diferencirajoče

celice floema zabeležili med 16. 3. in 20. 3. (dan 75–79), kar je 24–28 dni pred začetkom kambijeve celične produkcije. Kasni floem je začel nastajati med 22. 4. in 6. 5. (dan 112–130), preden je kambijeve produkcija floemskih celic dosegla maksimum med 13. 5. in 6. 6. (dan 133–157).

Na MEN so se vse faze nastajanja floema začele kasneje kot na PAN. Prve diferencirajoče celice floema smo zabeležili približno en mesec kasneje kot na PAN, med 11. 4. in 24. 4. (dan 101–114), kar je 6–9 dni pred začetkom kambijeve celične produkcije. Kasni floem je začel nastajati med 12. 5. in 2. 6. (dan 132–153), največjo produkcijo pa smo tudi na tem rastišču zabeležili v obdobju nastajanja kasnega lesa, in sicer med 14. 5. in 26. 5. (dan 134–146). Vsi omenjeni mejniki so na obeh rastiščih nastopili pred poletnim sončevim obratom.

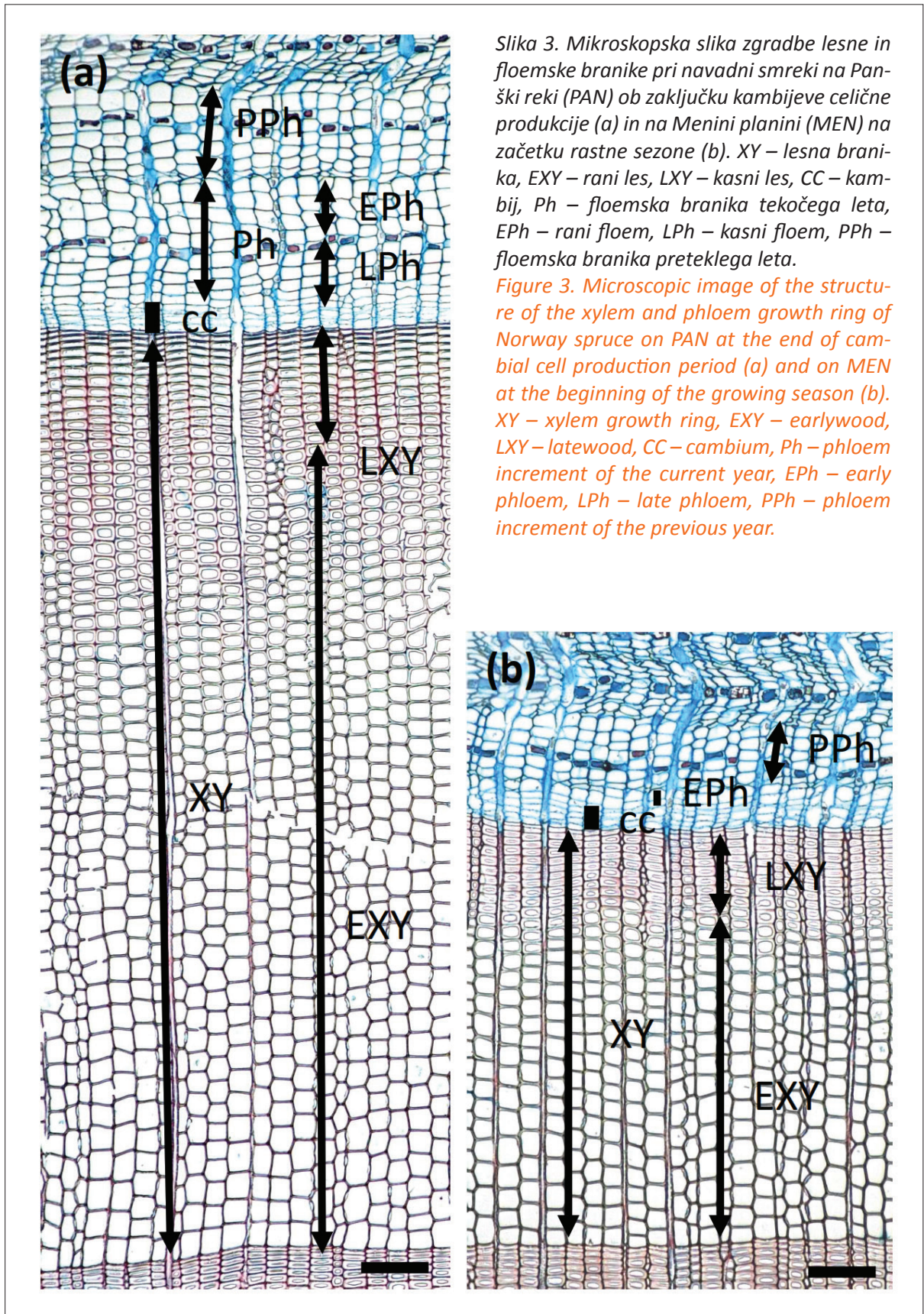
3.2 STRUKTURA LESNIH IN FLOEMSKIH PRIRASTKOV

3.2 STRUCTURE OF XYLEM AND PHLOEM INCREMENTS

Razlike med rastiščema v mejnikih in trajanju kambijeve produkcije so se odražale v širini in strukturi lesnih in floemskih prirastkov (slika 3, 4). Na PAN je bila povprečna lesna branika v obdobju 2009–2011 široka $60,2 \pm 8,0$ (srednja vrednost \pm standardna napaka) slojev celic. Širina ranega lesa je znašala 30–31 celic, kasnega lesa pa 24–27 celic v radialnih nizih. Delež ranega lesa je bil v splošnem v vseh primerih nekoliko večji od kasnega lesa in je v povprečju v treh letih znašal 51,9 %. Gledano po posameznih letih pa smo v letu 2009 zabeležili največji delež kasnega lesa (54,6 %). Deleža ranega in kasnega lesa sta prikazana glede na število celic in ne glede na merjene širine prirastkov. Ker je radialna dimenzija traheid kasnega lesa približno 2–3-krat manjša od dimenzij traheid ranega lesa, bi bil delež kasnega lesa, preračunan glede na širino ranega in kasnega lesa v milimetrih, precej manjši.

Na MEN je bila povprečna lesna branika v lesu široka $37,0 \pm 7,4$ slojev celic. Širina ranega lesa je znašala 23–24 celic, kasnega lesa pa 9–18 slojev celic. Delež ranega lesa je bil na tem rastišču v vseh treh letih večji od kasnega lesa in je v povprečju znašal 64,6 %.

Na obeh rastiščih je bil floemski prirastek ožji v primerjavi z lesnim, in sicer na PAN za 81 %, na MEN pa za 73 % (slika 4, 5). V obdobju 2009–2011 je bila

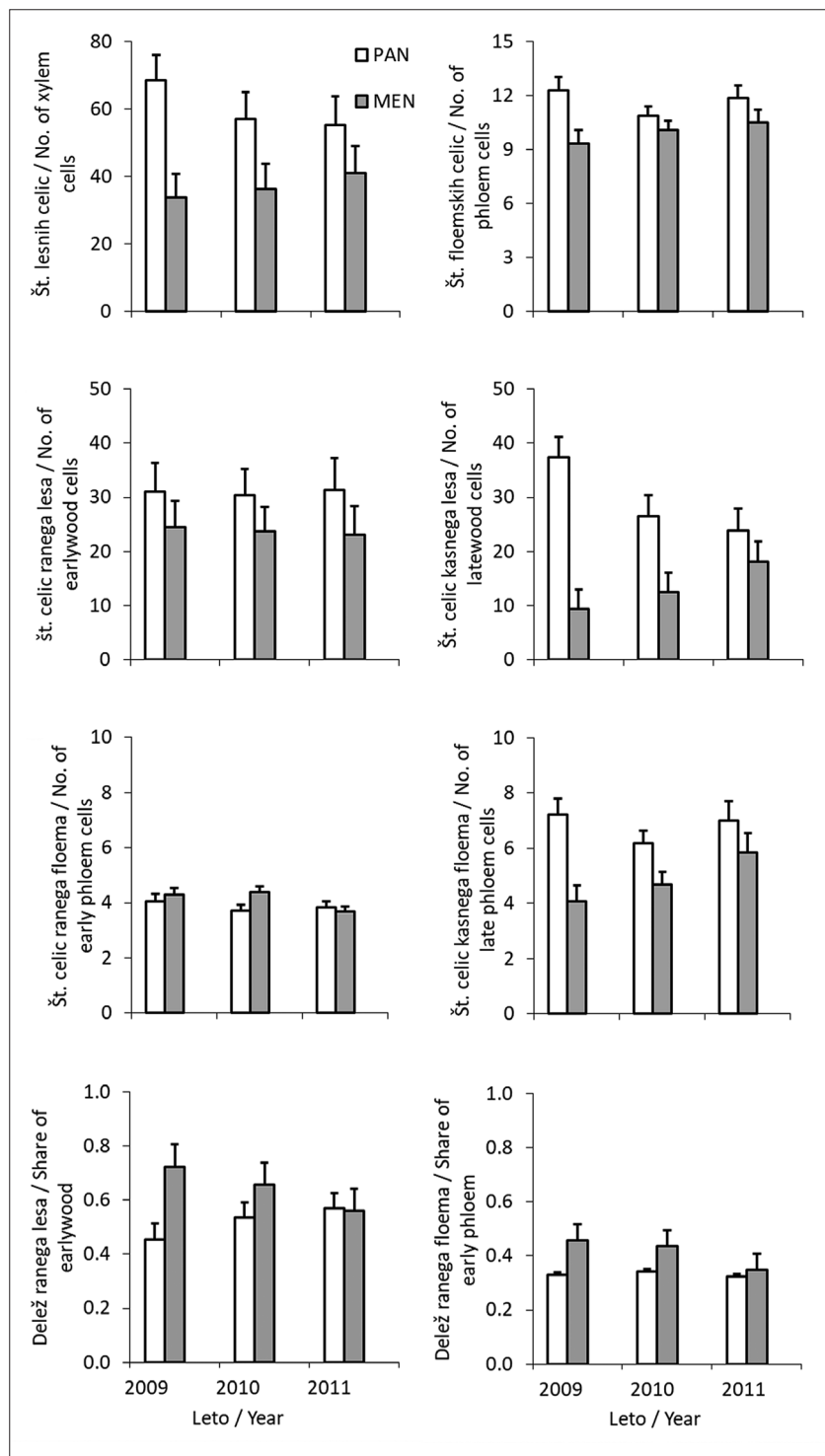


Slika 3. Mikroskopska slika zgradbe lesne in floemske branike pri navadni smreki na Panški reki (PAN) ob zaključku kambijeve celične produkcije (a) in na Menini planini (MEN) na začetku rastne sezone (b). XY – lesna branika, EXY – rani les, LXY – kasni les, CC – kambij, Ph – floemska branika tekočega leta, EPh – rani floem, LPh – kasni floem, PPh – floemska branika preteklega leta.

Figure 3. Microscopic image of the structure of the xylem and phloem growth ring of Norway spruce on PAN at the end of cambial cell production period (a) and on MEN at the beginning of the growing season (b). XY – xylem growth ring, EXY – earlywood, LXY – latewood, CC – cambium, Ph – phloem increment of the current year, EPh – early phloem, LPh – late phloem, PPh – phloem increment of the previous year.

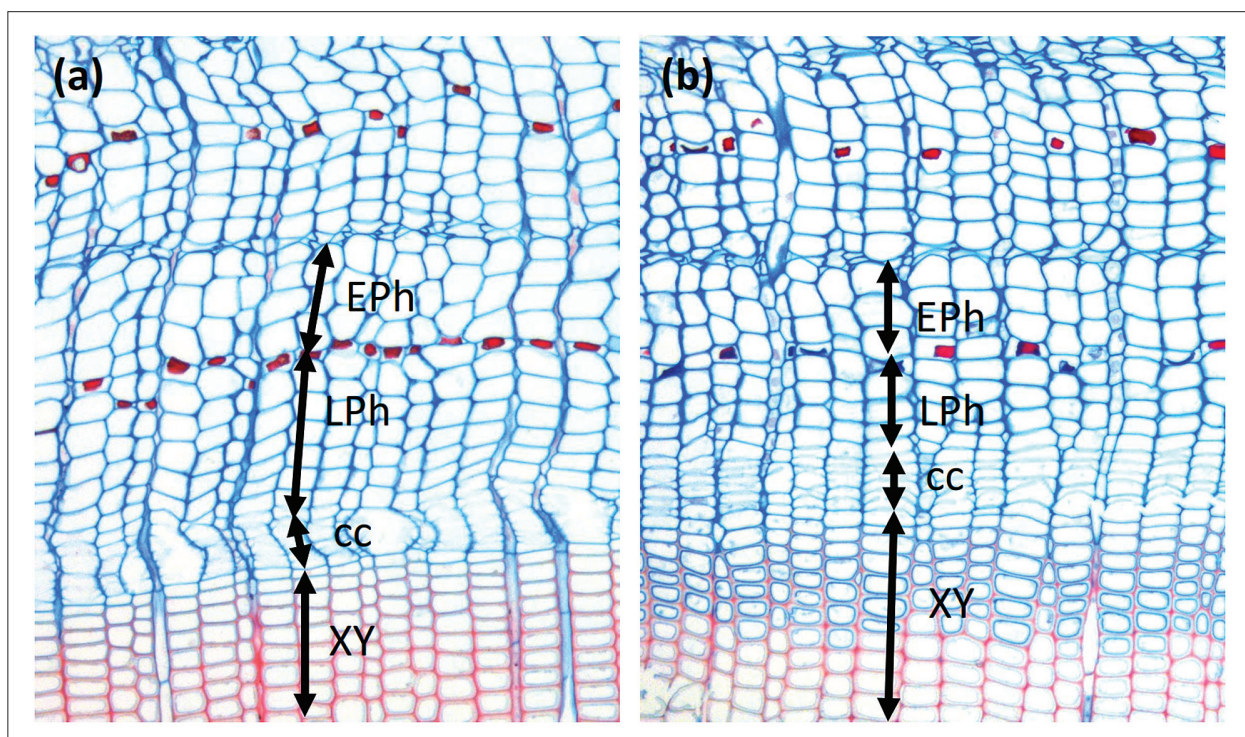
floemska branika na PAN v povprečju široka $11,7 \pm 0,7$ slojev celic, pri čemer je bil rani floem širok $3,9 \pm 0,2$ slojev celic, kasni floem pa $6,8 \pm 0,6$ slojev celic. Pri smreki na PAN je bil delež celic ranega floema v vseh primerih manjši od kasnega floema in je znašal 33,3 %.

Na MEN je bila floemska branika v proučevalnih letih v povprečju široka $10,0 \pm 0,7$. Širina ranega floema je znašala okoli $4,1 \pm 0,3$ slojev celic, širina kasnega floema pa je znašala $4,9 \pm 0,6$ slojev. Na tem rastišču je znašal delež celic ranega floema v povprečju 45,7 %.



Slika 4. Širina in struktura lesnih in floemskih branik pri navadni smreki na Panški reki (PAN) in Menini planini (MEN) v obdobju 2009–2011. Delež ranega lesa in ranega floema je preračunan glede na število celic.

Figure 4. Width and structure of xylem and phloem growth rings in Norway spruce on Panška reka (PAN) and Menina planina (MEN) in the period 2009–2011. The proportion of earlywood and early phloem is calculated based on the number of cells.



Slika 5. Mikroskopska slika zgradbe floemske branike pri navadni smreki na PAN(a) in MEN (b). XY – les, CC – kambij, EPh – rani floem, LPh – kasni floem.

Figure 5. Microscopic image of the structure of the phloem growth ring of Norway spruce on PAN (a) and MEN (b). XY – xylem, CC – cambium, EPh – early phloem, LPh – late phloem.

4 RAZPRAVA

4 DISCUSSION

Naše raziskave kažejo, da rastiščne razmere v veliki meri vplivajo na sezonsko dinamiko nastajanja lesa in floema, kar se odraža v širini in strukturi prirastkov. Na višje ležečem rastišču MEN je bila rastna sezona približno mesec dni krajša, posledično so bili letni prirastki ožji, in sicer v lesu 39 % in v floemu 15 % kot na PAN. Poleg trajanja kambijeve celične produktivnosti je bila tudi dinamika debelinske rasti na proučevanih rastiščih različna. Za nastanek lesne branike sta bila na obeh rastiščih ključna meseca maj in junij, za nastanek floemske branike pa predvsem maj.

Stopnja celičnih delitev je bila na lesni strani na MEN večja kot na PAN (Gričar et al., 2014), kar pomeni, da je kambij pri smreki na višje ležečem rastišču v krajšem času proizvedel večje število lesnih celic. Stopnja celičnih delitev poleg trajanja kambijeve celične produkcije vpliva na končno širino branike (Skene, 1972). Rezultati so skladni z ugotovitvami drugih študij o prilagoditvi drevesnih vrst danim okoljskim razmeram, kar kaže na nji-

hovo veliko fleksibilnost in plastičnost (Gregory & Wilson, 1968; Alpert & Simms, 2002; Rossi et al., 2007). Gregory in Wilson (1968) sta ugotovila, da se je bela smreka (*Picea glauca*) na Aljaski s hitrejšimi delitvami kambijevih celic prilagodila na krajšo rastno sezono. Posledično so bile širine lesnih branik primerljive s širinami branik bele smreke, ki je rasla v Novi Angliji, kjer so bile razmere za rast bolj ugodne.

Prehod iz ranega v kasni les smo na PAN zabeležili le kakšen teden prej kot na MEN, in sicer v obdobju od konca junija do prve polovice julija. Čeprav so bili lesni prirastki širši na PAN, pa je bil delež celic ranega lesa večji na MEN, kar je v nasprotju s predhodnimi poročanji o pozitivni zvezi med širino branike in deležem ranega lesa (Dinwoodie, 1981). Na obeh rastiščih je bilo obdobje nastajanja ranega lesa daljše od nastajanja kasnega lesa, njuni deleži pa so se na rastiščih razlikovali, kar lahko pripisemo kombinaciji vpliva trajanja in stopnje kambijeve celične produkcije na širino prirastka, ki se tekom rastne sezone spreminja (Gričar et al., 2021). Na strukturo lesne branike in značilnosti celic ranega in

kasnega lesa (t. j. velikost lumnov in debelina celične stene) pa vpliva še proces diferenciacije traheid (Cuny et al., 2014).

Kot že omenjeno, razlike v morfoloških značilnostih traheid ranega lesa v smislu dimenzij in debelin celičnih sten vplivajo na gostoto lesa. Srednja gostota absolutno suhega lesa smreke znaša 430 kg/m³, z razponom od 300 do 640 kg/m³ (Grosser & Teetz, 1985). To variiranje gostote pripisujemo različnim deležem kasnega lesa, ki pri iglavcih s širino branike praviloma pada, posledično pada tudi gostota (Dinwoodie, 1981). Zveze med širino branike ter deležem in strukturo kasnega lesa so kompleksne, saj številni notranji (genetika, hormoni) in zunanji (abiotski in biotski) dejavniki različno vplivajo na sezonsko dinamiko kambijeve celične produkcije in celično diferenciacijo (Larson, 1994; Fonti et al., 2013). Zaradi tega bo za boljše razumevanje zvez v prihodnje potrebno opraviti še več tovrstnih analiz pri različnih iglavcih iz različnih okolij. Ker je gostota v tesni zvezi z mehanskimi lastnostmi lesa (trdnost in trdota) in ima velik vpliv tudi na druge lastnosti in kakovost lesa, imajo takšne študije velik aplikativni pomen (Krajnc et al., 2020b).

Obdobje najintenzivnejše celične produkcije je nastopilo na floemski strani približno en mesec prej kot na strani lesa. Na strani lesa je bilo to obdobje vedno v času nastajanja ranega lesa, pri floemu pa je bilo to povezano s širino letnega prirastka. Pri branikah, *ožjih od 10 slojev celic*, je bilo obdobje najintenzivnejše rasti v času nastajanja ranega floema, v prirastkih, širših od 10 slojev celic, pa v času nastajanja kasnega floema. Na PAN je maksimum floemske rasti tako vedno zabeležen v obdobju nastajanja kasnega floema, pri smreki na MEN pa različno; v letih 2009 in 2010 v obdobju nastajanja ranega floema in v letu 2011 v obdobju nastajanja kasnega floema.

Na floemski strani sta bila trajanje in stopnja celične produkcije večja na PAN kot na MEN, kar se je odražalo v širših prirastkih. Čeprav se je kambijeva celična produkcija pri smreki začela in končala na lesni in floemski strani istočasno, se je dinamika nastanka obeh prevodnih tkiv razlikovala. Na obeh rastiščih so bili lesni prirastki širši od floemskih, kar je skladno s predhodnimi raziskavami (Gričar et al., 2009), da je v normalnih razmerah kambijeva celična produkcija na lesni strani intenzivnejša kot na floemski strani. V stresnih razmerah se lahko raz-

merje obrne in je floemski prirastek lahko širši od lesnega (Gričar et al., 2009); priraščanje lesa lahko lokalno celo izostane (pojav manjkajočih branik na deblu drevesa) (Novak et al., 2016). Floemska branika mora nastati vsako leto, kar je ključno za preživetje drevesa, saj sitaste celice po 1–2 letih delovanja odmrejo in kolabirajo, zato so za vzdrževanje prevodnega sistema v floemu potrebne nove celice (Esau, 1939).

Poleg različne dinamike celične produkcije, ki vpliva na širino prirastkov, smo ugotovili tudi različen vzorec nastajanja lesa in floema. Nastanek lesne branike se je začel s kambijevo produkcijo lesnih celic, pri floemu pa z diferenciacijo celic, ki so nastale z delitvami v kambiju v predhodni sezoni (slika 3b). Pred začetkom kambijeve celične produkcije so se torej nediferencirane celice, ki so se nahajale na zunanjem robu kambija, začele oblikovati v sitaste celice ranega floema brez predhodnih delitev, kar je v skladu z opažanji, ki sta jih objavila Alfieri in Evert (1973). Te celice, nastale v preteklem letu, so sestavljale inicialne celice ranega floema. Obdobje najintenzivnejše celične produkcije je nastopilo na floemski strani približno en mesec prej kot na strani lesa. Širina in struktura ranega floema je bila pri smreki na obeh rastiščih primerljiva in manj variabilna v primerjavi s kasnim floemom. Rani floem je bil sestavljen iz 3–4 slojev sitastih celic z velikimi lumni. Prehod iz ranega v kasni floem je označeval bolj ali manj sklenjen pas aksialnega parenhima. Širina kasnega floema je bila večja na PAN. Sitaste celice kasnega floema so imele manjše lumne, prisoten je bil aksialni parenhim. Različna struktura ranega in kasnega floema podpira predhodne ugotovitve, da je njuna vloga v drevesu različna (Gričar et al., 2015). Razlike lahko pripišemo veliki plastičnosti debelinske rasti smreke na proučevanih rastiščih, kjer so razmere za njeno rast ugodne.

5 SKLEPI

5 CONCLUSIONS

Spremljanje sezonske dinamike nastanka lesa in podrobne lesno-anatomske analize je zelo primerno za oceno odziva in prilagoditve debelinske rasti dreves na okoljske razmere. Naše dolgoletne raziskave potrjujejo, da informacije o nastanku in strukturi floema pomembno dopolnjujejo znanja

na tem področju. V drevesu sta osnovni funkciji lesa in floema povsem različni, vendar sta obe tkivi ključni za rast, razvoj in preživetje drevesa. Ker sta les in floem povezana preko trakov (Spicer, 2014), nekateri avtorji predlagajo, da bi se ju obravnavalo kot enoten vaskularni sistem (Pfautsch et al., 2015). Navkljub številnim raziskavam o debelinski rasti dreves pa so podatki o času prehoda iz ranega v kasni les in še posebej iz ranega v kasni floem zelo redki, čeprav predstavljajo pomemben mejnik v razumevanju vplivov variabilnosti fenologije kambija in celične diferenciacije na strukturo in lastnosti lesa. Nova spoznanja, prikazana v pričujoči študiji, so pomembna z vidika gostote lesa, ki v veliki meri vpliva na kakovost lesa, kar je zanimivo za različne deležnike gozdno-lesne verige.

6 POVZETEK 6 SUMMARY

Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) is currently the most economically important tree species in Slovenia, accounting for 30.4% of the wood stock in 2019. Increasingly frequent extreme events, mostly related to climate change, have seriously threatened its resilience and survival in recent years, especially on sites at lower altitudes. Information on the temporal dynamics of wood and phloem formation can serve as indicators of tree response and adaptation to site conditions and extreme events.

In Slovenia, we have established long-term data on seasonal activity of the cambium and wood and phloem formation at two sites, Panška reka (PAN – 400 m a.s.l.) and Menina planina (MEN – 1200 m a.s.l.) for Norway spruce (Gričar et al., 2014, 2015, 2021) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) (e.g. Prislán et al., 2013, 2019). These studies were conducted according to an internationally harmonized methodology and the results were included in international databases, which made it possible to answer important research questions on tree growth at a global scale (e.g. Rossi et al., 2008; Cuny et al., 2015; Martínez del Castillo et al., 2018; Huang et al., 2020). Despite numerous studies on wood formation, data on the timing of the transition from early to latewood and especially from early to late phloem are very scarce.

The purpose of this article is to present some of the latest results on the growth of spruce from the

two sites during three years in Slovenia. The study included analyses of: (a) production of cambium cells, with the beginning, end, duration and rate of production of wood and phloem cells; (b) the transition from early to latewood and from early to late phloem, which is generally poorly known; and (c) structure of wood and phloem formed in each year.

On two typical forest sites, PAN (400 m a.s.l.) and MEN (1200 m a.s.l.), six dominant or co-dominant Norway spruce trees were selected for sampling. In the years 2009, 2010 and 2011, microcores of 1.8 mm in diameter were taken with the Trephor tool from the tree stems at weekly intervals during the growing season (i.e., mid-March to mid-October). The microcores were used to cut cross-sections of tissues prepared for observation and measurements under the microscope according to the established methodology proposed by Gričar et al. (2014). The beginning, end, and duration of cambium cell production of wood and phloem annual increments were determined as described by Gričar et al. (2014). On all cross sections, we counted the number of cells in the forming wood and phloem along at least three radial rows and calculated the Gompertz function based on the data for each tree to describe the seasonal dynamics of wood and phloem formation. The period of maximum cell production of wood and phloem was determined using the Gompertz or GAM function (Gričar et al., 2021). We recorded the date of transition from early to latewood and from early to late phloem, and calculated the duration of formation of early and latewood and early and late phloem. Samples collected at the end of the growing season with fully formed current growth rings in wood and phloem were used to generate tracheidograms (for tracheids in wood) and phloemograms (for sieve cells in phloem). Mork's rule was used to distinguish between early and latewood tracheids (Denne, 1928). The timing of the transition from early to latewood was calculated using previously constructed Gompertz or GAM functions (Gričar et al., 2021). The transition from early to late phloem was defined as the time when the first cells of the axial parenchyma were observed on the cross sections (Gričar & Čufar, 2008).

In the study years 2009, 2010 and 2011, the beginning of cambium cell production on the PAN was recorded in the first half of April (DOY = day

of the year 99-106), the maximum wood cell production between 19 May and 12 June, and the end in the second half of August (DOY 238-243). Latewood formation began after the summer solstice, between 22 June and 11 July. The cambium produced wood for 138.4 ± 14.3 days, of which the duration of earlywood formation was 74-86 days and latewood 51-71 days. The annual rings in the wood were fully formed at the beginning of October. At MEN, all phenological phases except the completion of wood formation (i.e., the completion of cambium cell production and differentiation of the last formed cells) were recorded later than at PAN. The onset of cambium production was recorded between 18 April and 3 May (DOY 108-123), maximum production between 19 May and 12 June, and termination between 13 and 20 August (DOY 225-232). Latewood production began between 4 and 16 July. The cambium produced wood for 109.9 ± 16.3 days, of which earlywood production lasted 62-79 days and latewood 35-41 days.

On the phloem side, undifferentiated cells located at the outer edge of the cambium began to differentiate into sieve cells of the early phloem without prior division and before the onset of cambium cell production. The first phloem differentiating cells were recorded at PAN between 16 and 20 March (DOY 75-79), 24-28 days before the onset of cambium cell production. Late phloem began to form between 22 April and 6 May (DOY 112-130), before cambium phloem cell production peaked between 13 May and 6 June (DOY 133-157). At MEN, all phases of phloem formation began later than at PAN. The first differentiating phloem cells were recorded about a month later than at PAN, between 11 and 24 April (DOY 101-114), 6-9 days before the onset of cambium cell production. Late phloem began to form between 12 May and 2 June (DOY 132-153), and maximum production was recorded at this site during the period of late phloem formation, between 14 and 26 May (DOY 134-146). Maximum cell production and the transition from early to late phloem occurred at both sites before the summer solstice.

May and June were critical months for wood and phloem increment formation. Differences between sites in milestones and duration of cambium production were reflected in the width and

structure of wood and phloem annual rings (Figure 3, 4). At PAN, the average wood increment in 2009-2011 was 60.2 ± 8.0 cell layers wide. Earlywood width was 30-31 cells and latewood width was 24-27 cells per radial row. At MEN, the mean wood increment was 37.0 ± 7.4 cell layers wide. The width of the earlywood was 23-24 cells, and that of the latewood was 9-18 cell layers. In both sites, the phloem increment was narrower than the wood increment (Figs. 4, 5). In 2009-2011, the phloem increment at PAN was on average 10.7 ± 0.7 cell layers wide, with the early phloem consisting of 3.9 ± 0.2 and the late phloem consisting of 6.8 ± 0.6 cells.

The presented study brings new information on the onset and duration of early and latewood formation, as well as early and late phloem, and in this way complements previous studies on wood formation at the same sites. It also places the formation of early and latewood and phloem in the broader framework of cambium production, differentiation and wood and phloem quality.

Furthermore, the cell structure and ratios of early and latewood, which significantly influence wood density, are presented. Density is one of the main indicators of wood properties; therefore the results are important for wood quality assessment, which is interesting for stakeholders in the forest-wood chain. Importantly, the study also provides new insights into the early and late phloem, which has been particularly poorly studied.

ZAHVALA

ACKNOWLEDGEMENT

Za podporo na terenu in v laboratoriju se zahvaljujemo Marku Bebru (Zavod za gozdove Slovenije), Milku Detmarju (Metropolitana d.o.o.) ter Luki Kržetu, Maksu Mereli in Marku Željku (Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo). Za pomoč pri pripravi slike 1 se zahvaljujemo Domnu Arničju z Gozdarskega inštituta Slovenije. Pripravo prispevka so omogočili Javna agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije (ARRS), raziskovalna programa P4-0107 in P4-0015 ter projekti V4-2017, V4-2016, V4-1419, J4-2541 in Z4-7318. Zahvaljujemo se dvema anonimnima recenzentoma za koristne pripombe, ki so pripomogle k izboljšanju članka.

LITERATURA REFERENCES

- Alfieri, F. J., & Evert, R. F. (1973). Structure and seasonal development of the secondary phloem in the Pinaceae. *Botanical Gazette*, 134, 17-25.
- Alpert, P., & Simms, E. L. (2002). The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology*, 16, 285-297.
- Čufar, K. (2006). Anatomija lesa. Univerzitetni učbenik. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo.
- Cuny, H. E., Rathgeber, C. B. K., Frank, D., Fonti, P., & Fournier, M. (2014). Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure. *New Phytol*, 203(4), 1231-1241. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12871>
- Cuny, H. E., Rathgeber, C. B. K., Frank, D., Fonti, P., Mäkinen, H., Prislan, P., . . . Fournier, M. (2015). Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. *Nature Plants*, 1, 15160. DOI: <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.160>
- de Groot, M., & Ogris, N. (2019). Short-term forecasting of bark beetle outbreaks on two economically important conifer tree species. *Forest Ecology and Management*, 450, 117495. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117495>
- Denne, M. P. (1988). Definition of latewood according to Mork (1928). *IAWA Bulletin n.s.*, 10(1), 59-61.
- Dinwoodie, J. M. (1981). *Timber, Its Nature and Behaviour*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Esau, K. (1939). Development and structure of the phloem tissue. *The Botanical Review*, 5(7), 373-432. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02878295>
- Fonti, P., Bryukhanova, M. V., Myglan, V. S., Kiryanov, A. V., Naumova, O. V., & Vaganov, E. A. (2013). Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (Pinaceae) from the Russian Altay. *American Journal of Botany*, 100(7), 1332-1343. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1200484>
- Gorišek, Ž. (2009). Les : zgradba in lastnosti : njegova variabilnost in heterogenost. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo.
- Gregory, R. A., & Wilson, B. F. (1968). A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England. *Canadian Journal of Botany*, 46, 733-734.
- Gričar, J. (2017). Kakšne informacije se skrivajo v zgradbi skorje (floema)? *Gozdarski vestnik*, 75(5-6), 231-245.
- Gričar, J., & Čufar, K. (2008). Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russian Journal of Plant Physiology*, 55, 538-543.
- Gričar, J., Čufar, K., Eler, K., Gryc, V., Vavrčič, H., de Luis, M., & Prislan, P. (2021). Transition Dates from Earlywood to Latewood and Early Phloem to Late Phloem in Norway Spruce. *Forests*, 12(3), 331. Retrieved from <https://www.mdpi.com/1999-4907/12/3/331>
- Gričar, J., Čufar, K., Oven, P., & Schmitt, U. (2005). Differentiation of Terminal Latewood Tracheids in Silver Fir Trees During Autumn. *Annals of Botany*, 95(6), 959-965. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mci112>
- Gričar, J., Krže, L., & Čufar, K. (2009). Relationship among number of cells in xylem, phloem and dormant cambium in silver fir (*Abies alba* Mill.) trees of different vitality. *IAWA Journal*, 30(2), 121-133.
- Gričar, J., Lavrič, M., Ferlan, M., Vodnik, D., & Eler, K. (2017). Intra-annual leaf phenology, radial growth and structure of xylem and phloem in different tree parts of *Quercus pubescens*. *European Journal of Forest Research*, 136(4), 625-637. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-017-1060-5>
- Gričar, J., Prislan, P., De Luis, M., Gryc, V., Hacurova, J., Vavrcik, H., & Čufar, K. (2015). Plasticity in variation of xylem and phloem cell characteristics of Norway spruce under different local conditions. *Frontiers in Plant Science*, 6. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00730>
- Gričar, J., Prislan, P., De Luis, M., Novak, K., Longares, L. A., Martinez del Castillo, E., & Čufar, K. (2016). Lack of annual periodicity in cambial production of phloem in trees from Mediterranean areas. *IAWA Journal*, 37(2), 332-348.
- Gričar, J., Prislan, P., Gryc, V., Vavrčič, H., de Luis, M., & Čufar, K. (2014). Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and production of xylem and phloem cells in *Picea abies* from temperate environments. *Tree Physiology*, 34(8), 869-881. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu026>
- Gričar, J., Vedenik, A., Skoberne, G., Hafner, P., & Prislan, P. (2020). Timeline of Leaf and Cambial Phenology in Relation to Development of Initial Conduits in Xylem and Phloem in Three Co-existing Sub-Mediterranean Deciduous Tree Species. *Forests*, 11(10), 1104. Retrieved from <https://www.mdpi.com/1999-4907/11/10/1104>
- 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.
- Grosser, D., & Teetz, W. (1985). *Einheimische Nutzhölzer (Lo-seblattsammlung). Vorkommen, Baum und Stammform, Holzbeschreibung, Eigenschaften, Verwendung*. Central Marketinggesellschaft der deutschen Agrarwirtschaft m.b.H. und Arbeitsgemeinschaft Holz e.V.
- Huang, J.-G., Ma, Q., Rossi, S., Biondi, F., Deslauriers, A., Fonti, P., . . . Ziaco, E. (2020). Photoperiod and temperature as dominant environmental drivers triggering secondary growth resumption in Northern Hemisphere conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(34), 20645-20652. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.2007058117>
- IPCC. (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. In Core Writing Team, R. K. Pachauri, & L. A. Meyer (Eds.), (pp. 151). Geneva, Switzerland: IPCC.
- Jevšenak, J., Tychkov, I., Gričar, J., Levanič, T., Tumajer, J., Prislan, P., . . . Shishov, V. V. (2021). Growth-limiting factors and climate response variability in Norway spruce (*Picea abies* L.) along an elevation and precipitation gradients in Slovenia. *International Journal of Biometeorology*, 65(2), 311-324. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00484-020-02033-5>

- Jyske, T., & Hölttä, T. (2015). Comparison of phloem and xylem hydraulic architecture in *Picea abies* stems. *New Phytologist*, 205(1), 102-115. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12973>
- Krajnc, L., Hafner, P., & Gričar, J. (2021). The effect of bedrock and species mixture on wood density and radial wood increment in pubescent oak and black pine. *Forest Ecology and Management*, 481, 118753. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118753>
- Krajnc, L., Hafner, P., Gričar, J., & Simončič, P. (2020). Umerjanje rezistografskih meritev gostote lesa na stoječih drevesih : pretvorba v osnovno gostoto = Calibration of resistograph measurements of wood density in standing trees : conversion into basic density. *Gozdarski vestnik : slovenska strokovna revija za gozdarstvo*, 78(10), 404-410.
- Krajnc, L., Hafner, P., Vedenik, A., Gričar, J., & Simončič, P. (2020). Pregled, izbira in analiza lesnih vrst : Rezultat D1.1.1 (M24) Retrieved from Ljubljana: <http://dirros.openscience.si/lzpisGradiva.php?id=13882>
- Lachaud, S., Catesson, A. M., & Bonnemain, J. L. (1999). Structure and functions of the vascular cambium. *C R Acad Sci III*, 322(8), 633-650.
- Larson, P. R. (1994). *The vascular cambium: development and structure*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag.
- Levanič, T., Gričar, J., Gagen, M., Jalkanen, R., Loader, N., McCarroll, D., . . . Robertson, I. (2009). The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees*, 23(1), 169-180. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0265-0>
- Martinez del Castillo, E., Prislan, P., Gričar, J., Gryc, V., Merela, M., Giagli, K., . . . Čufar, K. (2018). Challenges for growth of beech and co-occurring conifers in a changing climate context. *Dendrochronologia*, 52, 1-10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.09.001>
- Novak, K., De Luis, M., Gričar, J., Prislan, P., Merela, M., Smith, K. T., & Čufar, K. (2016). Missing and dark rings associated with drought in *Pinus halepensis*. *IAWA Journal*, 37(2), 260-274. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-20160133>
- Panshin, A. J., & de Zeeuw, C. (1980). *Textbook of wood technology* (fourth ed.). New York: McGraw-Hill.
- Pfautsch, S., Hölttä, T., & Mencuccini, M. (2015). Hydraulic functioning of tree stems—fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance. *Tree Physiology*, 35(7), 706-722. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv058>
- Prislan, P., Gričar, J., Čufar, K., de Luis, M., Merela, M., & Rossi, S. (2019). Growing season and radial growth predicted for *Fagus sylvatica* under climate change. *Climatic Change*, 153(1), 181-197. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10584-019-02374-0>
- Prislan, P., Gričar, J., de Luis, M., Smith, K. T., & Čufar, K. (2013). Phenological variation in xylem and phloem formation in *Fagus sylvatica* from two contrasting sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 180, 142-151. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2013.06.001>
- Rossi, S., Anfodillo, T., & Menardi, R. (2006). Trephor: A new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal*, 27, 89-97.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., & Carraro, V. (2007). Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 152(1), 1-12. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0625-7>
- Rossi, S., Deslauriers, A., Gričar, J., Seo, J. W., Rathgeber, C. W. G., Anfodillo, T., . . . Jalkanen, R. (2008). Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6), 696-707.
- Sass-Klaassen, U., Fonti, P., Cherubini, P., Gričar, J., Robert, E. M. R., Steppe, K., & Bräuning, A. (2016). A Tree-centered approach to assess impacts of extreme climatic events on forests. *Frontiers in Plant Science*, 7(1069). DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01069>
- Skene, D. S. (1972). The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr and its relation to tree vigour. *Annals of Botany*, 36, 179-187.
- Spicer, R. (2014). Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany*, 65(7), 1829-1848. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert459>
- Zavod za gozdove Slovenije. (2020). Poročilo zavoda za gozdove Slovenije o gozdovih za leto 2019. Ljubljana: 121 str.