

GDK: 174.7 Abies alba+811.18+811.7(045)=163.6

Prispelo / Received: 24.04.2007

Sprejeto / Accepted: 23.05.2007

Izvirni znanstveni članek

Original scientific paper

Razmerje med ksilemskim in floemskim prirastkom pri jelki (*Abies alba* Mill.)

Luka KRŽE¹, Jožica GRIČAR², Katarina ČUFAR³

Izvleček

Pri 10 zdravih jelkah (*Abies alba*) smo raziskali anatomsko zgradbo floemskih branik (FB) glede na njihovo širino, razmerje med številom slojev celic v FB in v ksilemskih branikah (KB) iste sezone, razlike v številu slojev celic v FB in KB po obodu posameznega drevesa ter zvezo med širino FB in KB, nastalih v istem letu, ter širino dormantne kambijeve cone (KC). Intaktne vzorce tkiv za raziskave smo vzeli iz živih dreves v letih 2001 in 2002 ter pripravili preparate prečnih prerezov za svetlobno mikroskopijo. Ugotovili smo zvezo med širino in anatomsko zgradbo FB. Pri ožjih FB je prevladoval rani floem, pri širših pa kasni. Pri širših FB se je v kasnem floemu lahko pojavil dodatni pas aksialnega parenhima. KB so bile 2- do 21-krat širše od FB. Širina KB je po obodu posameznega drevesa bolj variirala kot širina FB. Širina dormantne KC je bila v pozitivni zvezi s širino FB in KB.

Ključne besede: navadna jelka (*Abies alba* Mill.), prirastek, ksilem, floem, kambijeve cone

Relation between xylem and phloem increment in Silver fir (Abies alba Mill.)

Abstract

In 10 silver firs (*Abies alba*), the following was investigated: anatomical structure of phloem growth rings (FB) in relation to their width, ratio between number of cell-layers in FB and in xylem growth rings (KB), variation in number of cell layers in FB and KB around the stem circumference, relation between widths of FB and KB formed in the same year, and the width of dormant cambial zone (KC). Samples of intact tissues were taken from living trees in 2001 and 2002, and permanent cross-sections for light microscopy prepared. We observed the relationship between width and anatomical structure of the FB. Narrower FB contained more early phloem, whereas wider FB contained more late phloem cells. Wider FB sometimes contained an additional band of axial parenchyma. The KB were 2 to 21 times wider than the FB. The widths of KB varied around the stem circumference more than the widths of FB. The widths of dormant KC were positively correlated to the widths of FB and KB.

Key words: silver fir (*Abies alba* Mill.), increment, xylem, phloem, cambial zone

1 Uvod

1 Introduction

Debelinska rast dreves se začne s celičnimi delitvami v kambijevi coni, čemur sledi diferenciacija nastalih derivatov v odrasle celice ksilema in floema. Za drevesne vrste zmernega pasu je značilno periodično menjavanje obdobji rasti in mirovanja. Število celic v dormantnem kambiju je odvisno od različnih dejavnikov: drevesne vrste, starosti drevesa, dela drevesa, vitalnosti, ravnosti idr. Spomladi, ob začetku kambijeve aktivnosti, se število celic v kambijevi coni poveča (LARSON 1994). Kambijeve celične produkcije je v normalnih razmerah intenzivnejša na ksilemsko kot na floemsko stran, vendar je lahko v fiziološko zelo zaostrenih razmerah floemski prirastek večji od ksilemskega, ki izjemoma lahko celo izostane (PANSIN / DE ZEEUW 1980, LARSON 1994). Širine floemskih in ksilemskih branik se po obodu posameznega drevesa spreminjajo in s tem tudi razmerje med floemskim

in ksilemskim prirastkom (PANSIN / DE ZEEUW 1980, ČUFAR 1990, OVEN 1993, LARSON 1994, GRIČAR / OVEN / ČUFAR 2005).

Ker je razmerje med FB in KB ter variabilnost širine FB znotraj drevesa na splošno še vedno slabo raziskano, smo v dinarskem jelovem bukovju na Ravniku izbrali 10 navidezno zdravih jelk (*Abies alba* Mill.) in na intaktnih vzorcih tkiv iz dormantnih obdobji 2001 in 2002 preučili:

- anatomsko zgradbo floemske branike (FB) glede na njeno širino;
- razmerje med številom slojev celic FB in ksilemskih branik (KB) iste sezone;
- variabilnost v številu slojev celic v FB in KB po obodu posameznega drevesa;
- zvezo med številom slojev celic v dormantni kambijevi coni (KC) ter številom slojev celic v FB in KB, nastalih v istem letu.

¹ L. K., dipl.inž.les., Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina C. VIII/34, Ljubljana, Slovenija

² dr. J. G., Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, SI-1000 Ljubljana Slovenija, jozica.gricar@gozdis.si

³ prof. dr. K. Č., Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina C. VIII/34, Ljubljana Slovenija, katarina.cufar@bf.uni-lj.si

2 Material in metode

2 Material and Methods

Eksperiment smo zastavili na 10 navadnih jelkah (*Abies alba* Mill.) iz dinarskega jelovega bukovja na Ravniku (500–700 m n.m.) pri Planini (približno 50 km JV od Ljubljane), kjer člani Katedre za tehnologijo lesa, Oddelka za lesarstvo opravljajo raziskave in preučujejo stanje 300 testnih odraslih jelk od leta 1987 (ČUFAR 1997, TORELLI *et al.* 1999). Na tem rastišču je navadna jelka dominantna drevesna vrsta. Izbrana drevesa so bila odrasla, vladajoča ali sovladajoča in navidezno zdrava. Stara so bila približno 150 let z debelnim premerom v prsni višini okrog 50 cm. V raziskavo smo vključili jelke z oznakami: 90, 61, 54, 113, 141, 147, 151, 163, 180 in 300.

Iz vsakega drevesa smo v dveh letih vzeli skupno 6 vzorcev intaktnih tkiv; datumi odvzema vzorcev so bili 17.10.2001, 14.11.2001, 6.3.2002, 8.5.2002, 18.9.2002 in 18.10.2002. Vzorci intaktnih tkiv (okvirne dimenzije: 1 x 1 x 3 cm³), vzeti iz živih dreves v prsni višini (1,3 m nad tlemi), so vsebovali najmlajši del žive skorje, KC in največ dve KB. Odvzemna mesta so bila razporejena po obodu debla in medsebojno razmaknjena vsaj 10 cm, zato da vzorci niso vsebovali poranitvenega lesa in travmatskih smolnih kanalov, ki nastanejo kot odziv KC na mehansko poškodbo.

Takoj po odvzemu smo vzorce fiksirali v FAA (raztopina 25 ml 37 % formaldehida, 25 ml 100 % očetne kisline in 450 ml 50 % etanola), dehidrirali v etanolni vrsti (30 %, 50 % in 70 % etanol) ter z drsnim mikrotomom Leica SM 2000R izdelali 25 µm debele rezine prečnih prereзов. Sledilo je barvanje rezin z barviloma safranin in astra modro in trajno vklapljanje v vklopni medij Euparal. Histometrične analize smo opravili s pomočjo svetlobnega mikroskopa Nikon Eclipse E800 (svetlo polje in polarizirana svetloba) in sistema za analizo slike Lucia G_4.8.

Število celic v zadnji nastali FB in KB (leto 2001 oz. 2002) smo določili pri 59 vzorcih. Število celic v dormantni KC smo določili samo pri 50 vzorcih, ker pri odvzemu 8.5.2002 KC ni bila več v dormantnem stanju. Zaradi variabilnosti števila slojev celic KC ter FB in KB znotraj iste branike po obodu posameznega drevesa smo analize opravili v 3 radialnih nizih vsakega preparata in nato izračunali povprečje.

Celice KC smo določili po modro obarvanih primarnih celičnih stenah in ozkih radialnih dimenzijah. Floemske sitaste celice smo identificirali po nelignificiranih, modro obarvanih sekundarnih celičnih stenah, ki so se v polarizirani svetlobi svetile. Celice aksialnega floemskega parenhima smo prepoznali po temno obarvani vsebini v celičnih lumnih. Za ksilemske celice (traheide) pa so bile značilne lignificirane, rdeče obarvane sekundarne celične stene in prazni lumni. Podatke smo obdelali s programom Microsoft Excel, v katerem smo izdelali tudi grafe.

3 Rezultati

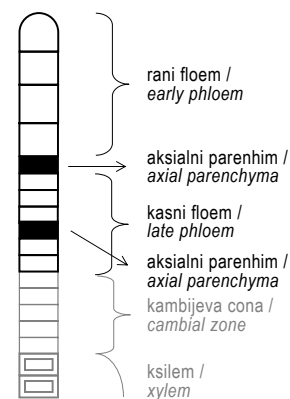
3 Results

3.1 Anatomska zgradba branike sekundarnega floema preiskanih vzorcev

3.1 Anatomical structure of the secondary phloem growth ring in the investigated samples

Pri raziskanih jelkah je bilo pod mikroskopom mogoče razločno prepoznati zgradbo ene do dveh najmlajših branik nekolabiranega sekundarnega floema (slika 1), ki mu je sledil kolabirani floem. V nekolabiranem floemu smo lahko jasno videli sitaste celice, floemski aksialni parenhim in floemske trakove. Za kolabirani floem pa so bili značilni kolaps sitastih celic, sklerifikacija in inflacija aksialnega parenhima ter zgnečenje trakov.

Ker ima jelka sitaste celice z nelignificirano sekundarno celično steno, so bile te dobro vidne pod polarizirano svetlobo. Prve (inicialne) sitaste celice ranega floema (RF) so imele zunanje tangencialne celične stene nekoliko zaobljene (slika 1). Sitaste celice RF so imele velike radialne dimenzije in tanke celične stene, sitaste celice kasnega floema (KF) pa so bile bolj sploščene oz. so imele manjše radialne dimenzije in debelejšje celične stene. Parenhimske celice smo prepoznali po temno obarvani vsebini v celičnih lumnih. Obarvane vsebine sestavljajo tanini, lipidi, kristali in podobne ergastične substance. Običajno je bolj ali manj sklenjen tangencialni pas aksialnega parenhima razmejeval sitaste celice RF in KF.



Slika 1: Shematski prikaz radialnega niza celic ksilema, kambijeve cone (KC) in floema pri navadni jelki. Floemska branika (FB) ima dva pasova aksialnega parenhima. Prva celica v ranem floemu RF (zgoraj) ima zaobljeno tangencialno steno.

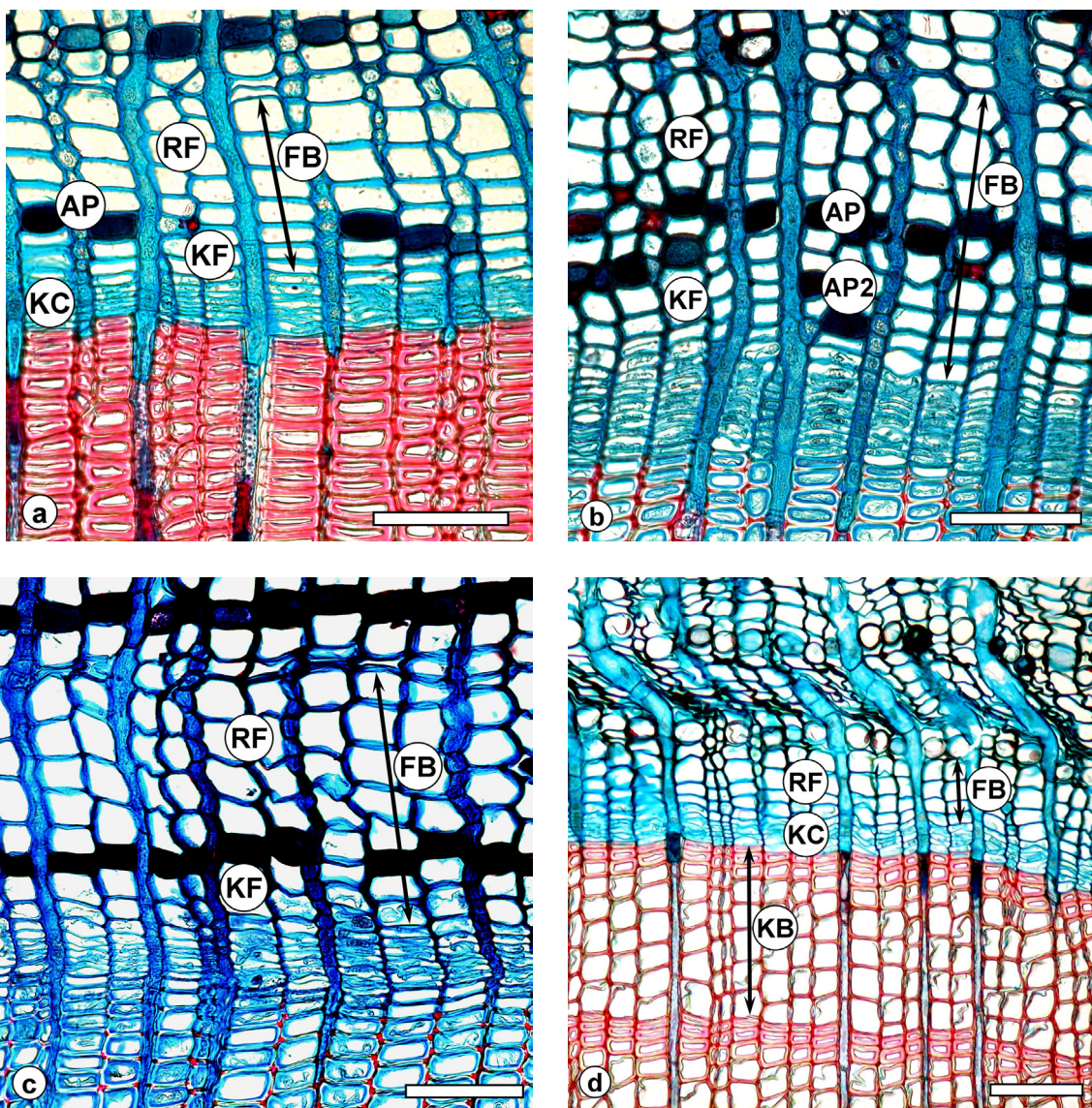
Figure 1: Schematic illustration of radial row of cells in xylem, cambial zone, and phloem in silver fir. The phloem growth ring (FB) contains two bands of axial parenchyma. The first cell in early phloem RF (upper cell) contains rounded tangential cell-wall.

V splošnem so FB pri odvzetih vzorcih navadnih jelk vsebovale 5–11 slojev sitastih celic. V večini primerov je bil RF sestavljen iz 3–4 slojev sitastih celic, čemur je v smeri

proti kambiju sledil tangencialni pas aksialnega parenhima in nato sitaste celice KF (slika 1). V nekaj primerih pri ozkih FB (iz samo 5–6 slojev celic) pasu aksialnega parenhima ni bilo, tako da so bile v braniki le sitaste celice RF. Pri izrazito širokih FB (8–11 slojev celic) pa se je v nekaterih preučevanih vzorcih poleg enega običajnega pojavil še drugi pas aksialnega floemskega parenhima.

Ker je bila zgradba FB odvisna od števila celic, smo na tej podlagi določili 4 zgradbene tipe FB (slika 2a, b, c, d):

- tip 1 – vzorci, ki so vsebovali 1–3 sloje celic KF (sl. 2a);
- tip 2 – vzorci, ki so vsebovali 4 in več slojev celic KF oz. so imeli dodaten nesklenjen tangencialni pas celic aksialnega parenhima (sl. 2b);
- tip 3 – vzorci, ki so vsebovali 4 ali več slojev celic RF (sl. 2c);
- tip 4 – vzorci, ki so bili brez aksialnega parenhima (sl. 2d).



Slika 2: Prečni prerez različnih zgradbenih tipov floemskih branik FB (daljice s puščicami) pri navadni jelki: a) tip 1 - FB z 1–3 sloji celic kasnega floema KF: pod KF leži kambijeva cona KC, nad KF pa tangencialni pas aksialnega parenhima AP, ki razmejuje KF od ranega floema RF; b) tip 2 - FB s 4 in več sloji celic KF in z drugim nesklenjenim, tangencialnim pasom aksialnega parenhima AP2; c) tip 3 - FB s 4 ali več sloji celic ranega floema RF; d) tip 4 - FB brez AP in brez KF. Povsod pod KC leži delna ali celotna zadnja ksilemska branika KB. Merilne črtice = 100 μ m

Figure 2: Transverse sections of different structural types of phloem growth rings FB (lines with arrows) in silver fir: a) type 1 - FB containing 1–3 cell layers of late phloem KF; below KF cambial zone KC is located, and above KF tangential band of axial parenchyma AP is seen, which divides KF from early phloem RF; b) type 2 - FB containing 4 or more layers of KF and an additional discontinuous tangential band of axial parenchyma AP2; c) type 3 - FB containing 4 or more cell layers of early phloem RF; d) type 4 - FB without AP and KF. The tissue below KC is partial or entire last formed xylem ring KB. Scale bars = 100 μ m

V nadaljevanju smo na vzorcih razdeljenih v omejenjene tipe proučili zvezo med floemskim in ksilemskim prirastkom ter številom celic v KC.

3.2 Zveza med številom slojev celic KB in KC glede na tip FB

3.2 Relation between the number of cell layers of the KB and the KC regarding the FB type

V preglednici 1 so prikazane povprečne vrednosti števila slojev celic KC in KB pri različnih tipih anatomske zgradbe FB. V primerih, kjer so se pojavili 1–3 sloji celic KF (tip 1), so KB vsebovale v povprečju 55 slojev celic. Tedaj je bila KC v povprečju sestavljena iz 7 slojev celic. Pri 4 ali več slojih celic KF (tip 2) je bila KB široka okrog 125 in KC 9 slojev celic. Tukaj smo v 3 primerih zasledili drugi tangencialni pas aksialnega floemskega parenhima in takrat je bila KB široka 165, KC pa 9 slojev celic. Kadar so se pojavili 4 ali več slojev RF (tip 3), je KB štela 51, KC pa povprečno 8 slojev celic. V dveh primerih tangencialnega pasu aksialnega parenhima ni bilo (tip 4). Takrat je bila KB zelo ozka in je znašala v povprečju 9, KC pa 6 slojev celic.

Preglednica 1: Povprečno število slojev celic v kambijeji coni (KC) in ksilemski braniki (KB) pri različnih tipih anatomske strukture floemske branike (FB)

Table 1: Average number of cell layers in the cambial zone (KC) and xylem growth ring (KB) for different types of anatomical structure of phloem growth ring (FB).

Tip FB Type of FB	Št. celic v KC No. of cells in KC	Št. celic v KB No. of cells in KB
Tip 1 / Type 1	7	55
Tip 2 / Type 2	9	125
Tip 3 / Type 3	8	51
Tip 4 / Type 4	6	9

3.3 Anatomska zgradba FB v povezavi s številom floemskih celic

3.3 Anatomical structure of the FB in relation to the number of the phloem cells

Upošteva vse 59 raziskanih vzorcev smo v FB našli 5 do 11 slojev celic. Pri petih vzorcih smo izmerili samo 5 slojev floemskih celic, od tega sta dva vzorca imela le rani floem in sta bila brez aksialnega floemskega parenhima. Pri treh vzorcih je obstajal nesklenjen tangencialni pas aksialnega parenhima, KF pa je bil zelo ozek in je štel le 1–2 sloja celic.

Največkrat, pri 26 vzorcih, je bila FB široka 6 slojev celic. RF je bil tedaj sestavljen iz 3–4 slojev sitastih celic, ki jih je od KF ločeval bolj ali manj sklenjen tangencialni pas aksialnega parenhima. KF je bil sestavljen iz 1–3 slojev celic in je manjkal le redko.

Pri 17 vzorcih je bila FB široka 7 slojev celic, pri čemer je bil RF sestavljen iz 3–5 slojev sitastih celic, sledil mu je praviloma sklenjen tangencialni pas aksialnega parenhima, KF pa je vseboval 1–4 sloje celic.

Pri 7 vzorcih je bila FB široka 8 slojev celic, pri čemer je bil RF širok 3–5 slojev. Sledil mu je prvi pas aksialnega floemskega parenhima, ki je bil navadno sklenjen, KF pa je vseboval 2–5 slojev celic. V KF smo pri širših FB zasledili še drugi, nesklenjeni pas aksialnega floemskega parenhima.

V treh primerih je bila FB široka 9 slojev celic. RF je bil sestavljen iz 3–5 slojev celic in prvi pas aksialnega floemskega parenhima je bil skoraj popolnoma sklenjen. KF je vseboval 3–5 slojev celic. V enem primeru smo v KF zasledili drugi, nesklenjeni pas aksialnega floemskega parenhima.

V FB smo samo v enem vzorcu našli 11 slojev celic. RF je bil širok 3–4 sloje celic. Prvi pas aksialnega floemskega parenhima je bil popolnoma sklenjen, drugi pas aksialnega floemskega parenhima pa se je pojavil v dveh nesklenjenih pasovih. KF je vseboval 5–6 slojev celic.

V FB, širokih med 5–8 slojev celic, je bil delež RF večji kot delež KF, pri zelo širokih FB (11 slojev celic) pa se je razmerje obrnilo.

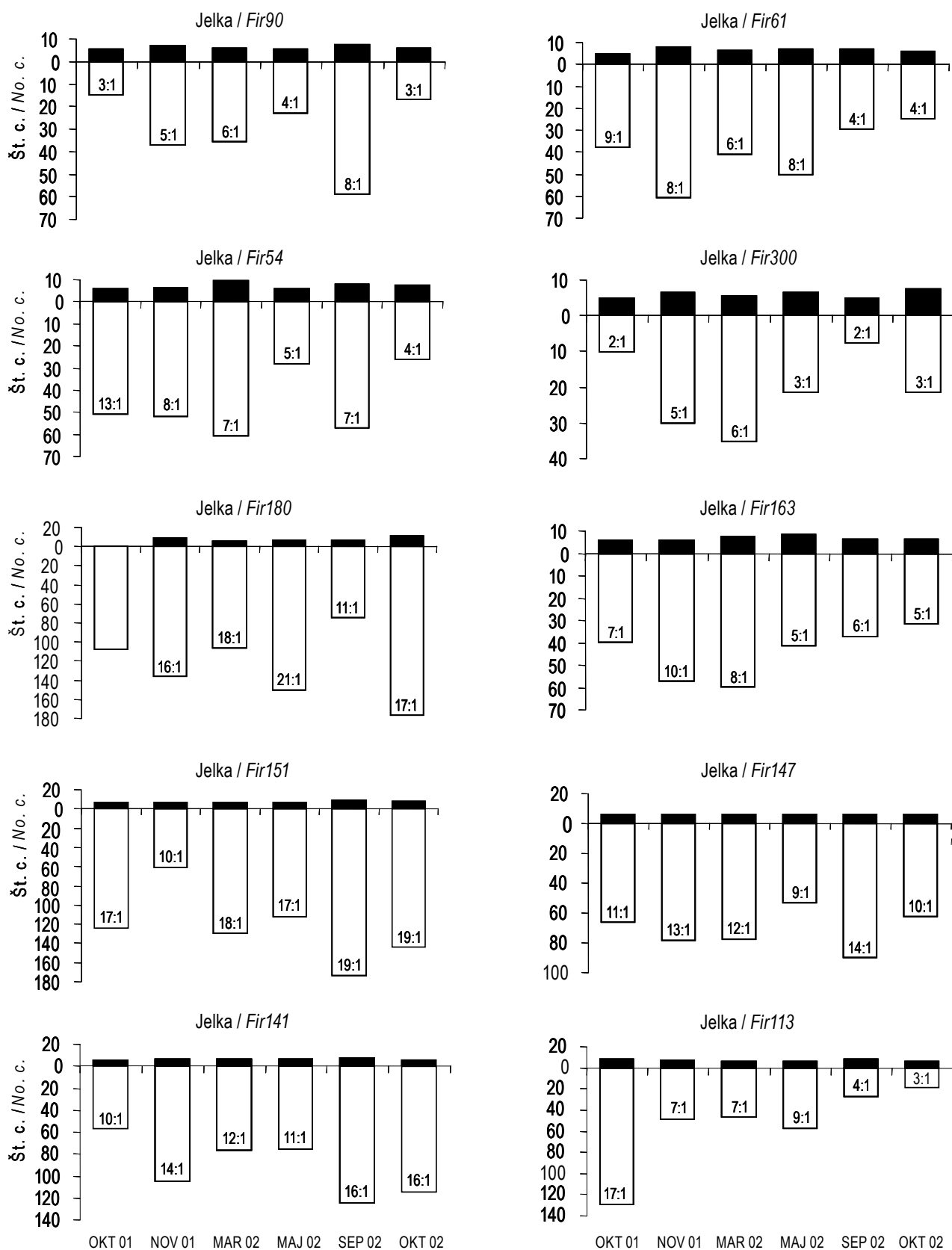
3.4 Variabilnost v številu slojev celic FB in KB znotraj posameznega drevesa in njuna razmerja

3.4 Variability in the number of cell layers of the FB and KB in the individual tree, and their ratio

V splošnem je bila KB pri vseh preučevanih vzorcih nekajkrat širša od FB, variabilnost v številu celic po obodu posameznega drevesa pa je bila na ksilemski strani večja kot na floemski (slika 3). Ksilemske branike (KB) so bile široke 8–177 celic, floemske pa 5–11 slojev celic.

Podrobnejši pregled ksilemskih in floemskih branik, nastalih v letu 2001 (odvzemi od oktobra 2001 do maja 2002) in v letu 2002 (odvzemi septembra in oktobra 2002) s slike 3, so pokazali, da je imela največjo variabilnost v širini KB po obodu drevesa v letu 2001 jelka številka 113 (46–130 slojev celic), v letu 2002 pa jelka številka 180 (74–177 slojev celic); najmanjšo variabilnost smo v letu 2001 opazili pri jelki številka 163 (40–60 slojev celic) in v letu 2002 pri jelki 61 (25–29 slojev celic) (slika 3). Največja variabilnost v številu celic po obodu drevesa je v FB 2001 nastala pri jelkah številka 54 in 180 (6–9 slojev celic) ter pri jelki številka 61 (5–8 slojev celic), v FB 2002 pa pri jelki številka 180 (7–11 slojev celic). FB 2001 je bila po obodu drevesa najbolj enakomerna pri jelki številka 147, kjer je bila pri vseh odvzetih vzorcih široka 6 slojev celic, FB 2002 pa pri jelkah številka 163 in 147, kjer je bila v obeh primerih ravno tako široka 6 slojev celic.

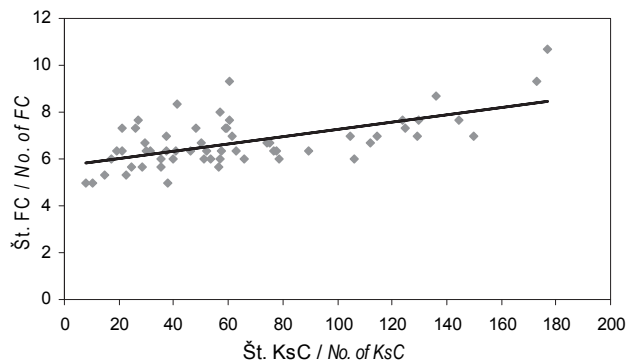
Največja variabilnost v razmerju med KB in FB 2001 se je pojavila pri jelki številka 113; med 7:1–17:1 (slika 3). Visoka variabilnost je bilo zaznati tudi pri jelkah številka 54 (med 5:1–13:1) in 151 (med 10:1–18:1). Pri branikah, nastalih v letu 2002, pa smo zasledili visoko variabilnost pri jelkah številka 180 (med 11:1–17:1) in številka 90 (med 3:1–8:1). Najmanjša variabilnost med KB in FB 2001 je nastala pri jelki številka 61 (med 6:1–9:1) in 90 (med 3:1–6:1). V branikah 2002 pa se razmerje med KB in FB po obodu drevesa ni spremenilo pri jelkah številka 61 (4:1), 151 (19:1) in jelki številka 141 (16:1).



Slika 3: Število slojev celic (št. c.) ksilemskega (beli stolpci) in floemskega prirastka (črni stolpci) ter razmerje med ksilemskim in floemskim prirastkom (številke v belih stolpcih) pri preučevanih jelkah. Spodaj so označeni meseci in leta odvzema vzorcev.

Figure 3: Number of cell layers (No. c.) of xylem (white columns) and phloem increment (black columns) and the ratio between them (numbers in white columns) in investigated silver firs. Indicated are the months and years of sampling.

Ugotovili smo tudi pozitivno linearno zvezo med ksilemskim in floemskim prirastkom (slika 4).



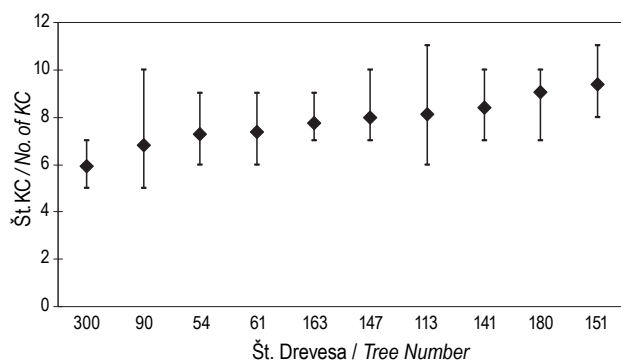
Slika 4: Zveza med ksilemskim in floemskim prirastkom pri preučevanih vzorcih navadne jelke. $r^2 = 0,37$, št. FC – število floemskih celic, št. KsC – število ksilemskih celic

Figure 4: Relationship between xylem and phloem increment in investigated samples of silver firs. $r^2 = 0.37$, No. of FC – number of phloem cells, No. of KsC – number of xylem cells

3.5 Variabilnost v številu slojev celic dormantne KC v posameznem drevesu

3.5 Variability in the number of cell layers of the dormant KC in individual tree

Pri 50 vzorcih dormantne KC je bilo število celic po obodu drevesa različno. Na sliki 5 so prikazane povprečne, najmanjše in največje vrednosti števila celic KC za posamezno drevo. V splošnem so vzorci vsebovali med 5 in 11 slojev celic v KC, vendar pa smo obe mejni vrednosti zaznali le dvakrat. Povprečne vrednosti pri odvzetih vzorcih navadne jelke so znašale 6–9 slojev celic, vendar je večina (7 dreves) imela v povprečju 7–8 slojev celic.



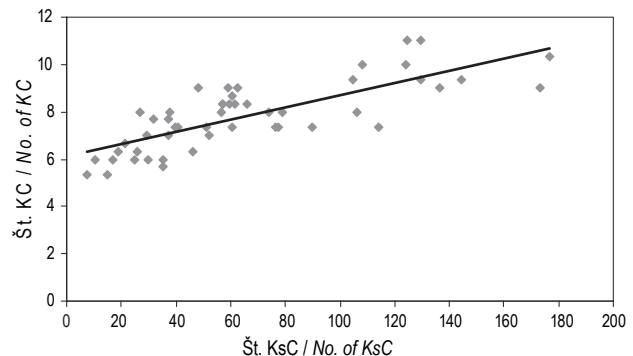
Slika 5: Povprečno, najmanjše in največje število slojev celic kambijeve cone (št. KC) pri preučevanih jelkah v dormantnem obdobju

Figure 5: Average, minimal and maximal number of cell layers of cambial zone (No. of KC) in investigated silver firs in dormant period

3.6 Širina dormantne KC v povezavi s KB in FB

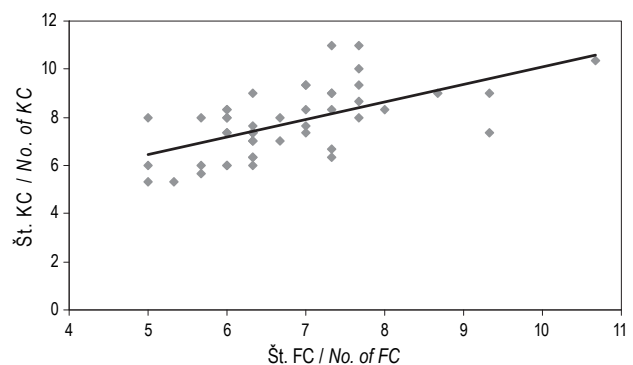
3.6 Widths of dormant KC in relation to the KB and FB

V vzorcih, kjer je dormantna KC štela 5 slojev celic, je bila KB izrazito ozka (8–15 slojev celic). Z naraščanjem števila celic KC je praviloma naraščala tudi širina KB (slika 6). Pri široki KC (9–11 slojev celic) je bila KB tudi široka (povprečno prek 102 sloja celic). Na floemski strani smo zabeležili podobno situacijo. Pri ozki KC je bila ozka tudi FB in obratno (slika 7).



Slika 6: Zveza med številom ksilemskih celic (št. KsC) in številom celic v dormantni kambijeви coni (št. KC) pri preučevanih vzorcih navadne jelke. $r^2 = 0,61$

Figure 6: Relationship between number of cells in xylem growth ring (No. of KsC) and number of cells in dormant cambial zone (No. of KC) in investigated silver firs. $r^2 = 0.61$



Slika 7: Zveza med številom floemskih celic (št. FC) in številom celic v dormantni kambijeви coni (št. KC) pri preučevanih vzorcih navadne jelke. $r^2 = 0,35$

Figure 7: Relationship between number of cells in phloem growth ring (No. of FC) and number of cells in dormant cambial zone (No. of KC) in investigated silver firs. $r^2 = 0.35$

4 Diskusija

4 Discussion

Anatomska zgradba sekundarnega floema je bila že večkrat opisana (ESAU 1938, ABBE / CRAFTS 1939, HOLDHEIDE 1951, HUBER 1961, SRIVASTAVA 1963, 1964, GOLINOWSKI 1971, ČUFAR 2006, GRIČAR 2007a). Manj je informacij o anatomski zgradbi floema glede na širino kambija in širino prirastka v lesu. WILSON (1964 cit. po ČUFAR 1990) za vrsto *Abies concolor* na primer navaja da je razmerje med ksilemskim in floemskim prirastkom 14:1, BANNAN (1955 cit. po ČUFAR 1990) pa navaja, da se to razmerje ob slabšanju rastnih pogojev vse bolj zmanjšuje in lahko pade na 2:1, kar je ugotovil pri vrsti *Thuja occidentalis*. ČUFAR (1990) navaja tesno premosorazmerno zvezo med širino prevodnega floema in širino zadnje ksilemske branike pri jelki *Abies alba*. V raziskavo so bile vključene zdrave in propadajoče jelke iz Slovenije.

Najmlajša floemska branika je ključna za prevajanje asimilatov iz krošnje in deluje le kratek čas, po nekaterih navedbah največ dve sezoni (ABBE / CRAFTS 1939, HUBER 1939 cit. po ČUFAR 1990, GRILLOS / SMITH 1959 cit. po ČUFAR 1990, ALFIERI / EVERT 1968, 1973). Delovanje floemske branike je pri iglavcih tako bistveno krajše kot delovanje ksilemske branike. Kadar floemski prirastek ne doseže nujno potrebne širine prevodnega tkiva, lahko sitaste celice ostanejo aktivne nekoliko dlje kot sicer (HOLDHEIDE 1951). V zaostrenih razmerah, kadar drevo propada, je nastanek nove floemske branike ključen za preživetje drevesa in bolj pomemben kot nastanek nove ksilemske branike. Pri propadajočih jelkah iz Slovenije je bilo večkrat ugotovljeno, da ksilemska branika lahko delno ali popolnoma manjka (npr. ČUFAR 1990) in da odrasla jelka velikih dimenzij lahko preživi do 11 let po tem, ko je ksilem na bazi drevesa nehal nastajati (BIGLER *et al.* 2004). Prav zaradi izjemnega pomena za preživetje drevesa je nastanek floemske branike v primerjavi z nastankom ksilemske branike manj izpostavljen vplivom okolja in bolj notranjim dejavnikom (PANSHIN / DE ZEEUW 1980, GRIČAR 2007b). Z nastankom sekundarnega floema v kambiju so se ukvarjali le v redkih študijah (npr. GRIČAR *et al.* 2005, ANTONOVA/STASOVA 2006, GRIČAR 2007b), čeprav interes in potreba po tovrstnih raziskavah v zadnjem času narašča.

Raziskave floemskih branik so nenazadnje redke tudi zaradi eksperimentalne zahtevnosti, saj je s konvencionalnimi lesno anatomskimi tehnikami težko pripraviti kvalitetne mikroskopske preparate tkiv floema, kambija in ksilema, ki se zelo razlikujejo po celični zgradbi, debelinah celičnih sten ter posledično gostoti in trdoti tkiva. Za pripravo kvalitetnih preparatov je bistven že odvzem tkiv iz drevesa, ki ga je treba opraviti tako, da ne pride do zdrsa in porušitve tkiv, posebno na območju kambija, nekolabiranega floema, in nastajajočega lesa, kjer so celice najnežnejše (prim. GRIČAR 2006). Dolgoletno izpopolnjevanje tehnike odvzema tkiv iz živih dreves na

Katedri za tehnologijo lesa nam je za pričujočo študijo omogočilo rezanje preparatov brez predhodnega utrjevanja tkiva, ki ga navadno dosežemo s predhodnim vklapljanjem vzorcev v polietilenglikol, parafin ali epoksi smolo (prim. GRIČAR 2006). Tudi takrat, ko so preparati zelo kakovostni, v floemu lahko na celičnem nivoju preučujemo največ nekaj najmlajših floemskih branik, saj so starejše branike praviloma kolabirane in zato nerazločne in neuporabne za tovrstne raziskave.

5 Zaključki

5 Conclusions

- Pri navadni jelki je anatomska zgradba FB v tesni zvezi z njeno širino.
- V preučevanih vzorcih so bile FB široke 5–11 slojev celic.
- Struktura RF je bila v vseh primerih bolj ali manj enotna. Zanj so bili značilni 3 do 4 sloji sitastih celic z velikimi radialnimi dimenzijami in tankimi, nelignificiranimi celičnimi stenami. Bolj ali manj sklenjen tangencialni pas aksialnega parenhima je ločil RF in KF. Pri ožjih FB (5 slojev sitastih celic) aksialni parenhim ni bil sklenjen in ga v nekaterih primerih celo ni bilo. KF je bil najpogosteje sestavljen iz 1–3 slojev sitastih celic, ki so imele manjše radialne dimenzije in debelejšje nelignificirane celične stene. Pri širokih FB (8–11 slojev celic) je v KF priložnostno nastal še drugi, nesklenjen pas aksialnega parenhima.
- Pri ozkih FB (5–6 slojev celic) je bil delež RF večji od KF, pri širših FB (11 slojev celic) pa se je razmerje obrnilo.
- Kambij je na ksilemsko stran proizvedel več celic kot na floemsko, tako da je bila v vseh primerih KB nekajkrat širša od FB (od 2:1 do 21:1). KB preučevanih vzorcev pri navadni jelki so bile široke 8–177 slojev celic.
- Variabilnost v številu celic po obodu posameznega drevesa je bila na ksilemski strani večja (do 103 sloje celic) kot na floemski (do 4 sloje celic).
- Število celic v dormantni KC odseva število celic v KB in FB. Dormantna KC je vsebovala 5–11 slojev celic. Pri ozki KC (5–6 slojev celic) sta bili tudi KB in FB ozki, pri široki KC (9–11 slojev celic) pa ravno obratno.

6 Summary

The width and structure of the phloem growth rings (FB) was studied in 10 apparently healthy silver firs (*Abies alba* Mill.) from Ravnik, Slovenia. The relation between the FB and the xylem growth ring (KB) widths and variation in the number of cell layers in the FB and the KB around the stem circumference were researched. Furthermore, we investigated the relation between the FB and the KB formed in the same year, and the corresponding number of

cells in the dormant cambial zone (KC). The intact tissues of inner, living bark, KC and the youngest two KB were taken from living trees in the dormant seasons of 2001 and 2002. Samples were fixed in FAA, dehydrated in a graded series of ethanol. Permanent cross-sections (25 µm thick) were stained with safranin and astra blue and prepared for light microscopy (bright-field and polarized light). The results revealed that the structure of the FB in silver firs depends on their widths. The FB of investigated samples comprised 5 to 11 layers of sieve cells, mostly with 3 to 4 layers wide early phloem. More or less continuous tangential band of axial parenchyma usually separated the early and the late phloems. In narrow FB (5 cell layers), the axial parenchyma discontinuous and in some cases it was even absent. The late phloem was generally 1 to 3 cell layers wide. Wider FB (8–11 cell layers) sometimes contained an additional, discontinuous tangential band of axial parenchyma in the late phloem. Narrow FB (5 to 6 cell layers wide) contained more early than late phloem, whereas wider FB (11 cell layers) contained more late phloem. The KC produced more xylem than phloem cells. The KB were 2 to 21 times wider than the corresponding FB. The KB were 8 to 177 cells wide. The differences in the number of cell layers of the same ring around the stem circumference comprised up to 103 cells in the KB, and up to 4 cells in the FB. The dormant KC contained 5 to 11 cell layers. When the KC was narrow (5 to 6 cell layers), the KB and the FB were narrow as well, whereas in cases of wider KC (9, 10 or 11 cell layers), the widths of the KB and the FB increased, too.

Zahvala

Acknowledgements

Delo je financirala Agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije. Za pomoč pri postavitvi eksperimentov in laboratorijskemu delu se zahvaljujemo Martinu Zupančiču, univ. dipl. inž. les., in Petru Cundru, inž. les z Oddelka za lesarstvo Biotehniške fakultete. Skladu kmetijskih zemljišč in gozdov Slovenije se zahvaljujemo, ker nam je omogočil delo na terenu.

7 Viri

7 References

- ABBE, L. B. / CRAFTS, A. S., 1939. Phloem of White pine and other coniferous species. *The Botanical Gazette*, 100: 695–722.
- ALFIERI, F. J. / EVERT, R. F., 1968. Seasonal development of the secondary phloem in *Pinus*. *American Journal of Botany*, 55: 518–528.
- ALFIERI, F. J. / EVERT, R. F., 1973. Structure and seasonal development of the secondary phloem in the Pinaceae. *Botanical Gazette*, 134: 17–25.
- ANTONOVA, G. F. / STASOVA, V. V., 2006. Seasonal development of phloem in Scots pine stems. *Russian Journal of Developmental Biology*, 37 (5): 306–320.
- BIGLER, C. / GRIČAR, J. / BUGMANN, H. / ČUFAR, K., 2004. Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir. *Forest Ecology and Management*, 199: 183–190.
- ČUFAR, K., 1990. Električna upornost tkiv, prirastne značilnosti in odziv na poškodbe pri zdravih in obolelih jelkah. Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 167 str.
- ČUFAR, K., 1997. Umiranje jelke (*Abies alba* Mill.) v Sloveniji: pregled raziskav katedre za tehnologijo lesa. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 52: 165–186.
- ČUFAR, K., 2006. Anatomija lesa. Univerzitetni učbenik. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 185 str.
- ESAU, K., 1938. Development and structure of the phloem tissue, *The Botanical Review*, 5: 373–432.
- GOLINOWSKI, W. O., 1971. The anatomical structure of the common fir (*Abies alba* Mill.) Bark. 1. Development of bark tissues, *Acta Societatis, Botanicorum Poloniae*, 40: 149–181.
- GRIČAR, J. / OVEN, P. / ČUFAR, K., 2005. Sezonska dinamika ksilogeneze in floemogeneze pri navadni jelki (*Abies alba* Mill), *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 78: 57–68.
- GRIČAR, J., 2006. Vpliv temperature in padavin na ksilogenezo pri jelki (*Abies alba*) in smreki (*Picea abies*). Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 181 str.
- GRIČAR, J., 2007a. Sekundarni floem pri navadni jelki in navadni smreki. *Les*, 59 (3–4): 56–60.
- GRIČAR, J., 2007b. Ksilo- in floemogeneza pri navadni jelki (*Abies alba*) in navadni smreki (*Picea abies*). Monografija. Ljubljana, Gozdarski inštitut Slovenije, v tisku.
- HOLDHEIDE, W., 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden (mit mikrographischem Atlas), *Handbuch der Mikroskopie in der Technik*, Freund, H., Ed., Frankfurt am Main: Umschau Verlag: 193–365.
- HUBER, B., 1961. *Grundzüge der Pflanzenanatomie*. Springer-Verlag, Berlin Göttingen Heidelberg: 243 str.
- LARSON, P. R., 1994. *The vascular cambium*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 725 str.
- OVEN, P., 1993. Anatomija skorje in njen odziv na mehanska poškodovanja pri zdravih in prizadetih jelkah (*Abies alba* Mill.). Magistrsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 97 str.
- PANSHIN, A. J. / DE ZEEUW, C., 1980. *Textbook of wood technology*. Fourth edition. New York, McGraw-Hill: 722 str.
- SRIVASTAVA, L. M., 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. *University of California Publications in Botany*, 36: 1–42.
- SRIVASTAVA, L. M., 1964. Anatomy, chemistry and physiology of bark, *International Review of Forestry Research* 1: 204–277.
- TORELLI, N. / SHORTLE, W. C. / ČUFAR, K. / FERLIN, F. / SMITH, K. T., 1999. Detecting changes in tree health and productivity of silver fir in Slovenia. *European Journal of Forest Pathology*, 29: 187–197.