

UDK: 630*811

Vpliv eksogenih in endogenih dejavnikov na ksilogenezo

Effect of exogenous and endogenous factors on xylogenesis

avtorji **Jožica GRIČAR, Primož OVEN, Katarina ČUFAR**, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina, Cesta VIII/34, SI-1000 Ljubljana, SLO

izvleček/Abstract

V članku so opisani endogeni in eksogeni dejavniki, ki vplivajo na strukturo in lastnosti lesa. Podane so ugotovitve nekaterih najnovejših raziskav. V procesu nastanka lesa je izpostavljena vloga avksina kot fitohormona. Pri eksogenih dejavnikih je poudarjen vpliv temperatur, padavin in fotoperiode na trajanje in dinamiko kambijeve aktivnosti.

In paper, endogenous and exogenous factors affecting structure and properties of wood are described. Some findings of the most recent investigations are given. The role of auxin as phytohormone in the process of wood formation is emphasized. In case of exogenous factors, the effect of temperatures, precipitation and photoperiod on duration and dynamics of cambial activity are stressed.

Ključne besede: ksilogeneza, les, vaskularni kambij, hormoni, temperatura, padavine

Keywords: xylogenesis, wood, vascular cambium, hormones, temperature, precipitation

Uvod

Les ali sekundarni ksilem je mehansko in za vodo prevodno tkivo debel in korenin, za katerega so značilni trahealni elementi (Torelli, 1990). Nastane v kompleksnem procesu ksilogeneze, ki se prične s periklinimi delitvami celic vaskularnega kambija. Sledi proces diferenciacije, ki ga je mogoče razdeliti na štiri zaporedne faze: postkambijsko rast celic, sintezo sekundarne celične stene, lignifikacijo in programirano celično smrt. Ksilogeneza vodi do specializacije celic glede na njihovo kemijsko zgradbo, morfološke značilnosti in funkcije. Delitve v kambiju in postkambijska rast določita širino letnega ksilemskega prirastka, odlaganje sekundarne celične stene in lignifikacija pa akumulacijo biomase v celične stene traheid (letni prirastek biomase) (Larson, 1994, Torelli, 1998, Lachaud in sod., 1999, Plomion in sod., 2001, Chaffey, 2002).

Rast in razvoj dreves sta nadzorovana z notranjimi in zunanji dejavniki. Za drevesne vrste zmernege pasu je značilno periodično menjavanje obdobji aktivnosti in dormance vaskularnega kambija, ki je v splošnem povezano z izmenjavami hladnih in toplih ali pa sušnih in deževnih obdobji. Kambijeve meristemske aktivnosti se v normalnih pogojih konča pozno poleti in se po-

novno prične spomladi z delitvami kambijeve celice (Denne in Dodd, 1981, Larson, 1994, Savidge, 1996, 2000a, b, Kozlowsky in Pallardy, 1997, Chaffey, 1999, Lachaud in sod., 1999, Wodzicki, 2001, Larcher, 2003). V nadaljevanju so podane ugotovitve nekaterih najnovejših raziskav o vplivu endogenih in eksogenih dejavnikov na strukturo in lastnosti lesa.

Vpliv endogenih dejavnikov na ksilogenezo

Na strukturo in lastnosti lesa vplivajo genetski in antropogeni dejavniki ter okolje, znotraj katerih nastajajo celice lesa oziroma lesno tkivo (Plomion in sod., 2001, Wodzicki, 2001). Les je končni produkt biosinteze, zato si lahko njegovo nastajanje predstavljamo kot funkcijo genskega izražanja in stopnje katalize strukturnih encimov (Savidge, 2000b). Izražanje genov v visoko organiziranem vaskularnem tkivu dreves določa epigenetski nadzorni sistem, ki je odgovoren za časovno in prostorsko zaporedje osnovnih procesov, kot npr. celične delitve, rast celic, sinteza in avtoliza celične stene (Wodzicki, 2001). Za popolno razumevanje nastanka lesa bi bilo treba poznati posamezne komponente vseh intrističnih procesov (npr. kemijske reakcije in fizikalne spremembe), ki so nujni za

debelitveno rast dreves. Hkrati so pomembni vplivi drugih procesov na delovanje vsake posamezne komponente, kot so fitohormoni, fotosinteza ter transport do kambija. Mikrookolje znotraj vsake posamezne celice vpliva na gensko izražanje in katalizo encimov. Vloga ekstrističnih dejavnikov (voda, svetloba, CO₂, O₂, temperatura, anorganski ioni, gravitacijska sila itd.) v kambiju na te procese še ni popolnoma raziskana (Savidge, 2000b). Različne lastnosti lesa znotraj posameznega drevesa (juvenilni, adulti in senescentni les, deblo, veje in korenine, normalni in reakcijski les, beljava in jedrovina, rani in kasni les itd.) obstajajo navkljub nespremenjenemu genotipu. Proces nastanka lesa ni vnaprej določen, pač pa je zelo plastičen produkt interakcij med genotipom in okoljem (Savidge, 2000b).

Fizikalni dejavniki okolja vplivajo na sezonsko aktivnost kambija prek hormonov. Fitohormoni imajo ključno vlogo pri fizioloških procesih v drevesu (Roberts in sod., 1988, Uggla in sod., 1996, Sundberg in sod., 2000). Lahko jih razdelimo v dve skupini: promotorji (avksini, giberelini, citokinini, etilen), ki pospešujejo, in inhibitorji (abscizinska kislina), ki zavirajo rast (Roberts in sod., 1988, Plomion in sod., 2001). Pri uravnavanju kambijeve aktivnosti je avksin najpomembnejši fitohormon. Apikalno produciran IAA (β -indol oacetna kislina, najpomembnejši predstavnik skupine avksinov) se prenaša po bazipetalnem polarinem transportnem sistemu v kambiju in v manjši meri tudi po sitastih celicah prevodnega floema (Savidge, 1996, Uggla in sod., 1996, Kaley in Aloni, 1998, Lachaud in sod., 1999). V nepoškodovanih rastlinah je polarni tok avksina nujen za prostorsko organiziranje prevodnih tkiv ter za vzdrževanje delovanja vaskularnega kambija.

Mehanske poškodbe prekinajo polariziran tok signalov, kar povzroči deorganizirano rast kambija (Uggla in sod., 1996, Lachaud in sod., 1999, Sundberg in sod., 2000). Poleg spodbujanja mitotske aktivnosti v kambiju IAA vpliva na diferenciacijo elementov, na ekspanzijo primarne celične stene, debelitev sekundarne stene ter na končno velikost celice (Uggla in sod., 1996). Količina dovedenega IAA uravnava obseg delitev v kambiju (Sundberg in sod., 2000). V starejši literaturi so predpostavljali, da se delitve v kambiju začnejo, ko vsebnost avksina preseže mejno vrednost, produkcija celic pa je v korelaciji s koncentracijo avksina (Uggla in sod., 1998, Lachaud in sod., 1999, Sundberg in sod., 2000). Novejše študije (Sundberg in Little, 1990, Sundberg in sod., 2000, Uggla in sod., 1996, 1998, 2001) intenzivnosti kambijeve aktivnosti ne pripisujejo hormonalni koncentraciji, marveč širini radialnega avksinskega gradienta. Radialna distribucija IAA v kambiju kaže najvišjo vrednost v območju celičnih delitev in strmo upadanje proti ksilemu in floemu (Uggla in sod., 1996). Pozicijski signalni sistem kambijevim celicam določi njihovo radialno pozicijo, iz česar se izrazijo določeni geni (Uggla in sod., 1996). Razvoj kambijevih celic naj bi potekal skladno z njihovo pozicijo vzdolž gradienta. Sosednji celični nizi naj bi tako sprejeli enako količino hormonov in se s tem sočasno razvijali (Plomion in sod., 2001). Ustvarjen koncentracijski gradient naj bi tako vplival na diferenciacijo tkiv in organov. Delitev celic v kambiju poteka v središču gradienta, nad mejno koncentracijo IAA. Če se širina radialnega avksinskega gradienta poveča, se s tem poveča tudi število delečih se kambijevih celic. Razlike v širini radialnega koncentracijskega gradienta IAA in ne v koncentracijah med dormantnim in aktivnim kambijem pojasnjujejo konec

oziroma začetek celičnih delitev (Uggla in sod., 1996). Rezultati se skladajo s predhodnimi ugotovitvami o povišani stopnji IAA v času dormance (Little in Wareing, 1981, Savidge in Wareing, 1984, Sundberg in Little, 1990, Eklund in sod., 1998). Za ohranjanje delitev v kambiju je potrebna nenehna oskrba kambija skozi polarni transportni sistem (Sundberg in sod., 2000). Količina IAA v kambijevem območju je povezana z aktivno rastjo poganjkov. Posledica povečane bazipetalne oskrbe kambija z avksinom ob ponovni rasti poganjkov je širša radialna distribucija avksina. Ob obilni oskrbi z avksinom se poveča tudi koncentracija. Radialna širina gradienta je v pozitivni korelaciji s stopnjo kambijeve rasti kakor tudi s številom delečih se celic v kambiju (Uggla in sod., 1996, 1998, 2001).

Ravno tako konca delitev v kambiju ni mogoče preprečiti z eksogeno oskrbo z IAA (Little in Bonga, 1974, Uggla in sod., 2001). Pomembna je občutljivost meristemskih celic na avksin. Odziv kambija na enako koncentracijo avksina variira in od junija do avgusta pada (Lachaud in sod., 1999). Dodajanje avksina na popke mirujočega drevesa ne stimulira kambija. Mirujoče kambijevo obdobje bi tako lahko razlagali kot obdobje neodzivanja kambijevih celic na IAA. Celice lahko po ohladitvi ponovno pridobijo sposobnost občutljivosti na avksin (Lachaud in sod., 1999). Kambijeva občutljivost na avksin je, kot kaže, neposredno povezana s sposobnostjo kambijevih celic polarnega transporta. Med rastno periodo poteka transport tega hormona preko vmesnih nosilcev v obliki valovanja kot bazipetalni tok. Hitrost tega valovitega toka je odvisna od temperature. S prenehanjem kambijeve aktivnosti ob koncu poletja ali zgodaj jeseni se avksinski transport kvalitativno spremeni. V oktobru in novembru transport postane bolj ali manj difuzen, kar naka-

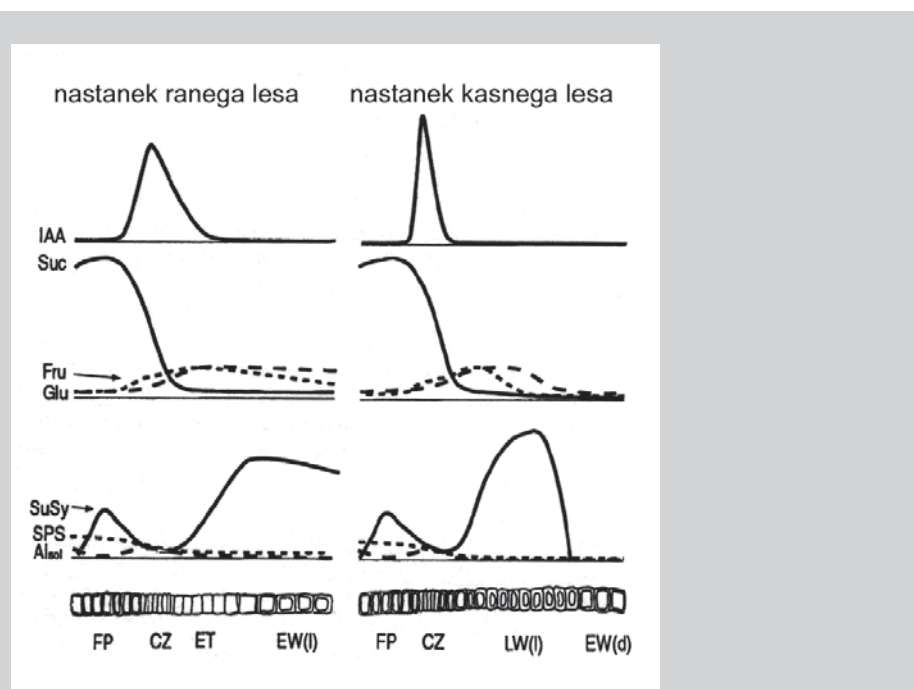
zuje neaktivnost ali izgubo večine avksinskih nosilcev v kambiju. Kambijeva reaktivacija je mogoča samo, če celice znova pridobijo sposobnost polarnega avksinskega transporta (Lachaud in sod., 1999).

Stopnja in trajanje posameznih procesov ksilogeneze določata morfologijo ksilemskih celic (Whitmore in Zahner, 1966, Skene, 1972, Wodzicki, 1972, Ford in sod., 1978, Sundberg in sod., 2000). Nastanek kasnega lesa naj bi bil rezultat upočasnjene stopnje celičnih delitev, krajšega trajanja in zmanjšane stopnje postkambijske rasti ter daljšega obdobja sinteze sekundarne celične stene (Whitmore in Zahner, 1966, Wodzicki, 1971, Skene, 1972, Ford in sod., 1978, Denne in Dodd, 1981). Prehod iz ranega lesa v kasnega ni povezan z zmanjšano oskrbo kambijevega področja z IAA, pač pa je v tesni zvezi z zmanjšanjem širine radialne porazdelitve IAA in posledično s povečano koncentracijo IAA v kambiju (slika 1) (Uggla in sod., 2001). Konec delitev v kambiju ni povezan z zmanjšanjem koncentracije IAA v tem območju. Zmanjšane radialne dimenzije traheid kasnega lesa niso bile povezane z nižano koncentracijo IAA v območju postkambijske rasti. Prehod iz faze postkambijske rasti v fazo sinteze sekundarne celične stene je bil povezan s strmim padcem koncentracije IAA (Uggla in sod., 1998, 2001, Sundberg in sod., 2000). Zmanjšanje območja postkambijske rasti naj bi bilo v zvezi z zmanjšanjem širine gradienta IAA. Ta spremenjena porazdelitev IAA naj ne bi bila posledica zmanjšane oskrbe z IAA, pač pa neznanega mehanizma, ki naj bi določal razdaljo med najvišjo vrednostjo IAA v kambiju in mejo gradienta koncentracije (slika 1).

Poleg avksina je zelo pomembna tudi njegova interakcija z drugimi fitohormoni, hranljivimi snovmi in vodnim

potencialom (Wodzicki, 2001). Koncentracija saharoze, ki sezonsko zelo variira, naj bi tudi vplivala na naravo diferenciacije ksilemskih celic (Savidge, 1996). Največja vsebnost saharoze je bila v floemu, njena koncentracija pa je strmo padla proti kambiju. Gradient saharoze bi lahko priskrbel dodatno informacijo o floemski in ksilemski diferenciaciji (Lachaud in sod., 1999, Plomion in sod., 2001). Najvišje vrednosti fruktoze in glukoze so bile v razvijajočih se traheidah. Aktivnost saharozne sintaze naj bi bila najnižja v območju celic, obdanih le s primarno steno, največja pa v območju sinteze sekundarne celične stene. Saharozna sintaza naj bi bila del celulozno sintaznega kompleksa. Potrebna naj bi bila tudi za vzdrževanje biosinteze lignina (Hauch in Magel, 1998). Avtorji

(Uggla in sod., 2001) niso zasledili očitnih sezonskih sprememb v razpoložljivosti karbohidratov. Podobno kot predhodni raziskovalci so slepali, da je nastanek kasnega lesa pod razvojnim in ne metabolnim nadzorom (Whitmore in Zahner, 1966, Skene, 1972, Wodzicki, 1972, 2001). Koncentracijski gradienti topnih sladkorjev v razvijajočem se vaskularnem tkivu kažejo, da topni sladkorji ne predstavljajo le energije in sestavine za strukture in shranjevanje, pač pa naj bi bili tudi razvojni regulatorji (Uggla in sod., 2001). V kalusu in strženu je vloga saharoze kot signala za razvoj ksilemskih in floemskih elementov že raziskana. Razmerje med avksinom in saharozo naj bi uravnavalo diferenciacijo v floem ali ksilem. Nasprotni koncentracijski gradienti avksina in saharoze naj bi



□ Slika 1. Shematski prikaz porazdelitve avksina, karbohidratov in aktivnosti saharoznih presnovnih encimov v kambiju, diferencirajočih se in zrelih derivatih ranega in kasnega lesa (Uggla in sod., 2001). FP – floemske celice, Suc – saharozna, Fru – fruktoza, Glu – glukoza, SuSy – saharozna sintaza, SPS – Suc-fosfatna sintaza, Al – kislinska invertaza, FP – floem, CZ – kambij, ET – traheide v postkambijski rasti, EW (I) – traheide ranega lesa v procesu odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije, EW(d) – zrele traheide, LW(I) – traheide kasnega lesa v procesu odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije

določali pozicijsko informacijo za razvoj ksilema in floema (Uggla in sod., 2001).

Vpliv eksogenih dejavnikov na ksilogenezo

Okolje določa fizikalne pogoje in energijo, ki so potrebni za ksilogenezo. Signali, ki določajo začetek, konec in stopnjo posameznih procesov ksilogeneze, izvirajo iz okolja. Zunanje dejavnike okolja, ki vplivajo na ksilogenezo in s tem na strukturo lesa, lahko delimo na: dejavnike, ki določajo osnovne pogoje za ksilogenezo, (temperatura, voda, hranilne snovi oz. rodovitnost tal, gravitacija, fotoperioda itd.) in priložnostne dejavnike (veter, požari, zmrzali, poplave, defoliacija, gozdno gospodarjenje, zračna polucija itd.) (Wodzicki, 2001). Veliko študij o vplivih okolja na ksilogenezo je bilo opravljenih na sadikah ali zelo mladih drevesih, rastočih v nadzorovanih pogojih. Vpliv izbranih dejavnikov okolja na strukturo lesa odraslih dreves je mogoče pojasniti z raziskavami vplivov priložnostnih dejavnikov ali pa s sezonskimi klimatskimi spremembami. V normalnih pogojih dejavniki okolja vzajemno delujejo, kar otežuje študije o vplivih izbranih dejavnikov. Te informacije so navadno pridobljene iz raziskav ksilogeneze in strukture lesa pri drevesih, ki rastejo v gozdnih sestojih, pri združenih vplivih klime, vlažnosti tal, razpoložljivosti hranljivih snovi, gozdnega gospodarjenja in zračne polucije (Wodzicki, 2001). Vpliv določenih klimatskih dejavnikov na debelinsko rast dreves je najizrazitejši na manj ugodnih rastiščih. Omejujoči dejavnik vpliva na začetek konec in dinamiko celične produkcije (Kirdeyanov in sod., 2003). Vpliv posameznih dejavnikov na ksilogenezo se med rastno sezono spreminja.

Na širino ksilemskih branik vplivata dinamika in trajanje celičnih delitev v kambiju. Iste drevesne vrste, ki rastejo

na različnih rastiščih, se prilagodijo razmeram okolja, kar kaže na njihovo veliko fleksibilnost in plastičnost (Gregory in Wilson, 1968, Alpert in Simms, 2002. Rossi in sod., 2006b). Širina ksilemskih branik pri smreki *Picea glauca* je bila na Aljaski (65°S) in v Novi Angliji (43°S) primerljiva, četudi je bilo trajanje kambijeve aktivnosti na slednjem rastišču daljše (Gregory in Wilson, 1968). Stopnja celičnih delitev v kambiju je bila na Aljaski večja, kar bi lahko pomenilo večje število celic v kambiju ali pa hitrejše delitve. Začetek kambijeve aktivnosti naj bi bil na obeh ploskvah odvisen od temperatur, saj so se delitve začele po tem, ko je 11 zaporednih dni povprečna temperatura preseгла 6 °C. Na Aljaski, kjer je kambijeva aktivnost trajala 95 dni, je bilo 80 % celotne ksilemske branike oblikovane v 45 dneh, v novi Angliji, kjer je bil kambij aktiven 145 dni, pa v 95 dneh. Smreka na Aljaski se je s hitrejšimi delitvami prilagodila na krajšo rastno sezono (Gregory in Wilson, 1968).

Antonova in Stasova (1993, 1997) sta pri rdečem boru (*Pinus sylvestris*) in sibirskem macesnu (*Larix sibirica*) na območju osrednje Sibirije raziskali optimalno temperaturo in količino padavin za posamezne faze ksilogeneze. Na celične delitve v kambiju ter na postkambialno rast celic bora in macesna je vplivala temperatura, zlasti v maju in juniju (na začetku vegetacije), vpliv količine padavin na ta dva procesa pa je bil največji v juliju in avgustu. Na akumulacijo biomase v celične stene skozi celotno vegetacijsko obdobje je vplivala zlasti temperatura. Optimalna temperatura za delitve v kambiju je bila 20-21 °C pri obeh vrstah, pri previsokih temperaturah, nad 25 °C, je stopnja delitev upadla. Minimalne temperature so bile 11-12 °C. Padavine so v manjši meri vplivale na delitve, vendar pa sta na osnovi mo-

delov izračunali optimalno količino padavin: 2 mm/dan. Za postkambialno rast so bile optimalne temperature 21-23 °C z maksimalnimi temperaturami do 27 °C in minimalnimi 12-14 °C. Padavine v juniju niso vplivale na dinamiko rasti, saj je bila v tleh tedaj še zadostna količina vode. Izračunana optimalna količina padavin naj bi bila 1,4 mm/dan. Postkambialna rast traheid je pri rdečemu boru trajala 3-17 dni, odvisno od časovne pozicije celic v drevesu. Na začetku vegetacije je bila rast traheid največja (Antonova in sod., 1995). Za sintezo sekundarne stene je bila optimalna povprečna temperatura nekoliko nižja; 15-17 °C z maksimalnimi med 21-23 °C in minimalnimi med 8-11 °C. Odstopanje zunaj teh meja je povzročilo manjšo stopnjo akumulacije biomase v celično steno (tudi Whitmore in Zahner, 1966). Razlog za krajšo sintezo sekundarne stene pri višjih temperaturah naj bi bilo povezano s pospešeno programirano celično smrtjo. Programirana celična smrt pomembno vpliva na trajanje maturacije in s tem na debelino celične stene (Wodzicki, 1972). Na odlaganje sekundarne stene naj bi imele večji vpliv temperature kot pa količina padavin (izračunana optimalna količina padavin: 2,5 mm/dan). Vendar pa naj bi nadpovprečna količina padavin negativno vplivala na končno količino biomase v celični steni. Prehod iz ranega v kasni les avtorici pojasnujeta z vodnim stresom zaradi pomanjkanja padavin in izčrpanja vodnih rezerv v tleh.

Horacek in sodelavci (1999) so proučili vpliv temperature, oskrbe z vodo, dolžine dneva, na trajanje in dinamiko ksilogeneze pri navadni smreki (*Picea abies*) na Češkem. Podrobneje so analizirali ksilemske celice v fazi postkambijske rasti. Temperatura (nad 5 °C) je bila najpomembnejši kritični dejavnik na začetku vegetacijskega obdobja. Takrat je bila radialna postkam-

bijska rast v pozitivni korelaciji z naraščajočo temperaturo. Optimalna povprečna temperatura za postkambijsko rast je bila okoli 13 °C. Kasneje, v poletnih mesecih, je oskrba z vodo pomenila omejujoč dejavnik za postkambijsko rast celic. Mejna mesečna količina padavin za postkambijsko rast je bila 100 mm, mejna količina vode v tleh pa 80 mm. Radialna rast celic je bila v pozitivni korelaciji z dolžino dneva, pri čemer je maksimalna stopnja rasti sovpadala s poletnim solsticijem (21. junij). Kambijeva produkcija se je končala do jesenskega ekvinokcija (23. september). Traheide ranega lesa so potrebovale več časa za postkambijsko rast in manj za odlaganje sekundarne celične stene v primerjavami s celicami kasnega lesa (Horacek in sod., 1999).

Trenutno intenzivne študije o vplivu temperature in padavin na kambijevu celično delitveno aktivnost ter diferenciacijo traheid opravljata Deslauriers in Rossi s sodelavci (2003, 2005, 2006) na primeru jelke *Abies balsamea* v borealnih gozdovih Kanade ter na iglavcih *Larix decidua*, *Pinus cembra* in *Picea abies* ob alpski gozdni meji v Italiji. Ob alpski gozdni meji nastajanje branike poteka od sredine maja do konca septembra (Rossi in sod., 2003). Temperatura naj bi bila na tem območju eden najpomembnejših klimatskih dejavnikov, ki vpliva na ksilemsko celično produkcijo. Visoke temperature od maja do junija so povečale celično produkcijo pri vseh proučevanih vrstah iglavcev. Na ekstremnih rastiščih je vegetacijsko obdobje praviloma krajše, branike so ožje in rast drevesa je praviloma omejena predvsem z nizkimi temperaturami (Rossi in sod., 2003). Rastna sezona je pri drevesih borealnih gozdov kratka zaradi nizkih zračnih in talnih temperatur v pomladnih in poletnih mesecih. Deslauriers in Morin (2005) sta pri jelki *Abies balsamea* iz borealnih gozdov Kanade ugotovila

enakomerno priraščanje, saj se širina branik med leti ni bistveno spreminjala. Celična produkcija je bila odvisna od minimalnih zračnih in talnih temperatur. Povprečne in maksimalne temperature so imele manjši vpliv na delitve v kambiju. Vpliv temperature je bil večji v obdobju nastajanja ranega lesa. Časovni zamik v dnevih od dneva vzorčenja je zmanjšal korelacijske vrednosti med temperaturo in celično produkcijo, kar naj bi kazalo na hiter odziv kambija na temperaturne spremembe (Deslauriers in Morin, 2005). Kirdyanov in sod. (2003) so opisali pomen obdobja taljenja snega za zvišanje talnih temperatur in s tem začetka rastne sezone pri drevesih iz Sibirije.

Rossi in sod. (2006b) so izvedli obsežne raziskave o začetku, koncu, trajanju in dinamiki nastanka ksilemske branike pri številnih iglavcih, ki rastejo v hladnih področjih zmernega pasu, v obdobju med 1996-2004. Stopnja maksimalne debelinske rasti je bila ne glede na drevesno vrsto ali rastišče v času solsticija. Fotoperioda izkazuje stanovitnejši signal v primerjavi s temperaturo. Časovno usklajevanje maksimalne stopnje rasti s temperaturno kulminacijo, ki je konec julija, bi za rastline pomenilo tveganje, saj se zadnje nastale traheide ne bi uspele popolnoma oblikovati pred zimo. Mäkinen in sod. (2003) so na podlagi dendrometriških meritev in analiz celične produkcije mikroizvrtkov s stereomikroskopom zabeležili maksimum debelinske rasti sredi julija. Zamik je najverjetneje posledica neustreznih analiz mikroizvrtkov. Pod stereomikroskopom celic v postkambijski rasti, ki so obdane le s tanko primarno steno, in celic v procesu odlaganja sekundarne celične stene ni mogoče jasno videti. Avtorji so najverjetneje šteli le zrele, lignificirane traheide, ki se pojavijo 3 do 4 tedne po začetku delitve v kambiju. Raziskave Rossija in sod. (2006b)

kažejo, da so se drevesa, ki rastejo na različnih rastiščih, zelo sposobna prilagajati glede začetka, trajanja, dinamike in zaključka produkcije lesa glede na temperaturo in fotoperiodo. Temperature lahko vplivajo na začetek, konec in dinamiko kambijevu aktivnosti, ne pa na čas maksimalne stopnje celične produkcije, ki naj bi bil vedno v času solsticija (Rossi in sod., 2006b). Drevesa naj bi izkazovala veliko plastičnost in prilagodljivost na okolje, v katerem rastejo (Gregory in Wilson, 1968, Alpert in Simms, 2002, Rossi in sod., 2006b).

Gindl in sod. (2000) so pri navadni smreki iz Alp zasledili tesno zvezo med lignifikacijo terminalnih traheid kasnega lesa in temperaturo. Če so bile temperature v septembru in oktobru zelo nizke, ko je potekal razvoj zadnjih nastalih celic, so celične stene vsebovale manj lignina (Gindl in Grabner, 2000, Gindl in sod., 2000).

Sklep

Navkljub številnim raziskavam mehanizem nastanka lesa še vedno ni popolnoma pojasnjen. Razlogov za to je več: vaskularni sistem je zelo zapleten, ksilem je sestavljen iz različnih tipov elementov, ki so različno usmerjeni. Ksilogenza je periodičen proces, kemijska zgradba lesnih elementov pa je izjemno heterogena. Raziskave otežuje tudi variabilnost lesne strukture znotraj posameznega drevesa, med drevesi iste vrste, ki rastejo na različnih ali istih rastiščih itd. Določeni eksogeni ali endogeni dejavniki različno vplivajo na posamezne procese ksilogeneze, njihov vpliv pa se med rastno sezono spreminja. Vendarle pa biokemični in biosintezni procesi, ki potekajo pri oblikovanju lignoceluloznih vlaken, določajo lastnosti lesa. Podrobno poznavanje vseh teh procesov bo pripomoglo k boljšemu razumevanju zvez med strukturo, lastnostmi in uporabo lesa.

literatura

1. **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
2. **Antonova G.F., Stasova V.V. 1993.** Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees*, 7: 214-219
3. **Antonova G.F., Cherkashin V.P., Stasova V.V., Varaksina T.N. 1995.** Daily dynamics in xylem cell radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L). *Trees*, 10: 24-30
4. **Antonova G.F., Stasova V.V. 1997.** Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix decidua* Ldb.) stems. *Trees*, 11: 462-468
5. **Chaffey N. 2002.** Introduction. V: Wood formation in trees. Cell and molecular biology techniques. Chaffey N (ed) Taylor & Francis, London and New York: 1-8
6. **Denne M.P. & Dodd R.S. 1981.** The environmental control of xylem differentiation. In: Barnett J.R. (ed) Xylem Cell development. Castle House Publications LTD: 236-255 str.
7. **Deslauriers A., Morin H. 2005.** Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees*, 19: 402-408
8. **Ford E.D., Robards A.W., Piney M.D. 1978.** Influence of environmental factors on cell production and differentiation in the earlywood of *Picea sitchensis* Annals of Botany, 42: 683-692
9. **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
10. **Gindl W., Grabner M. 2000.** Characteristics of spruce (*Picea abies* (L) Karst) latewood formed under abnormally low temperatures. *Holzforschung*, 54: 9-11
11. **Gindl W., Grabner M., Wimmer R. 2000.** The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. *Trees*, 14: 409-414
12. **Hauch S., Magel E. 1998.** Extractable activities and protein content of sucrose-phosphate synthase, sucrose synthase and neutral invertase in trunk tissues of *Robinia pseudoacacia* L. are related to cambial wood production nad heartwood formation. *Planta*, 207: 266-274
13. **Horacek P., Slezingerova J., Gandelova. 1999.** Effects of environmental on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* [L] Karst). In: Wimmer R, Vetter R.E. (ed) Tree – Ring Analysis. Biological, Methodological and Environmental Aspects. CABI Publishing: 33-54
14. **Kalev N., Aloni R. 1998.** Role of auxin and gibberellin in regenerative differentiation of tracheids in *Pinus pinea* seedling. *New Phytol*, 138: 461-468
15. **Kiryanov A., Hughes M., Vaganov E., Schwein-gruber F., Silkin P. 2003.** The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. *Trees*, 17: 61-69
16. **Kozlowsky T.T., Pallardy S.G. 1997.** Growth control in woody plants. Academic Press, Inc. 641 str.
17. **Lachaud S., Catesson A.M., Bonnemain J.L. 1999.** Structure and functions of the vascular cambium. *Life Sciences*, 322-633-650
18. **Larcher W. 2003.** Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Fourth edition. Springer – Verlag Berlin Heidelberg: 513 str.
19. **Larson P.R. 1994.** The vascular cambium. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 725 str.
20. **Mäkinen H., Nöjd P., Saranpää P. 2003.** Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree Physiology*, 23: 959-968
21. **Plomion, C., Leprovost, G., Stokes, A., 2001.** Wood formation in trees. *Plant Physiology*, 127: 1513-1523
22. **Roberts L.W., Gahan P.B., Aloni R. 1988.** Vascular differentiation and plant growth regulators. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 152 str.
23. **Rossi S., Deslauriers A., Morin H. 2003.** Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia*, 21, 1: 33-39
24. **Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Morin H., Saracino A., Motta R., Borghetti M. 2006.** Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with daily length. *New Phytologist* (in press)
25. **Savidge, R.A., 1996.** Xylogenesis, genetic and environmental regulation – a review. *IAWA Journal*, 17, 3: 269-310
26. **Savidge, R.A. 2000a.** Intrinsic regulation of cambial growth. *Journal of Plant Growth Regulation*, 20: 52-77
27. **Savidge R.A. 2000b.** Biochemistry of seasonal cambial growth and wood formation – an overview of the challenges. V: Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Savidge RA, Barnett J.R, Napier R. (eds). BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK: 1-30
28. **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
29. **Sundberg B., Little C.H.A. 1990.** Tracheid production in response to changes in the internal level of indole-3-acetic acid in 1-year-old shoots of scots pine. *Plant Physiol*, 94: 1721-1727
30. **Sundberg B., Ugglä C., Tuominen H. 2000.** Cambial growth and auxin gradients. V: Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Savidge RA, Barnett J.R, Napier R. (eds). BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK: 169-188
31. **Torelli N. 1990.** Les in skorja. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 70 str.
32. **Torelli N. 1998.** Zunanjkambijska rast celic v lesu dvokaličnic. *Les*, 50, 10: 293-298
33. **Ugglä C., Moritz T., Sandberg G., Sundberg B. 1996.** Auxin as a positional signal in pattern formation in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 9282-9286
34. **Ugglä C., Mellerowicz E.J., Sundberg B. 1998.** Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling. *Plant Physiology*, 117: 113-121
35. **Ugglä C, Magel E, Moritz T, Sundberg B. 2001.** Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine. *Plant Physiology*, 125: 2029-2039
36. **Whitmore F.W., Zahner R. 1966.** Development of the xylem ring in stems of young red pine trees. *Forest Science*, 12, 2: 198-210
37. **Wodzicki T.J. 1972.** Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. *Journal of experimental Botany*, 22, 72: 670-687
38. **Wodzicki T.J. 2001.** Natural factors affecting wood structure. *Wood Science and Technology*, 35: 5-26

literatura

Helios nadaljuje akcijo obnove vodnjakov

Heliosov sklad za ohranjanje čistih slovenskih voda sta v letu 1998 ob svetovnem dnevu voda ustanovila poslovni sistem Helios in ministrstvo za okolje in prostor. Financira projekte obnove vodnjakov iz deleža prodaje okolju prijaznih Heliosovih premazov vrste Tessarol, Bori in Ideal. V družbi opažajo vsako leto večje zanimanje lokalnih skupnosti za njihovo akcijo. Letos je znašala višina razpisanih finančnih sredstev štiri milijone tolarjev; od tega je milijon tolarjev namenjen učencem osnovnih in srednjih šol za zasnove vodnih učnih poti, preostanek pa si bo razdelilo pet občin: Divača za vaški vodnjak v vasi Dane, Rogaška Slatina za vodnjak Kraljevi vrelec, Črnomelj za Grički kal in vodnjak, Sevnica za vaško napajališče pri koritu v Gabrijelah ter Moravske Toplice za šolski vodnjak v Prosenjakovcih. Dela na vodnjakih naj bi se začela še pred poletjem oz. takoj po podpisu pogodb. Do sedaj je bilo s pomočjo sredstev iz sklada očiščenih 17 kraških jam in obnovljenih 38 krajevnih in vaških vodnjakov praktično po vsej Sloveniji. Na odprtje v letošnjem letu čakajo še vodnjaki v občini Moravče, Ajdovščina in mestni občini Nova Gorica. Na javni razpis se lahko prijavijo občine, ki zagotovijo za obnovo vodnjaka tudi vsa ustrezna dovoljenja in del finančnih sredstev, še pojasnjuje v Heliosu.