

NASTAJANJE KSILEMSKE IN FLOEMSKE BRANIKE PRI BUKVAH, POŠKODOVANIH V ŽLEDOLOMU

FORMATION OF XYLEM AND PHLOEM IN EUROPEAN BEECH TREES AFTER ICE STORM DAMAGE

Maks MERELA¹, Primož HABJAN², Katarina ČUFAR³

(1) University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Wood Science and Technology, maks.merela@bf.uni-lj.si

(2) University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Wood Science and Technology, primoz.habjan@bf.uni-lj.si

(3) University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Wood Science and Technology, katarina.cufar@bf.uni-lj.si

IZVLEČEK

Po žledolomu leta 2014 je v gozdovih ostalo veliko poškodovanih dreves. Ker znanja o nastajanju lesa in skorje v poškodovanih drevesih primanjkuje, smo v Arboretumu Volčji Potok opravili raziskavo vpliva žledoloma na nastajanje lesa in skorje na drevesih, ki so v žledolomu pretrpela poškodbo krošnje. Izbrali smo 14 bukev, jih razvrstili v 4 razrede glede na stopnjo poškodovanosti krošnje (K – nepoškodovana, A – do 50 %, B – med 50 in 75 %, C – več kot 75 % poškodovana krošnja). V dvotedenskih intervalih smo iz njih odvzemali mikro-izvrtke z orodjem Trepbor. Iz mikro-izvrtkov smo pripravili preparate lesa, kambija in skorje in jih analizirali s svetlobnim mikroskopom in sistemom za analizo slike. Poškodovane bukve so proizvedle od 20 do 95 % ožje ksilemske branike kot nepoškodovane, manjši je bil tudi prirastek floema. Izmed štirih razredov poškodovanosti so se pri bukvi največje razlike v debelinski rasti pokazale med razredoma A in B.

Ključne besede: bukev, *Fagus sylvatica*, žledolom, poškodbe krošnje, nastajanje lesa, ksilem, kambij, Trepbor

ABSTRACT

After the severe ice storm in 2014, numerous damaged trees were not removed from forests. Due to the lack of general knowledge about the processes occurring in damaged trees, a study involving 14 European beeches was conducted in the Arboretum Volčji Potok. Trees were categorized by crown injury; injury class K – undamaged, A – damaged less than 50 %, B – damaged between 50 and 75 %, and C – damaged more than 75 %. During the 2014 growing season, micro-cores were collected every fortnight using a Trepbor tool. Changes in crowns were also observed and noted. Transverse sections of micro-cores were prepared and observed using light microscopy and an image analysis system. Xylem growth rings were 20 to 95 % narrower in damaged beech trees compared to the undamaged trees. Damaged trees also produced narrower phloem rings. The biggest differences in cambial activity in beech appeared between Class A and Class B.

Key words: beech, *Fagus sylvatica*, ice storm, crown injury, wood formation, xylem, cambium, Trepbor

GDK 811.18+811.7:176.1Fagus sylvatica L.:423.3(045)=163.6
DOI 10.20315/ASetL.110.5

Prispelo / Received: 07. 09. 2016
Sprejeto / Accepted: 15. 11. 2016

1 UVOD

1 INTRODUCTION

Navadna bukev (*Fagus sylvatica* L.) je naša najpogostejša in gospodarsko zelo pomembna drevesna vrsta (ZGS, 2015). Pojavlja se v večini Slovenije, njen les pa je vsestransko uporaben. Nastajanje lesa (ksilema) in skorje (floema) pri bukvi je bilo v zadnjih letih predmet številnih raziskav (npr. Čufar in sod., 2008; Čufar in sod., 2015; Prisljan, 2012; Prisljan in sod., 2009; Prisljan in sod., 2010; Prisljan in sod., 2013). Omenjene raziskave, opravljene na zdravih in nepoškodovanih drevesih, so pripomogle k podrobnejšemu razumevanju razmerja med debelinsko rastjo dreves in vremenski razmerami. Na drugi strani pa je še vedno zelo malo raziskav o kambijevi produktivnosti v poškodovanih drevesih.

Bukev v Sloveniji je bila zelo prizadeta zaradi obsežnega žleda med 30. januarjem in 4. februarjem 2014, ko je v večjem delu Slovenije zapadlo od 10 do 50 mm padavin, ki pa so po večini zamrznile v žled (Urad za meteorologijo..., 2014). Žled se je odložil na veje krošenj in preobremenil drevesa ter povzročil obsežne poškodbe v gozdovih po vsej Sloveniji, razen na Primorskem do nadmorske višine 500 m, v subpanonski regiji ter nad 1200 m nadmorske višine (ZGS, 2015).

Posledice žledoloma so bile izravana in podrtja drevesa, odlomljena ali prelomljena debela, odlomljene večje in manjše veje, odlomljeni vrhovi krošenj itd. (slika 1). Gospodarska škoda v gozdovih je bila ogromna, saj je bila sanacija zaradi posledic žledoloma potrebna na več kot polovici površine slovenskih gozdov. Škoda v gozdovih in na gozdnih cestah je bila ocenjena na 214

milijonov evrov (ZGS, 2015). Za sanacijski posek je bilo predvidenih kar 9,3 milijona m³ lesne zaloge, kar je več kot dvakratni povprečni letni posek v Sloveniji, ki je znašal med 3 in 4 milijoni m³. Žled je bil vzrok za 71 % sanitarnega poseka v letu 2014. Bukev je sestavljala 30 % celotnega sanitarnega poseka, drugi listavci pa zgolj 11 % (v omenjeni sanitarni posek je vključen tudi posek zaradi drugih dejavnikov, ne le zaradi žleda). Za primerjavo navajamo podatek, da bukev dosega 32,2 % lesne zaloge v Sloveniji, drugi listavci skupaj pa 22,2 % (ZGS, 2015).

Čeprav je žled pogost pojav v Sloveniji, so raziskave o odzivu, preživetvenih možnostih, prirastnem potencialu in kakovosti lesa pri različnih drevesnih vrstah redke. Obsežne in sistematične raziskave na to temo so na primer opravili po obsežnem žledolomu januarja 1998 na severovzhodu ZDA (Shortle in sod., 2003; Shortle in Smith, 2014; Smith in Shortle, 2003). Omenjeni žledolom je zajel površino okoli 100.000 km². V študiji, opravljeni na različnih drevesnih vrstah (javorjih, brezah in ameriškem jesenu), so dokazali vpliv različne stopnje poškodovanosti krošnje na debelinski prirastek. Ugotovili so, da je ta vpliv med posameznimi drevesnimi vrstami različen. Prikazali so tudi zvezo med stopnjo preživetja in ohranjanja debelinske rasti s sposobnostjo obnavljanja krošnje. Prav tako so ugotovili, da je zdravstveno stanje drevesa pred žledolomom velikega pomena za njegov odziv na poškodbe (Shortle in sod., 2003).

Pri izdelavi sanacijskega načrta po ujmi, kot je žledolom, so za gozdarsko službo ključni podatki o prioritetah sanacije različno poškodovanega drevja. Nato sledijo vprašanja, kaj se bo s poškodovanimi drevesi dogajalo v letih po poškodbi. Tu je poleg dolgoročnega

preživetja pomembno tudi, kako bodo drevesa priraščala in kakšno kvaliteto lesa iz preživelih dreves lahko pričakujemo. Omenjena problematika je obsežna in kompleksna, zato zahteva sistematična spremljanja dreves po ujmi.

Cilj pričujoče študije je bil prikazati vpliv poškodovanosti krošnje na nastajanje lesa in floema pri navadni bukvi (*Fagus sylvatica* L.) v rastni sezoni, in sicer neposredno po žledolomu v letu 2014. Spoznanja raziskave naj bi prispevala k boljšemu razumevanju in prognozi prirastnega in preživetvenega potenciala dreves ter kakovosti lesa po ujmah.

2 MATERIAL IN METODE

2 MATERIALS AND METHODS

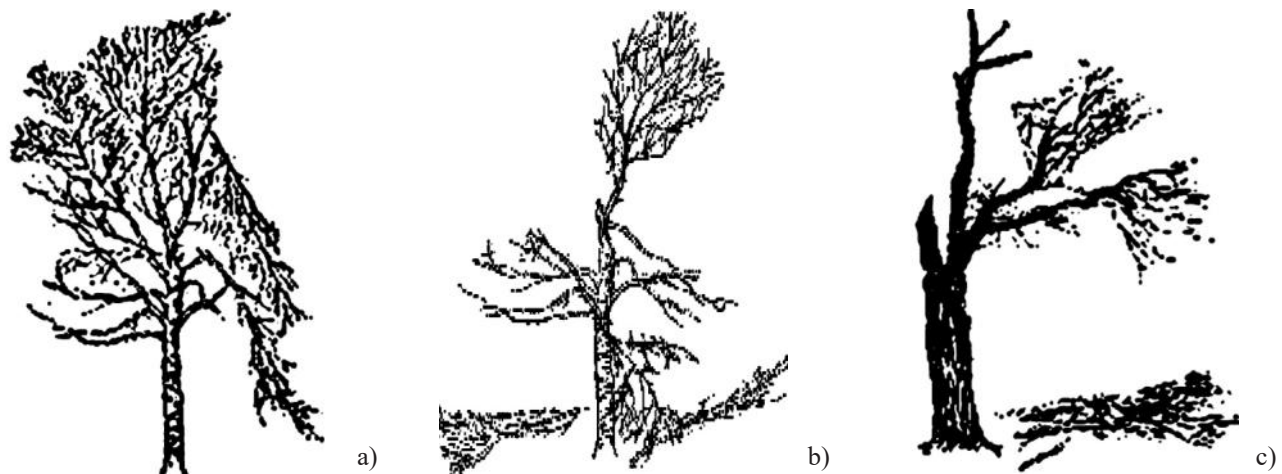
Izbira dreves

Po žledolomu marca 2014 smo v Arboretumu Volčji Potok (46°11'28.0"N, 14°37'01.5"E, 380 m n. m. v.) izbrali 14 navadnih bukev (starosti od 39 do 154 let, premera od 23 do 55 cm in višin od 20 do 30 m) z različno poškodovanimi krošnjami. Drevesa smo izbrali in klasificirali po metodi, ki jo navajata Smith in Shortle (2003) in je ilustrativno prikazana na sliki 2 (Shortle in Smith, 2014). Vzorčna drevesa smo tako razvrstili v štiri razrede poškodovanosti krošnje, in sicer: nepoškodovane krošnje - razred K (3 drevesa), do 50 % poškodovane krošnje - razred A (4 drevesa), med 50 in 75 % poškodovane krošnje - razred B (3 drevesa) in več kot 75 % poškodovane krošnje - razred C (4 oz. 2 drevesi, posek dveh dreves v juniju 2014) (sliki 2 in 3). Z delitvijo dreves v te razrede smo želeli preveriti, kakšne so razlike v vplivu stopnje poškodbe krošnje na debelinsko rast.



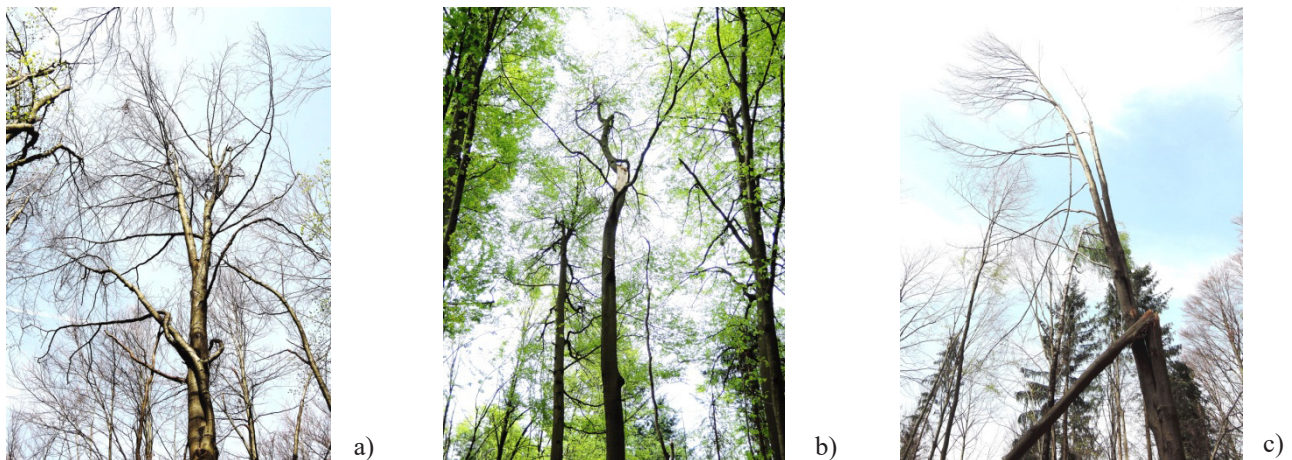
Slika 1: Gozd v Arboretumu Volčji Potok po uničujočem žledolomu v letu 2014 (Foto: Merela M.)

Fig. 1: Arboretum Volčji Potok forest after disastrous ice storm in 2014 (Photo: Merela M.)



Slika 2: Skice poškodovanosti krošnje za razvrstitev dreves v razrede poškodovanosti krošnje: a) poškodovanost krošnje do 50 % - razred A; b) poškodovanost krošnje med 50 in 75 % - razred B; in c) poškodovanost krošnje nad 75 % - razred C (Shortle in Smith, 2014)

Fig. 2: Sketch of crown loss to classify trees in category of crown injury: a) crown loss up to 50% - Class A, b) crown loss up to 75% - Class B and c) crown loss more than 75% - Class C (Shortle and Smith, 2014)



Slika 3: Primeri dreves bukke, razvrščenih v različne razrede poškodovanosti: a) bukev razreda A (4. 4. 2014); b) bukev razreda B (19. 4. 2014); in c) bukev razreda C (4. 4. 2014) (Foto: Habjan P. in Merela M.)

Fig. 3: Beech trees classified in different classes of crown damage: a) Class A (4 Apr. 2014); b) Class B (19 Apr. 2014); and c) Class C (4 Apr. 2014) (Photo: Habjan P. and Merela M.)

Odvzem, priprava in analiza vzorcev

Vso rastno sezono (od 27. 3. 2014 do 10. 10. 2014) smo na izbranih drevesih odzimali vzorce v obliki mikro-izvrtkov z orodjem Trepbor (Rossi in sod., 2006). Mikro-izvrtke smo fiksirali v mešanici FEA (raztopina formalina, etanola in očetne kisline), nato pa jih preparirali v tkivnem infiltratorju, kjer so se tkiva najprej dehidrirala v etanolni vrsti (70 %, 90 %, 95 % in 100 %), zatem v Ultraclear-u in se prepojila s parafinom, raztaljenem pri temperaturi 65 °C (Prislan in sod., 2014a; Prislan in sod., 2014b). Izvrtke smo nato s parafinskim dispenzerjem vklopili v parafinski blok. Rezine prečnih prereзов debeline 10 µm smo izdelali z rotacijskim mikrotomom (slika 4). Rezali smo histološke rezine debeline 10 µm. Več zaporednih rezin smo v vodni kopeli položili na objektno steklo, premazano z adhezivnim

sredstvom – albuminom. Tako pripravljene vzorce smo dali v sušilnik na 70 °C za 30 minut, da so se rezine lesa prijele (zasušile) na objektno steklo. Tako fiksirane rezine smo nato namočili v Ultraclear, nato pa še v 99-odstotni etanol, s čimer smo raztopili in izprali ves parafin s stekla in rezine. Sledilo je barvanje v mešanici barvil safranin in astra modro (van der Werf in sod., 2007). Na koncu smo vzorce izprali v vodi, dehidrirali v 99 % etanolu in vklopili v vklopni medij Euparal (slika 4).

Na prečnih prerezech smo vzdolž treh radialnih linij merili širino nastajajočih ksilemskih in floemskih branik. Spremljali smo dinamiko nastajanja ksilema in floema (rani in kasni floem) ter izmerili končno širino ksilemske in floemske branike. Iz podatkov za posamezna drevesa smo izračunali povprečne vrednosti znakov po

razredih. Preverili smo razmerje med širino floemske in ksilemske branike ter primerjali širino ksilemskih branik, nastalih v letu 2014, z branikami istih dreves, nastalih leta 2013. Začetek kambijeve produkcije smo zaznali ob nastanku prvih kambijevih derivatov, ki imajo tanke celične stene in večje radialne dimenzije kot celice kambijeve cone (Prislan in sod., 2011). Prehod iz ranega v kasni floem nakazuje nastanek prvih celic aksialnega parenhima v floemski braniki (Prislan in sod., 2012).

Obdelava podatkov

Preparate smo pregledali in analizirali z raziskovalnim svetlobnim mikroskopom v svetlem polju in s polarizirano svetlobo. Za obdelavo podatkov in izris grafov smo uporabili Microsoft Excel. Fotomikrografijo smo opravili z digitalno kamero in programom za analizo slike NIS Elements BR, s slednjim smo opravili tudi merjenje dimenzij posameznih anatomskih elementov. Statistično smo preverili razlike med končnimi širinami ksilemskih branik po razredih poškodovanosti. Ker se vrednosti širin branik v razredih ne porazdeljujejo normalno, smo napravili Kruskal-Wallisov test (uporabili smo program IBM SPSS Statistics). Vzorce smo obdelali in analizirali v laboratoriju Katedre za tehnologijo lesa na Oddelku za lesarstvo.



Slika 4: Odvzem vzorcev in izdelava anatomskih preparatov: a) odvzem mikro-izvrtka z orodjem Trephor; b) izvrtke, vklapljen v parafinski blokec pred rezanjem; c) odstranjevanje parafina in barvanje preparatov; in d) vklapljanje anatomskih rezin v Euparal (Foto: Merela M. in Habjan P.)

3 REZULTATI

3 RESULTS

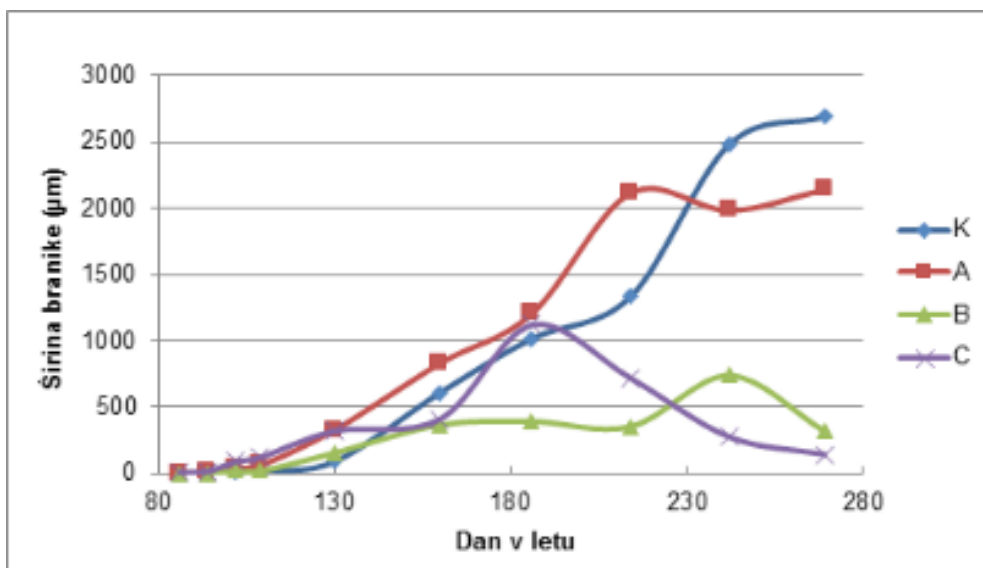
3.1 Dinamika nastajanja ksilemske branike

3.1 Xylem growth ring formation dynamics

Meritve širin branik, ki smo jih opravili na vzorcih, odvzetih med rastno sezono, so razkrile dinamiko nastajanja lesa v razredih različno poškodovanih bukev (slika 5). V začetku rastne sezone (od DOY (day of the year) 94 do 130) je stopnja priraščanja pri drevesih poškodovanih razredov znašala od 8 do 16 μm na teden, pri kontrolnih drevesih pa le 4 μm na teden. Priraščanje dreves iz najbolj poškodovanih razredov B in C je med DOY 130 in 214 poenjalo (6 oz. 11 μm na teden), priraščanje dreves razreda A (50 μm na teden) pa je bilo celo večje od priraščanja dreves razreda K (35 μm na teden) (slika 5). Do konca rastne sezone (od DOY 214 do 269) drevesa razredov A, B in C niso več debelinsko priraščala, prirastek dreves razreda K pa je znašal 85 μm na teden. Pri drevesih razreda C je razvidna večja variabilnost širine branike po obodu debla, kar je lahko posledica neenakomerne oskrbe debla s produkti fotosinteze zaradi asimetrične poškodovanosti krošnje. Prav tako pa je variabilnost širine branike po obodu znan pojav tudi pri nepoškodovanih drevesih (Gričar, 2007).



Fig. 4: Sampling and preparation of anatomical slides: a) sampling of micro-core by Trephor tool; b) core embedded in paraffin before cutting; c) removing of paraffin and slide staining and d) embedding of anatomical slides in Euparal (Photo: Merela M. and Habjan P.)



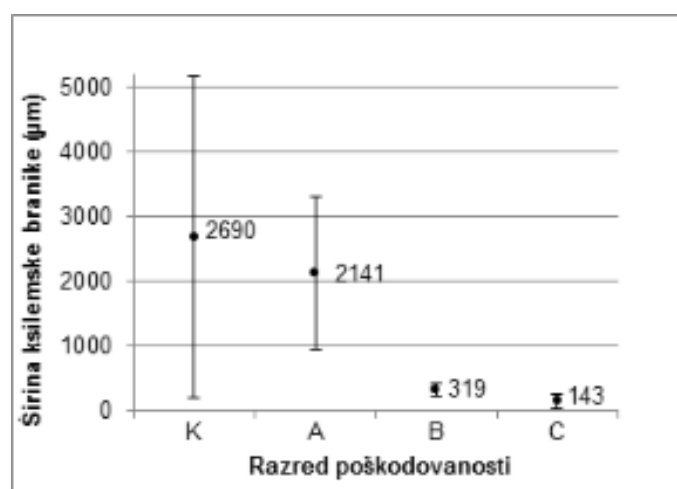
Slika 5: Dinamika nastajanja ksilemske branike bukve po razredih poškodovanosti po žledu v rastni sezoni 2014

Fig. 5: Wood formation dynamics in beech of different crown damage classes after ice storm in the 2014 growing season

3.2 Končna širina ksilemske branike 3.2 Final width of xylem growth ring

Glede na ugotovitve dinamike priraščanja je bila pričakovano največja povprečna širina branik izmerjena pri nepoškodovanih drevesih razreda K ($2689,9 \pm 2480,2 \mu\text{m}$; povprečna širina branike \pm standardni odklon), nekoliko ožja ($2141,0 \pm 1181,1 \mu\text{m}$) pa je nastala v razredu A. Bolj poškodovana drevesa razredov

B ($319,4 \pm 90,8 \mu\text{m}$) in C ($143,3 \pm 110,3 \mu\text{m}$) pa so imela precej manjše povprečne širine branik (sliki 6 in 7). Vsa drevesa, tudi najbolj poškodovana, so do konca rastne sezone izgotovila ksilemsko braniko, kar nakazuje popolnoma lignificirana vlakna in traheje v terminalnem delu branike, iz česar sklepamo, da so drevesa preživela celotno rastno sezono 2014 (Habjan, 2016).



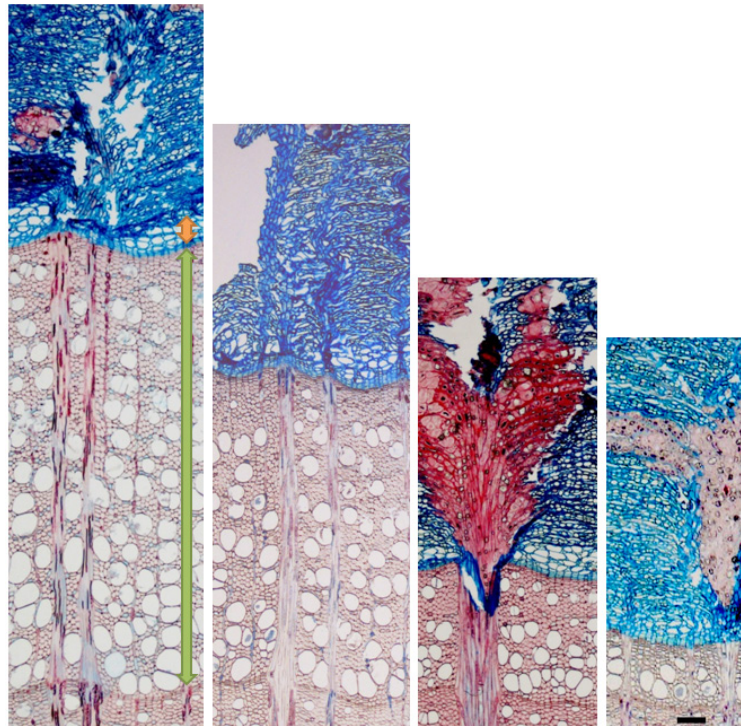
Slika 6: Širina ksilemske branike 2014 po razredih poškodovanosti pri bukvi. Ročaji prikazujejo standardni odklon

Fig. 6: Xylem growth ring of the 2014 of different classes of crown damage in beech. The range presents standard deviations.

Preglednica 1: Vrednosti χ^2 in p med razredi poškodovanosti. Vrednosti p so prikazane v oklepajih

Table 1: χ^2 and p values among classes of crown damage. P values are presented in parentheses

Razred poškodovanosti	C	B	A
K	3,000 (0,083)	3,857 (0,050)	0,000 (1,000)
A	3,429 (0,064)	4,500 (0,034)	
B	3,000 (0,083)		

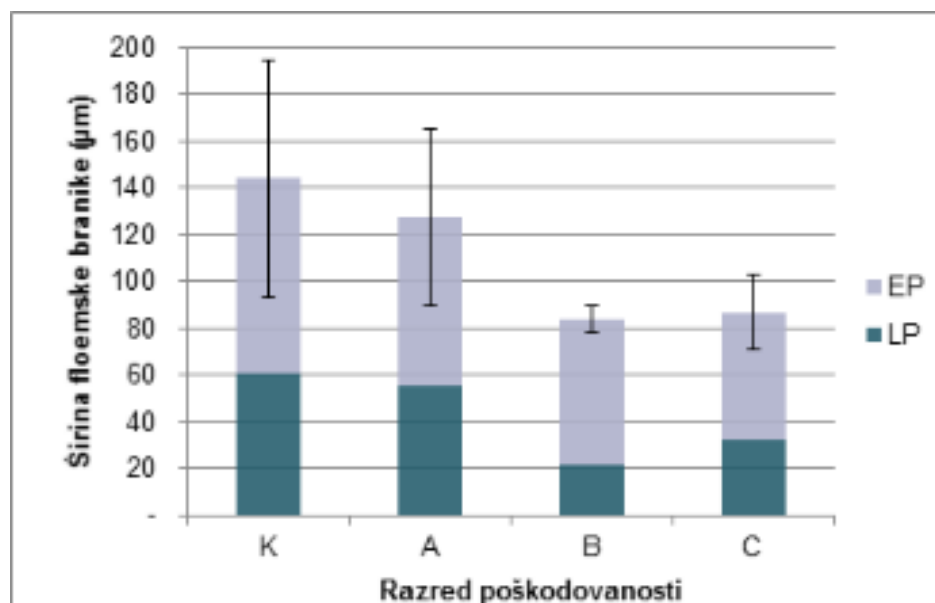


Slika 7: Primerjava letnih prirastkov analiziranih dreves bukve v letu 2014. Od leve proti desni si sledijo prečni prerezi tipičnih branik razreda K, A, B in C. Zelena puščica prikazuje ksilemsko braniko 2014, oranžna pa floemsko braniko 2014. Daljica predstavlja 100 μm

Fig. 7: Comparison of growth rings of analysed beech trees in 2014. From left to right cross sections of typical 2014 growth rings of Class K, A, B and C trees are presented. Green arrow presents xylem growth ring 2014, orange arrow phloem growth ring 2014. Scale bar length is 100 μm

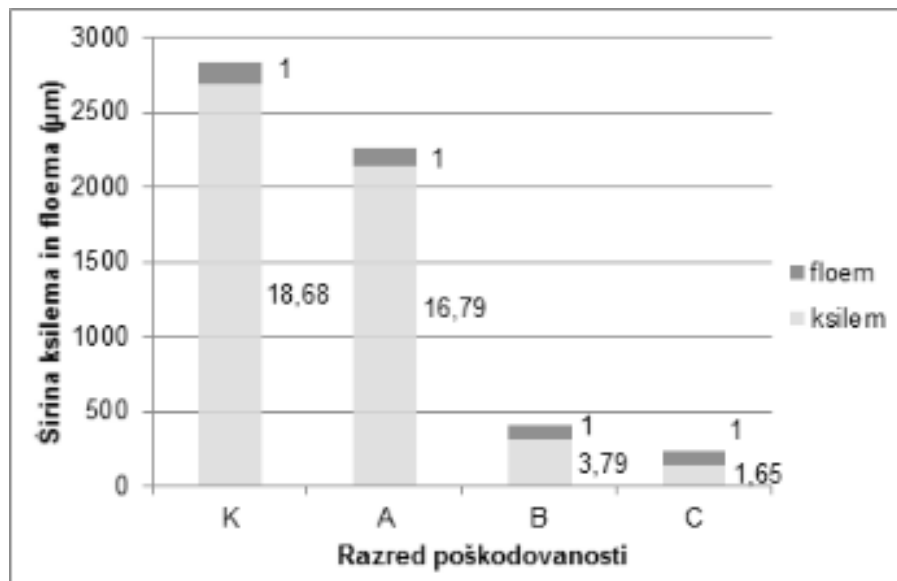
Kruskal-Wallisov test je potrdil, da obstajajo statistično značilne razlike v povprečnih rangiranih vrednosti končnih širin branik med vsaj dvema skupinama dreves ($\chi^2 = 8,654$, $p = 0,034$). Vrednosti χ^2 in p med

pari razredov poškodovanosti so prikazani v preglednici 1. Homogenost variance med vzorci je bila potrjena z neparametričnim Levenovim testom ($F = 1,420$, $p = 0,307$).



Slika 8: Povprečna širina floemske branike, nastale v letu 2014 pri bukvah z različno poškodovanimi krošnjami. EP – rani floem; LP – kasni floem. Ročaji prikazujejo standardni odklon od povprečja skupne širine floemske branike (EP + LP) v posameznem razredu poškodovanosti

Fig. 8: Average width of phloem growth ring of the year 2014 in beech. EP – early phloem, LP – late phloem. Average and standard deviations of phloem growth ring width (EP + LP) of different damage classes are presented



Slika 9: Razmerja med širinami floemskih in ksilemskih branik pri preiskanih bukvah. Razmerja so izračunana iz povprečij vseh dreves v posameznih razredih poškodovanosti. Prikazane so absolutne širine ksilema in floema

Fig. 9: Rate between phloem and xylem growth rings of analysed trees. The rate is based on average values of all trees within individual injury class. Absolute widths of xylem and phloem are presented

3.3 Končna širina floemske branike

3.3 Final width of phloem growth ring

Kambij je najprej začel proizvajati floem v drevesih najbolj poškodovanega razreda C (dan v letu $92,0 \pm 4,0$), sledita razred B ($99,3 \pm 4,6$) in razred A ($100,0 \pm 4,0$). Najkasneje je floem začel nastajati v nepoškodovanih kontrolnih drevesih razreda K ($104,0 \pm 8,7$). Do konca rastle sezone so drevesa razreda K proizvedla najširše floemske branike ($144,0 \pm 50,9 \mu\text{m}$), sledijo drevesa razreda A ($127,5 \pm 37,9 \mu\text{m}$), drevesa razreda B ($84,2 \pm 5,7 \mu\text{m}$) in drevesa razreda C ($87,0 \pm 16,0 \mu\text{m}$).

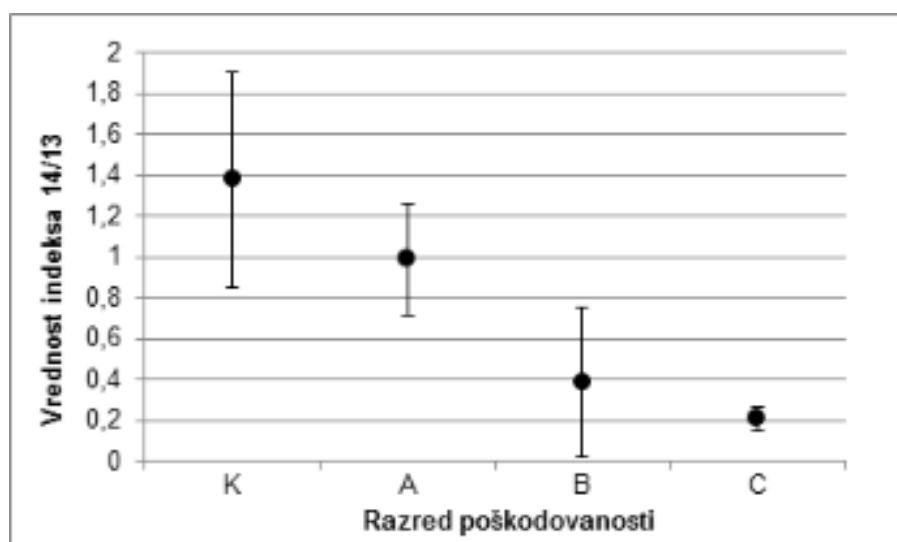
Širina ranega floema je med razredi manj različna (razred K: $83 \mu\text{m}$, A: $72 \mu\text{m}$, B: $62 \mu\text{m}$, C: $55 \mu\text{m}$) kot širina kasnega floema (razred K: $61 \mu\text{m}$, A: $55 \mu\text{m}$, B:

$22 \mu\text{m}$, C: $32 \mu\text{m}$). Rezultati meritev so podobno kot pri analizi širin ksilemskih branik razkrili podobnost med nepoškodovanimi drevesi in drevesi razreda A ter podobnost med drevesi razredov B in C (slika 8).

3.4 Razmerje med širino floemske in ksilemske branike

3.4 Rate between phloem and xylem growth ring width

Največje razmerje smo beležili v kontrolnem (K) razredu (floemska branika : ksilemska branika = 1 : 18,7), sledi razred A (1 : 16,8) in nato razred B (1 : 3,8). Pri najbolj poškodovanih drevesih (razred C) je bilo razmerje samo 1 : 1,7 (slika 9).



Slika 10: Ksilemski prirastek 2014:2013 - indeks 14/13 po različnih razredih poškodovanosti pri bukvi

Fig. 10: Comparison of xylem growth 2014 vs. 2013 - index 14/13 in beech of different injury classes

3.5 Primerjava širin ksilemskih branik, nastalih v letih 2014 in 2013

3.5 Comparison of xylem and phloem growth rings formed in 2014 and 2013

Za oceno vpliva poškodbe krošnje na prirastek smo primerjali tudi širine branik, nastalih pred in po žledolomu, v letih 2013 in 2014. To razmerje smo poimenovali indeks 14/13. Indeks z vrednostjo nad 1 kaže na širšo braniko v letu 2014, indeks z vrednostjo pod 1 pa na širšo braniko v letu 2013. Pri bukvi je indeks 14/13 največji v razredu K in znaša $1,38 \pm 0,53$. Sledi razred A ($0,99 \pm 0,27$). Veliko manjša sta indeksa razredov B ($0,39 \pm 0,36$) in C ($0,21 \pm 0,06$) (slika 10).

Čeprav širina branik med leti variira, je razmerje med širinama ksilemskih branik 2014 in 2013 pomemben podatek, ki kaže sposobnost debelinske rasti drevesa pred in po poškodbi. Prva informacija, ki smo jo pridobili s tem razmerjem, je, da so bila drevesa v letu 2014 na splošno produktivnejša kot v letu 2013, kar kaže indeks razreda K, ki je večji od 1. Velik razkorak v debelinskem prirastku se pojavi med razredoma A in B.

4 DISKUSIJA

4 DISCUSSION

Pri bukvah, poškodovanih v žledolomu 2014, je bila povprečna širina lesne branike leta 2014 v razredu A dobrih 20 % manjša od povprečne širine branike kontrolnega razreda K ($2689,9 \pm 2480,2 \mu\text{m}$). Razlika sicer ni statistično značilna (preglednica 1), a nakazuje, da lahko že zmerna poškodba krošnje negativno vpliva na debelinsko rast drevesa. Večje odklone smo ugotovili pri razredu B (88-odstotno zmanjšanje debelinske rasti) in še večje pri najbolj poškodovanih drevesih (razred C), kjer smo zabeležili 95-odstotno zmanjšanje debelinske rasti glede na nepoškodovana drevesa. To se deloma ujema s tem, kar so ugotovili Shortle in sod. (2003), ki so med razredi primerjali širino branik pred in po poškodbi krošnje in zaznali opazno razliko med razredoma A in B ter manjšo med razredi K in A ter B in C. Primerjava z rezultati iz ZDA je pokazala, da so bile razlike v letnem prirastku med kontrolnim in drugimi razredi pri naših drevesih večje kot pri drevesih iz ZDA.

Analiza floemskih branik je razkrila, da poškodovanost krošnje vpliva na širino floemske branike. Večje razlike smo zabeležili v širini kasnega floema, kar se ujema z ugotovitvami drugih raziskovalcev (npr. Prisljan, 2012; Gričar in Čufar, 2008; Gričar in sod., 2014, 2016; Čufar in sod., 2012).

Raziskovalci ugotavljajo tudi, da je razmerje med širino ksilemske in floemske branike zelo variabilno zaradi vpliva različnih dejavnikov (Gričar in sod., 2009,

2014, 2016; Prisljan, 2012). Nadalje navajajo, da se pri bukvi variabilnost širine ksilemske branike giblje med 30 % in 40 %, variabilnost floemske branike pa med 15 % in 25 % (Prisljan, 2012; Prisljan in sod., 2012, 2013). Medtem ko Čufar in sod. (2015) navajajo, da so ksilemski prirastki lahko 5–12-krat večji od floemskih, klasična literatura navaja, da je razmerje med floemsko in ksilemsko braniko med 1 : 4 in 1 : 14 (npr. Krže in sod., 2007; Čufar, 2006). Naša raziskava je med razredi poškodovanosti pokazala velike razlike razmerij med floemsko in ksilemsko braniko. Medtem ko sta razmerji v razredih K in A dokaj podobni (1 : 18,68 in 1 : 16,79), smo zabeležili velik preskok do razredov B (1 : 3,79) in C (1 : 1,65). Glede na opravljene raziskave ugotavljamo, da so bukve razreda K in tudi A v primerjavi s floemom proizvedle 16–18-krat več ksilema, bolj poškodovane bukve (razreda B in C) pa samo 3,8 oz. 1,7-krat več ksilema kot floema. To se ujema z ugotovitvami drugih študij, ki navajajo, da je pri drevesih v stresu lahko širina ksilemske branike celo manjša od floemske (Krže in sod., 2007; Gričar in sod., 2009).

Predvsem razmerje širin branik pri prizadetih drevesih, kjer se širina floema približa širini ksilema, nakazuje, da drevo vlaga energijo v nastanek floemskih tkiv. Floemska branika je življenjsko pomembna za drevo, saj sitaste cevi pri bukvi navadno kolabirajo že po eni sezoni (Prisljan, 2012; Prisljan in sod., 2012). To pomeni, da mora drevo za prevajanje produktov fotosinteze na mesta porabe vsako leto osnovati novo floemsko braniko. Količina produkcije ksilemskih tkiv pa je nadalje odvisna od ravnih razmer in seveda zmožnosti celotnega, bolj ali manj poškodovanega oz. oslabelega sistema. Rezultati nakazujejo, da je variabilnost ksilemskih prirastkov večja od floemskih, o čemer so že poročali (npr. Gričar in sod., 2016; Martinez del Castillo in sod., 2016; Prisljan in sod., 2013).

Čeprav širina branik med leti variira, je pomembna primerjava ksilemskega prirastka po žledolomu in pred njim. Širina branike 2013 tako nakazuje potencial priraščanja pred ujmo. Naše raziskave tako kažejo, da so bila nepoškodovana drevesa v splošnem leta 2014 bolj produktivna kot v letu 2013, saj indeks 14/13 v razredu K presega 1 (1,38). V razredih A, B in C je indeks z naraščajočo prizadetostjo vse manjši (0,99, 0,39 in 0,21). Tudi tu so bile največje razlike zabeležene med razredoma A in B. Naše ugotovitve se ujemajo tudi z izsledki drugih avtorjev (Shortle in sod., 2003), ki v razredu A niso opazili zmanjšane prirastka, v razredu B in C pa so zabeležili za 22 % do 70 % oz. 9 % do 70 % zmanjšan prirastek.

Glede na indeks razreda K, ki je večji od 1, lahko domnevamo, da so bile splošne vremenske razmere v letu

2014 ugodnejše za rast kot v letu 2013. Prav tako ne smemo zanemariti dejstva, da so vsa drevesa, ki so preživela, na račun poškodovanih in posledično reduciranih krošenj sosednjih dreves pridobila nekaj rastnega prostora in svetlobe, kar bi lahko pozitivno vplivalo na njihovo rast v letu 2014. Sklepamo, da je na povečani prirastek v letu 2014 vplivala kombinacija obeh zgoraj navedenih vplivnih dejavnikov.

Dognanja te študije so del znanj, ki bi lahko bila uporabna pri snovanju načrtov sanacije gozdov. Pred sanacijo so namreč ključne informacije, katera drevesa po poškodbi priraščajo nespremenjeno in katera nekoliko manj ali samo toliko, da komaj preživijo. Slednja je treba odstraniti, saj zavirajo razvoj gozdov, ne izkoriščajo produkcijske sposobnosti rastišča in dolgoročno zavirajo prirastek lesne zaloge.

V prihodnje bi bilo smiselno opravljati tovrstni eksperiment na večjem vzorcu dreves več let zapored, saj bi tako dobili popolnejše odgovore na vprašanja o vplivu poškodbe krošnje na zmanjšani prirastek lesa in sposobnosti preživetja poškodovanih dreves. Prav tako bi bilo treba ovrednotiti dolgoročni vpliv žledoloma na debelinsko rast, strukturo lesa in posledično kvaliteto lesa. Poleg predstavljenega na kakovost lesa vplivajo tudi spremembe vlažnosti lesa (Straže in sod., 2015) in predvsem napredovanja okužbe po deblu, kar bistveno zmanjša kakovost lesa posebej pri bukovini, ki je neodporna na biološke škodljivce (Humar in sod., 2015).

Raziskave na poškodovanih drevesih bodo potrebne, saj vse kaže, da bodo ekstremni vremenski dogodki zaradi podnebnih sprememb vse pogostejši. Pričakujemo lahko, da bomo imeli v prihodnosti vse več opravka s tako ali drugače poškodovanimi drevesi.

5 SUMMARY

After the severe ice damage (sleet) in February 2014 in Slovenia, many damaged trees were left in the forests (ZGS, 2015). One of the most affected tree species was the European beech (*Fagus sylvatica*) that prospers on a great variety of sites in Slovenia. The number of damaged trees was particularly high because the beech has the highest share (32% of the entire wood stock) in Slovenian forests and is particularly frequent in the areas affected by the ice damage in 2014 (ZGS, 2015).

In order to create adequate recovery plans, the forestry service needs to know which damaged trees should be removed from the forest. It is also important that this removal should take place immediately or after a certain period. The service needs to know which trees have high chances to survive but also to retain productivity and adequate wood quality. This complex

topic raises numerous questions on processes in variously damaged trees in the years after the damage. This topic was systematically investigated in various tree species after the disastrous ice damage in the NE USA and SW Canada in 1998 (Smith and Shortle, 2003).

In view of the above, the objective of the present study was to investigate variously damaged beech trees on a representative lowland site in central Slovenia and to relate the impact of crown damage on cambial productivity in the sense of wood and phloem formation in the growing season immediately after the extensive ice damage in 2014.

For this purpose, we selected 14 beech trees with variously damaged crowns in March 2014 in Volčji Potok, central Slovenia (approximate coordinates 46°11'N, 14°36'E, 350 m a.s.l.), which were ranked in four categories of crown damage: intact, control (Class K), up to 50% (Class A), between 50 and 75% (Class B), and more than 75% (Class C) as proposed by Smith and Shortle (Smith and Shortle, 2003; Shortle and Smith, 2014). Through the entire growing season we collected micro-cores every fortnight from the tree stems with the Trephor tool (Rossi et al., 2006). The micro-cores were processed to prepare permanent slides for microscopy. Light microscope and a system for image analysis were used to analyze the sections of tissues containing cambial zone, wood and phloem. We followed wood and phloem formation of the season immediately after the ice damage. The results were correlated with the degree of crown damage. The amount of wood was compared with the one in the year before damage.

The xylem rings formed in 2014 were narrower in all classes of damaged trees compared to those of undamaged trees. The reduction of tree-ring widths in moderately damaged trees was on average 20% in Class A, 88% in Class B and 95% in Class C, compared to that of undamaged trees (Class K). We noticed that the width of the phloem rings decreased with increasing crown damage. The differences in width of early phloem were small between the classes, whereas the width of the late phloem decreased with increasing damage. The width of late phloem in the Classes A, B and C was therefore 9%, 47% and 64% narrower compared to late phloem of the control trees (Class K).

The study showed noticeable differences in the relationship between the width of the phloem and xylem rings (Ph/Xy ratio) of variously damaged trees. Ph/Xy ratio was comparable in Classes K and A (1: 18.68 and 1: 16.79), but much lower in Classes B (1: 3.79) and C (1: 1.65). Classes K and A produced much more xylem than phloem, but the ratio changed in damaged beech

(Classes B and C). This is in agreement with other studies (Gričar et al., 2009, 2014, 2016; Gričar and Čufar, 2008; Martinez del Castillo et al., 2016), which showed that the trees growing under stress must also produce adequate amount of phloem, which is crucial for their survival every year.

Comparison of the amounts of wood formed after the ice storm and in the year before it (14/13 ratio) showed that the factors affecting tree ring widths seemed to be generally more favourable in 2014 than in 2013. The 14/13 index in Class K is greater than one (1.38). In damaged beech 14/13 ratios were the following: 0.99 (Class A), 0.39 (Class B) and 0.21 (Class C). The largest differences occurred between Classes A and B. As 14/13 ratios exclude the impact of factors affecting tree ring width between 2013 and 2014 (weather conditions and acquired new space at the expense of removed adjacent trees due to damage), this ratio can be used to evaluate the effect of crown damage on xylem growth.

The changed wood production affects wood quality as well. Growth ring width is related to density which is correlated to mechanical properties. This study, however, does not report on changes in wood formed before the ice storm, which was exposed during the crown damage. The exposed wood is first affected by desiccation and changed distribution of moisture content as shown in other studies (e.g. Straže et al., 2015). This phase is followed by defence response of trees (Merela et al., 2005; Oven et al., 2008; Shigo and Wilson, 1972; Shigo and Marx, 1977; Shortle, 1979). As beech wood is not resistant to various biological pests, we can expect wood deterioration and severe loss of wood quality already in a short time after the exposure (Humar et al., 2015).

The presented new knowledge on wood and phloem formation in relation to crown damage due to ice storm can contribute to a better prognosis of survival and productivity of trees and wood quality. It could be used by the forest service to prepare recovery plans of the damaged forests.

6 ZAHVALA

6 ACKNOWLEDGEMENT

Delo je nastalo v okviru programske skupine P4-0015 in Ciljnega raziskovalnega projekta (CRP) V4-1419 Racionalna raba lesa listavcev s poudarkom na bukovini, ki ga financirata Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano (MKGP) in Javna agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije (ARRS). Raziskava je bil opravljena v okviru priprave magistrskega dela Primoža Habjana. Avtorji se zahvaljujemo

Upravi Arboretuma Volčji Potok za kooperativno sodelovanje, Luki Kržetu za tehnično pomoč pri obdelavi materiala in dr. Kevinu T. Smithu za komentarje in dovoljenje za objavo skic.

6 VIRI

6 REFERENCES

- Čufar K. 2006. Anatomija lesa. Ljubljana, Biotehnoška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 185 str.
- Čufar K., Prisljan 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
- Čufar K., Gričar J., Prisljan P. 2012. Zgradba in nastajanje lesa in skorje bukve ter dendrokonologija. V: Bukovi gozdovi v Sloveniji: ekologija in gospodarjenje. Bončina A. (ur.). Ljubljana, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Biotehniška fakulteta: 115-124
- Čufar K., Prisljan P., Merela M., Krže L., Gričar J. 2015. Spremljanje nastajanja ksilema in floema ter kambijeve aktivnosti pri bukvi in smreki v Sloveniji. V: Monitoring v gozdarstvu, lesarstvu in papirništvu; znanstveno srečanje Gozd in les. Kraigher H. Humar M. (ur.). Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije, Založba Silva Slovenica: 53-57
- Gričar J. 2007. Ksilo- in floemogeneza pri beli jelki (*Abies alba* Mill.) in navadni smreki (*Picea abies* (L.) Karst.). Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije: 106 str.
- 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, 4: 538-543
- Gričar J., Krže L., Čufar K. 2009. Number of cells in xylem, phloem and dormant cambium in silver fir (*Abies alba*), in trees of different vitality. *IAWA Journal*, 30, 2: 121-133
- Gričar J., Prisljan P., Gryc V., Vavričik 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*, 0, 1-13
- Gričar J., Prisljan 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 J.*, 37, 349-364
- Habjan P. 2016. Vpliv žledoloma na preživetje dreves in nastanek lesa na primeru bukve in smreke - Effect of ice storm on survival of trees and wood formation in european beech and Norway spruce. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, 83 str.
- Humar M., Kržišnik D., Lesar B., Thaler N., Žlahtič M. 2015. Življenjska doba bukovine na prostem = Service life of beech wood in outdoor applications. *Gozdarski vestnik*, 73, 10: 461-469
- Krže L., Gričar J., Čufar K. 2007. Razmerje med ksilemskim in floemskim prirastkom pri jelki (*Abies alba* Mill.). *Zbornik gozdarsva in lesarstva*, 84: 3-10
- Martinez del Castillo E., Longares L.A., Gričar J., Prisljan P., Gil-Pelegrín E., Čufar K., de Luis M. 2016. Living on the edge: contrasted wood-formation dynamics in *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* under Mediterranean conditions. *Frontiers in Plant Science*, 0, 1-13
- Merela M., Sepe A., Oven P., Serša I. 2005. Three-dimensional in vivo magnetic resonance microscopy of beech (*Fagus sylvatica* L.) wood. *Magnetic Resonance Materials in Physics Biology and Medicine*, 18, 4: 171-174
- Oven P., Merela M., Mikac U., Serša I. 2008. 3D magnetic resonance microscopy of a wounded beech branch. *Holzforschung*, 62, 3: 322-328

- Prislan 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, 4: 482-490
- Prislan P., Zupančič M., Krže L., Gričar J., Čufar K. 2010. Nastajanje lesa pri bukvah z dveh rastišč na različnih nadmorskih višinah. *Les*, 62, 5: 164-170
- Prislan P., Koch G., Schmitt U., Gričar J., Čufar K. 2011. Seasonal ultra-structural changes in the cambial zone of beech (*Fagus sylvatica*) grown at two different altitudes. *IAWA Journal*, 32, 1: 443 - 459
- Prislan P. 2012. Večletno in sezonsko nastajanje ksilema in floema pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) z dveh rastišč v Sloveniji. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, 143 str.
- Prislan P., Koch G., Schmitt U., Gričar J., Čufar K. 2012. Cellular and topochemical characteristics of secondary changes in bark tissues of beech (*Fagus sylvatica*). *Holzforschung*, 66, 131-138.
- 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
- Prislan P., Gričar J., Čufar K. 2014a. Wood sample preparation for microscopic analysis. COST Action FP1106. Department of Wood Science and Technology, Slovenian Forestry Institute, University of Zaragoza, Department of Geography and Regional Planning, 8 str.
- Prislan P., Martinez del Castillo E., Krže L., Habjan P., Merela M. 2014b. Wood sample preparation for microscopic analysis : based on a protocol by Peter Prislan. COST Action FP1106, Reijnen H., ed., Department of Wood Science and Technology, Slovenian Forestry Institute, University of Zaragoza, Department of Geography and Regional Planning, http://streess-cost.eu/images/stories/films/STReESS_Film_Peter_Prislan.mp4.
- Rossi S., Anfodillo T., Menardi R. 2006. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. *IAWA Journal*, 27, 1: 89 - 97
- Shigo A.L., Wilson C.L. 1972. Discoloration associated with wounds one year after application of wound dressings. *Arborist's News*, 37, 11: 121-124
- Shigo A.L., Marx H.G. 1977. Compartmentalization of Decay in Trees. USDA Forest Service Agriculture Information Bulletin: 405 str.
- Shortle W.C. 1979. Mechanisms of compartmentalization of decay in living trees. USA, American Phytopathological Society: Symposium on wood decay in living trees. *Phytopathology*, 69, 10: 1147-1151
- Shortle W.C., Smith K.T., Dudzik K.R. 2003. Tree survival and growth following ice storm injury. In Research Paper NE-723. United States Department of Agriculture Forest Service, Northeastern Research Station, 4 str.
- Shortle W.C., Smith K.T. 2014. Will My Trees Survive? Oklahoma Department of Agriculture, Food and Forestry. Forest Recovery Bulletin #2, 2 str.
- Smith K.T., Shortle W.C. 2003. Radial growth of hardwoods following the 1998 ice storm in New Hampshire and Maine. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 2: 325-329
- Straže A., Merela M., Krže L., Čufar K., Gorišek Ž. 2015. Fizikalne lastnosti bukovine po žledolomu. *Gozdarski vestnik*, 73, 10: 30-36
- Urad za meteorologijo. 2014. Sneg, žled in padavine od 30. januarja do 7. februarja 2014, Agencija Republike Slovenije za okolje, 21 str.
- van der Werf G.W., Sass-Klaassen U.G.W., 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, 2: 103-112
- Zavod za gozdove Slovenije. 2015. Poročilo Zavoda za gozdove Slovenije o gozdovih za leto 2014 - Report of Slovenia Forest Service on forests for the year 2014. Ljubljana: Zavod za gozdove, 138 str.