

UDK: 630*829.1

Senescenca*, staranje in dolgoživost dreves

Senescence, aging and longevity of trees

avtor **Niko TORELLI**

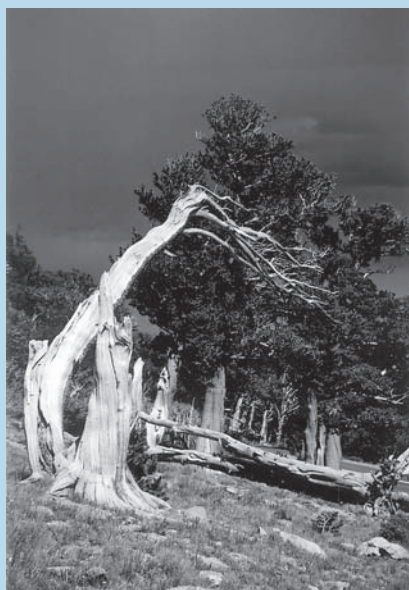
izvleček/Abstract

Podan je opis senescence in staranja pri drevesih. Senescenca je aktiven razvojni proces, ki vodi v smrt in ki ga nadzoruje genetski program. Vršni se v posameznih celicah (traheide, vlakna, trahejni elementi, parenhim), tkivnih kompleksih (beljava, živa skorja), organih (listi, cvetni deli) in vejah. Staranje je pasiven proces, na katerega vplivajo predvsem zunanji dejavniki. Opisana je metoda datiranja z metodo C-14 in njeno dendrokronološko kalibriranje z dolgoživim borom (*Pinus longaeva*).

A description is given of the senescence and aging in trees. Senescence is an active developmental process leading to death and is controlled by the plant's own genetic program. It occurs in the individual cells (tracheids, fibers, vessel elements and parenchyma), tissues complexes (sapwood, living bark), organs (leaves, flower parts) and branches. In contrast, aging is a passive process caused primarily by external factors. The radiocarbon dating method and its calibration using tree-ring chronology of *Pinus longaeva* is described.

Ključne besede: drevesa, senescenca, staranje, dolgoživost, *Pinus longaeva*, datiranje z metodo C-14.

Keywords: trees, senescence, aging, longevity, *Pinus longaeva*, radiocarbon dating.



□ **Slika 1.** Dolgoživi bor (*Pinus longaeva* D.K. Bailey) (foto dr. Hojka Kraigher)

Med senescenco in staranjem rastlin in živali oz. človeka obstajajo bistvene razlike pa tudi pomembne podobnosti. Pri obojih obstaja zveza med razmnoževanjem (reprodukcijo) in senescenco. Fazni razvoj rastlin in živali poteka v bistvu v enakem zaporedju: embrionalna rast, juvenilno obdobje, adolescenca (pri živalih, obdobje je med puberteto in spolno zrelostjo) in zrelost, ki ji sledita senescenca in smrt. Zaradi dolgega življenjskega cikla so te faze oz. spremembe pri lesnih rastlinah mnogokrat močno izražene in olajšujejo razlikovanje med senescenco in staranjem, še posebej z vidika značaja dejavnikov, ki ju "ženejo" (notranji, zunanji). Senescenca je aktiven degenerativni proces, ki vodi v smrt in je notranje nadzorovan. Označuje konec razvoja in vselej ni odvisen od časa oz. kronološke starosti, čeprav lahko napreduje s časom. Staranje je pasiven proces, na katerega odločilno vplivajo zunanji dejavniki (Nooden in Thompson 1985).

Bistvena posebnost drevesa v primerjavi z živalmi je v tem, da je drevo "odprt" generirajoč sistem in da se delež živih tkiv v primerjavi z mrtvimi sčasoma zmanjšuje. Odrasle živali imajo le malo tkiv, ki se lahko delijo. Še več,

*lat. *senesco* "staram se", lat. *senex* "star", *senior* "starejši". Izraza senescenca in staranje jezikovno pomenita eno in isto, strokovno pa ju ločimo. V splošnem smislu pojem staranje vključuje tudi senescenco.

pri višje organiziranih živalih regeneracija organov ali delov telesa ni mogoča. Zato je živalski organizem "zaprt" sistem. Drevo s sistemom apikalnih in lateralnih meristemov (tvorna tkiva) periodično obnavlja organe in tkiva: liste, koreninski sistem in povezujoča vaskularna tkiva. Višje rastline so zaradi majhne specializiranosti v primerjavi z živalmi bolj plastične in imajo veliko sposobnost regeneracije. Če naj bi meristemska aktivnost sčasoma slabela (kot trdijo nekateri avtorji), potem bi se utegnila rastlina v visoki starosti spremeniti v "zaprt" sistem (Passecker 1962).

V najširšem smislu staranje označuje vsoto vseh sprememb, ki jih utрпи organizem v času življenja (Costa in McCrae 1995). Avtorja sta pri tem imela v mislih predvsem razmerje med ohranjenimi in ugaslimi funkcijami organizma v določenem življenjskem obdobju. Takšna definicija seveda ne pove ničesar o značaju sprememb, niti ne omogoča razlikovati starostnih pojavov od nestarostnih, kot so bolezni ali nesreče. Kerschner in Pegues (1998) označujeta človekovo senescenco kot obdobje v življenju, ki se začne pri 65-ih letih konča s smrtjo. Iz definicije, ki je uporabna za pokojninski zavod ali življenjsko zavarovalnico, sledi, da je senescenca obdobje funkcionalnega pešanja v poznem življenjskem obdobju.

Comfort (1960) je določnejši in definira staranje kot "večajočo se nagnjenost k smrti ali kot pešanje življenske moči z višajočo se kronološko starostjo ali po izteku življenjskega cikla". Smith (1962) je definiral staranje kot "proces, ki z naraščajočo starostjo napravljajo osebkje bolj dovzetne za različne dejavnike, notranje ali zunanje, ki lahko povzročijo smrt". Frolkis (1982) označuje "staranje kot naraven razvojni biološki proces, ki omejuje

adaptivne možnosti organizma, povečuje verjetnost smrti, skrajšuje življenjsko dobo in pospešuje starostno patologijo". Po Rothsteinu (1982) starostni proces sestavljajo "spremembe od zrelosti preko senescence (do smrti)". Da bi ločil starostne pojave od nestarostnih, je Strehler (1962, 1982) postuliral štiri "obvezne" kriterije za označitev starostnih sprememb. Biti morajo:

1. škodljive: voditi morajo k slabljenju funkcije;
2. progresivne: potekati morajo postopoma;
3. notranje (intrinzične): ne smejo biti rezultat zunanjih dejavnikov in
4. univerzalne: vsi pripadniki vrste morajo izkazovati postopno pešanje z višajočo se starostjo.

Izraza staranje in senescenca se mnogokrat uporabljata sinonimno ali pa pojem staranje vključuje tudi senescenco. Lamb (1977) je predlagal, da bi moral biti pojem "senescenca" "rezerviran" za primere, "ko gre za spremembe, ki se zgodijo v obdobju funkcionalnega pešanja v poznejših letih življenja". Kohn (1978) loči med razvojnimi spremembami in starostnimi spremembami: "po teleoloških kriterijih razvoj interpretiramo kot zgodnje procese, ki krepijo funkcijsko sposobnost sistema, medtem ko staranje sestoji iz kasnejših procesov, ki zmanjšujejo sposobnost delovanja ali pa nanj nimajo vpliva". To je v skladu s Strehlerjevim (1982) predlogom, ki je definiral "senescenco" kot "spremembe, ki se na splošno zgodijo v postreprodukcijskem obdobju in ki imajo za rezultat zmanjšano preživetveno sposobnost". V novejšem času je Masoro (1995) definiral staranje kot "s časom napredujoče degenerativne spremembe v postmaturacijskem obdobju, ko se povečuje ranljivost in z njo zmanjšuje sposobnost organizma za preživetje".

Definicija je podobna Strehlerjevi, vendar moti (preočitno) vključevanje časa v definicijo staranja.

Fiziološke spremembe so vsekakor pomembnejše od kronološke starosti. Iz tega razloga se nekateri zavestno izogibajo besedi staranje, ker preveč neposredno nakazuje včasih nejasno povezavo z idejo časa in raje uporabljajo izključno izraz "senescenca". S takšnim stališčem se strinjamo, saj iz vsakdanjega življenja poznamo velike razlike med kronološko in fiziološko starostjo posameznikov.

Arking (1998) povzema, da je staranje (vključno s senescenco) časovno neodvisen niz kumulativnih, progresivnih, notranjih in škodljivih sprememb, ki se začno manifestirati ob reprodukcijski zrelosti in ki slednjič kulminirajo v smrti (angl. mnemotehnični akronim **CPID**: Cumulative (ki se kopiči), Progressive (napredujoč), Intrinsic (notranji), Deleterious (škodljiv)).

Enoletnice in dvoletnice so monokarpne rastline (gr. *karpós* "plod", "seme", gr. *mónos* "edini", "en", tj., ki imajo plod enkrat, oz., da semenijo le enkrat). Edini razmnoževalni fazi hitro sledi smrt. Reprodukcijska in smrt sta pri teh rastlinah tesno povezani. Tudi veliko trajnic je monokarpnih. Najbolj znan primer so agave ("stoletne" rastline), ki po nekaj desetletjih vzcvetijo in nato odmro.

Polikarpne rastline (gr. *polís* "večkrat", tj., "ki imajo plod večkrat") so trajnice z več razmnoževalnimi fazami. Čeprav imajo meristemi v izoliranem stanju vsaj teoretično možnost neomejene rasti, v naravnih pogojih propadejo z organizmom vred, katerega sestavni del so (Wangermann 1965). Klonska rast je drugačna. Tukaj si posamezni deli zagotovijo dovolj neodvisnosti, da nadaljujejo z rastjo še dolgo zatem, ko propade starševska struktura.

Dolgoživost nekaterih vrst, npr. bora *Pinus longaeva* je neverjetna (do 5 000 let) in je prav gotovo značilnost vrste. Igljice zadrži tudi do 45 let! (Naša jelka največ do 7 let)! To daje misliti, da utegne biti življenjska doba genetsko determinirana, vendar na dolgoživost pomembno vpliva tudi s starostjo večajoča se ranljivost. Starejše in večje kot je drevo, bolj se povečuje njegova ranljivost zaradi zunanjih dejavnikov, kot so veter, sneg in led ("mehansko staranje", "wear and tear"). V primeru dolgoživega bora (*Pinus longaeva* D.K. Bailey) to drži le deloma ali le zelo splošno. Znano je, da ta izjemna vrsta dosega najvišje starosti. "Metuzalem" z White Mountains (Kalifornija) je danes star 4.770 let. Biblijski očak Metuzalem, najstarejši človek, ki ga omenja Biblija (*Gen.5, 27*), je dočkal "le" 969 let: "star kot Metuzalem". Poleg vrojene dolgoživosti odločilno prispeva k neverjetni starosti skromna rast (višina do 10 m, letni debelinski prirastek v določenih obdobjih le 1/20 mm = 50 μm). To je rezultat izjemno skromnih rastiščnih prilik: pusta kamnita tla visoko v gorah (nad 3.000 m) z izjemno kratkim ravnim obdobjem, pri čemer skoraj vse padavine padejo v obliki snega, ki jih bor ne more izkoristiti. K dolgoživosti prispeva hladno "sterilno" ozračje, tla brez podrasti, velika razdalja med drevesi, ki onemogoča širjenje morebitnega požara zaradi strele. Skromna rast in ustrezno pritlikave dimenzije močno zmanjšujejo "stroške vzdrževanja in reparatur". Nizka rast pomeni tudi kratke transportne razdalje med iglicami (živijo do 45 let!) in koreninskim sistemom. Pogosti lomi vej zaradi viharjev (nekakšna eolska abrazija) pospešujejo njihovo obnovo oz. pomlajevanje. V tem pogledu so ti bori nekakšni naravni *bonsaji*. Gojitelji *bonsajev* z intenzivnim odstranjevanjem vej in korenin pomlajujejo

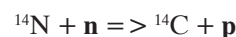
drevesce in hkrati zavirajo njegovo rast. Najbolj vneti celo odnašajo svoje ljubljence vsako leto za nekaj mesecev visoko v gore, da jim še dodatno "zagrenijo" življenje.

Dolgoživi bor nas uči, da je mogoče izjemno starost in zdravje, ki je prvi pogoj zanjo, doseči z varčnostjo in nenehnim obnavljanjem organov in prevodnih tkiv (Tega človek zaradi povsem drugačnega ustroja ne zmore). Z datiranimi letnimi prirastnimi plašči živečih borov in njihovim dendrokronološkim "priključkom" na odlično ohranjena, nekaj tisoč let stara odmrla drevesa, je bilo mogoče originalno metodo C-14 (^{14}C) oz. "radio-karbonsko" metodo datiranja kalibrirati za 8.600 let nazaj.

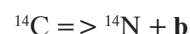
Izkazalo se je, da koncentracija ^{14}C v atmosferi ni konstantna, kar je predpostavka originalne Libbyjeve metode (fizik Willard F. Libby, Nobelova nagrada iz kemije 1960). Starosti, dobljene z originalno metodo, so za obdobje zgodnjih civilizacij v resnici večje. Tako je britanski Stonehenge čez noč postal starejši od egiptovskih piramid. Mezopotamska kultura naenkrat ni več najstarejša itd. To je postavilo na glavo hipoteze o razvojnem zaporedju posameznih kultur. Dolgoživi bori tako rekoč pišejo zgodovino na novo ("the trees that rewrote history").

Metoda datiranja ^{14}C organskih materialov je uporabna do starosti pribl. 40.000 – 70.000 let. Temelji na domnevni stalnosti razmerja $^{14}\text{C}:^{12}\text{C}$ (kar pa se je izkazalo, da ne drži povsem) in hitrostjo razkroja radioaktivnega ogljika s "polovičnim časom" 5.730 ± 30 let (prvotni Libbyjev standard ali Libbyjev polovični čas je bil 5.568 ± 30 let). Ker žive rastline in živali stalno izmenjujejo ogljikov dioksid z atmosfero, je vsebnost ^{14}C njihovih teles funkcija vsebnosti radioaktivnega

ogljika v atmosferi. ^{14}C , radioaktivni izotop ogljika, nastaja v zgornjih plasteh ozračja pod vplivom nevtronov kozmičnega žarčenja na ^{14}N :



Obstajajo trije glavni izotopi ogljika, ki se pojavljajo v naravi: stabilna ^{12}C in ^{13}C ter nestabilni ali radioaktivni ^{14}C z naslednjimi deleži ^{12}C - 98,89%, ^{13}C - 1,11% in ^{14}C - 0,0000000010 %. Pomeni, da pride en atom ^{14}C na 1 000 000 000 000 ^{12}C atomov v živem materialu. Nastali ^{14}C hitro oksidira v $^{14}\text{CO}_2$ in vstopa v rastlino ali žival v procesu fotosinteze oz. v živali preko prehranjevalne verige. Žive rastline in živali nenehno sprejemajo ^{14}C , ki je zato v ravnovesju s koncentracijo ^{14}C v atmosferi. Razmerje naj bi se po prvotni predpostavki s časom ne spreminjalo. Ko organizem umre, presnova zastane, izmenjava plinov preneha in radioaktiven ogljik, fiksiran v organizmu, začne razpadati z znano hitrostjo skladno s "polovičnim časom". Ko se ^{14}C razkroja oddaja šibke delce beta (**b**, elektron) s srednjo energijo 160 keV. ^{14}C se razkroji nazaj v ^{14}N :



Obstaja kvantitativno razmerje med razkrojem ^{14}C in produkcijo delcev beta. Razkroj je konstanten in spontan. Primerjava med preostalo aktivnostjo ^{14}C v fosilnem organskem materialu in modernimi standardi omogoča izračun starosti vzorca. Kasneje so dognali, da se vsebnost ^{14}C v atmosferi spreminja, ker se spreminja tudi intenzivnost kozmičnega žarčenja v zunanjem delu atmosfere, kjer nastaja ^{14}C . Dendrokronološko datiran les dolgoživih borov je omogočil korekcijo fluktuacije koncentracije ^{14}C in s tem kalibracijo originalne metode.

Omenimo, da "Metuzalem" ni najstarejše drevo. Še starejši je bil "Prometej" s Snake Mountains med Nevado in

Utahom. Lahko bi še rasel. 1964 je mladi geograf, doktorski aspirant, D.R. Currey iskal sledove ledenodobnih ledenikov, zato so ga zanimala najstarejša drevesa. Z izsposojenim svedrom je zavrtil v staro drevo, ki se je kasneje izkazal za "Prometeja". Dolgi sveder je stisnilo v deblu (rastne napetosti!) in U.S. Forest Service mu je dovolil posek drevesa, da bi rešil sveder! Izkazalo se je, da je bil "Prometej" star 4.862 let (l. 1964). Danes bi štel častitljivih 4.902 let!!

Starost "Metuzalema" in "Prometeja" naj bi bila tudi dokaz za pravilno datiranje vesoljnega potopa, kot so ga določili kreacionisti*, oz. irski nadškof James Ussher (1581-1656). Na podlagi genealoških kronologij naj bi se Noetov potop zgodil l. 2.350 pred našim štetjem, stvarjenje pa l. 4004 pred Kristusom. Ko sta prva človeka, spodbujena od zla, izbrala nepokorščino Bogu se je zgodil vesoljni potop. Dobremu Noetu z družino je Bog prizanesel. Skupaj s po enim parom od vsake živali se je rešil na velikansko barko. Po petih mesecih deževij in nadaljnjih sedmih mesecih in pol, ko se je voda umikala, je lahko ladjo zapustil. Ali je Noe izruval najrazličnejša drevesa in jih prenesel na barko? Vsekakor večina rastlin ali njihovih semen ne bi preživelih več mesecev pod vodo.

Najstarejši dolgoživi bori naj bi vzkli takoj po končanem vesoljnem potopu. Nekoliko previsoko starost kreacionisti pripisujejo pojavu multiplih branik, ki so nastajale v zelo vlažnih obdobjih. Tako bi lahko znižali starost borov in jo približali Ussherjevemu datumu (tj. 2350 pred našim štetjem). Upošteva podatke o "podaljšanju"

kronologiji dolgoživih borov, bi lahko pomaknili datum potopa in stvarjenja za nekaj tisočletij nazaj. Možno je tudi, da je ohranjeni les mrtvih dreves nastal pred potopom. Morda je Bog ohranil dolgožive bore z njihovo edinstveno kombinacijo lesa živih in mrtvih dreves kot zapis stvarjenja. Dendrokronologija naj bi priskrbela dejstva, za katera evolucionistom ni mar (Aardma in Gerald 1993, Lorey 2004). Ni treba posebej poudarjati, da ob tako majhni starosti Zemlje kreacionisti zavračajo evolucijo in prehodne oblike fosilov. Po njihovem mnenju so nastale vse geološke formacije in fosili med potopom zaradi vodne erozije, naplavljanja ter vulkanske in tektonske aktivnosti. Dejstvo, da so za različne plasti značilni določeni fosili, je mogoče razložiti s hidravličnim sortiranjem in relativno mobilnostjo različnih vrst, ki so se reševala pred poplavo. Npr. veliki in počasni dinosavri so poginili med prvimi, zato so njihove ostanke naplavine prekrile med prvimi. Zato najdemo fosile dinosavrov globlje kot ostanke sesalcev, ki so se gibali hitreje in bolj premišljeno, kar še posebej velja za človeka! Zdajšnja človekova populacija in vse današnje vrste ptic in kopenskih sesalcev so potomci preživelih z Noetove barke. Kreacionisti seveda zavračajo moderne metode absolutnega radiometričnega datiranja, ki so nastanek Zemlje pomaknile za 4,6 milijarde nazaj in nastanek življenja za 500 milijonov let nazaj (prva lesne rastline in drevesa so se pojavila ob koncu silurija in začetku devonija pred 300 - 400 milijoni let).

V lesu starih dreves oz. v njihovih letnih prirastnih plaščih so natančno zapisani tudi datumi velikih vulkanskih izbruhov. Novejša velika izbruha vulkanov Mt. St. Helena in El Chichon v Mehiki (1982) sta omogočila študij odziva drevesne rasti na vnos drobnega silikatnega pepela in žveplovih aerosolov v

ozračje. To naj bi povzročilo razširitev območja strujanja arktičnega zraka preko zahodne Severne Amerike v januarskem in julijskem vremenskem vzorcu. Rezultat takšnega vremena naj bi bila mrzla obdobja na višku vegetacijskega obdobja. V deblu dolgoživega bora so ugotovili znatno korelacijo med pojavom mraznih branik in znanimi velikimi izbruhi (Krakatoa 1883, Pelee, Soufriere 1902, Katami 1912, itd.) V vseh primerih so našli mrazno braniko v letu izbruha ali leto po njej. Nikoli niso zasledili mrazne branike, ki bi nastala pred izbruhom. Datum strahotnega izbruha There ali Santorina v Egejskem morju (uničenje Atlandide?) naj bi po tej metodi bil 1628-26 pred našim štetjem. "Radiokarbonska" starost pooglenelega debela, ki še štrli iz tal na Santorinu, naj bi nakazovala datum izbruha 1640.

Če verjamete ali ne, mini ledena doba v Evropi, ki naj bi se odrazila v ožjih branikah in gostejši smrekovini, naj bi bila vzrok nenadkriljivemu tonu "stradivark"! (*National Geographic News* 07. 01. 2004).

Odmevna je bila najdba skoraj 2000 let starih ameriških klekov (*Thuja occidentalis*), vrste, ki je dotlej veljala za kratkoživo. Poleg majhnosti so pri drevesih pomembne tudi hidravlično avtonomne enote v deblu, kar omogoča izolirano disfunkcijo posameznih enot brez negativnih vplivov na preostale dele drevesa (Larson 2001). Pri ekstremno starih drevesih le ozek pas skorje povezuje morda edino živo vejo s preživelim delom koreninskega sistema.

Primerjava med mladimi in starimi osebki *Pinus longaeva* (starost od 23 do 4713 let) ni pokazala significantnih razlik v premeru traheid in več drugih parametrov ksilemskih in floemskih elementov, ki so odraz kambijeve funkcije. Tudi niso našli dokazov za starost-

* Kreacionisti so zagovorniki dosledne dobesedne interpretacije biblijskega poročila o stvarjenju. Zavračajo teorijo evolucije in trdijo, da predstavljajo avtentično religijo in znanost. Predstavniki katoliške, protestantske in judovske vere so se uradno izrekli proti kreacionističnim pogledom, ker naj ne bi bili v skladu z modernim bibličnim naukom.

no usihanje rasti, niti niso mogli potrditi hipoteze, da je staranje posledica kopičenja škodljivih mutacij. Funkcije meristemov staranje ne prizadeva. Koncept senescence očitno ne velja za ta izjemna drevesa (Lanner in Connor 2001)!

Mnoge rastline se lahko zelo dolgo razmnožujejo vegetativno, to pa dokazuje, da prehod prek spolne obnove ni potreben. Nekatere polikarpne rastline so sposobne klonske rasti. Ključ do klonske rasti tiči v nadaljevalni vegetativni rasti in obnovi asimilacijskih organov. Ob klonih se lahko vprašamo ali je organizem resnično toliko star. Odločitev je povsem filozofska. Tako naj bi bili koreninski popki pri *Populus tremuloides* stari kar 10.000 let, korenika ameriške borovnice (*Guylussacia brachycerium*) 13.000 let in tasmanska kraljeva bodika celo 43.000 let.

Prav poseben primer pomeni l. 1994 odkrita volemija (Woollemy "pine", *Woollemia nobilis* Jones, Holl & Allen, Araucariaceae), živi fosil iz jure in krede. Na strogo skrivani lokaciji (žal, nič več!) v Wollemi National Parku, 200 km severozahodno od Sidneya, v globoki soteski raste 39 do 400 let starih dreves in okoli 200 klic. Vzorci DNK iz več dreves niso pokazali nikakršne variacije! Najverjetneje je celotna populacija volemij klonska!! O izjemni starosti lahko le plaho ugibamo. Koralni greben predstavlja živalsko analogijo klonskim rastlinam.

Drevesa, ki jih imenujemo živi fosili, so filogenetsko zelo stari. Ob volemiji se spomnimo še pliocenske metasekvoje (*Metasequoia glyptostroboides*, Taxodiaceae) in triadno-jurskega ginka (*Ginkgo biloba*, Ginkgoaceae).

Po definiciji *senescenca* ni odvisna od časa, pa čeprav utegne napredovati s časom in je del razvojnega procesa. Senescenca je aktiven proces, ki potrebuje energijo in je intimno povezana z

različnimi fazami razvoja rastline. Senescenca poteka na nivoju posameznih celic (lesni trahearni elementi: traheide, vlakna, trahejni členi), tkiv oz. tkivnih kompleksov (beljava, meristemi), organov (list, cvetni deli) in na nivoju celotnega organizma ali njegovih delov (veje). Senescenca ni preprosto smrt ali nekroza, ki jo lahko povzročijo strupi in številni zunanji dejavniki. Predstavlja temeljni razvojni proces s številnimi funkcijami v rastlinski ontogeniji. V različni vlogi se pojavlja na različnih mestih v rastlini. Je urejen niz citoloških in biokemičnih dogodkov. Na citološkem nivoju povzroči propad nekaterih organelov, medtem ko drugi ostajajo aktivni. Pri listu, katerega senescenca je dobro znana, so kloroplasti prvi organeli, ki degenerirajo. Spremlja jih destrukcija tilakoidnih beljakovinskih komponent in stromskih encimov.

Senescenca ni le preludij smrti, temveč tudi učinkovito preživetveno sredstvo, saj jo praviloma spremlja recikliranje hranil znotraj rastline. To omogoča preživetje drevesu na manj rodovitnih rastiščih, ne da bi vedno znova črpal potrebna hranila iz revnih tal. "Reciklirni program" lahko sprožijo najrazličnejši dejavniki. Pri nekaterih vrstah lahko potreba po hranilih, npr. v razvijajočih se semenih, sproži "senescenčni sindrom", tj. mobilizacijo hranil iz senescirajočega lista v druge dele rastline. Sproži ga lahko tudi zmanjšanje fotosintezne produktivnosti listov, ki so jih zasenčile veje nad njimi (Guarente *et al.* 1998). Pri več vrstah so dokazali recikliranje hranil iz novonastale jedrovine nazaj v beljavo. Proces je zelo podoben resorpciji hranil iz senescirirajočih listov (Bamber & Fukazawa 1985). Reciklirana hranila utegnejo predstavljati znaten vir hranil. Attiwell (1980) je izračunal, da resorpcija v procesu transformacije beljave v jedrovino pri evkaliptu (*Eu-*

calyptus obliqua) zadosti 31 % celotne potrebe po fosforju. Andrews *et al.* (1999) je proučeval recikliranje hranil pri *Chamaecyparis thyoides* in ugotovil, da je nivo kalcija, magnezija in kalija v beljavi dreves, ki uspevajo na revnih tleh, primerljiv z nivojem v beljavi dreves z bolj bogatih tal. Jedrovina dreves z revnejših rastišč je imela ustrezno manj teh elementov. Ojedritev je potemtakem omogočila retranslokacijo elementov nazaj v beljavo. Senescenco lahko sprožijo notranji vzroki, kot pri monokarpni senescenci, ali pa zunanji, kot so dolžina dneva in temperatura (senescenca listov). Senescenco beljave utegne povzročiti homeostaza (Torelli, neobj.). Ne glede na stimulus ima senescenca skupen program, v katerem senescenčni geni sprožijo kaskado sekundarne ekspresije genov, ki rezultira v senescenci in smrti (Taiz in Zeiger 1998).

Senescenčni pojavi v celicah, tkivih in organih so dokaj kratkotrajni. Pri drevesu kot odprtem generirajočem sistemu se sčasoma vse bolj uveljavljajo starostni procesi. Dolgoživost organizma je fenotip, ki nastane z interakcijo med genetskim potencialom organizma (genotip) in njegovim okoljem (Arking 1998).

Nastanek drevesa kot "odprtega" sistema je rezultat hkratnega in usklajenega delovanja apikalnih in lateralnih meristemov. V primerjavi s starostjo drevesa so živa tkiva in organi kratkoživi in podvrženi razmeroma hitri senescenci in periodični obnovi. Senescenca in smrt sta pomembni za splošno ekonomiko drevesa. Paradoksalno je, da smrt tkiv in organov omogoča nastanek in preživetje (mlajših) tkiv in organov ter drevesa kot celote. Razmerje med živimi in mrtvimi tkivi se s starostjo hitro manjša. Sčasoma postajajo starostni procesi vse važnejši, dokler vloga staranja slednjic ne postane

odločilna. V drevesu potemtakem hkrati potekajo aktivni in pasivni razgrajevalni procesi, ki vplivajo na življenjsko dobo, dolgoživost in kvaliteto lesa.

literatura

1. **Aardsma, D., Gerald, E. 1993.** Tree rings dating and multiple growth ring per year. *Creation research society quarterly* 29:184-189.
2. **Andrews, J.A., Siccama, T.G., Vogt, K.A. 1999.** The effect of soil nutrient availability on retranslocation of Ca, Mg and K from senescing sapwood in Atlantic white cedar. *Plant Soil* 208:117-123.
3. **Arking, R. 1998.** *Biology of aging*. Sinauer Associates, Inc. Publ., Sunderland, Massachusetts USA.
4. **Attwell, P.M. 1980.** Nutrient cycling in a *Eucalyptus obliqua* (L'Herit.) Forest IV Nutrient uptake and nutrient return. *Aust. J. Bot.* 28:199-222.
5. **Bamber, R.K., Fukazawa, K. 1986.** Sapwood and heartwood: A review. *Forestry Abstr.* 46:567-580.
6. **Comfort, A. 1960.** Discussion session. I. Definition and universality of aging. V: B.L. Strehler (izd.), *The biology of aging*, AIBD, Washington.
7. **Costa, P.T., McCrae, R.R. 1995.** Design and analysis of aging studies. V: E.J. Masoro (izd.), *Handbook of Physiology*. Sect. 11: Aging. Oxford University Press, New York.
8. **Frolkis, V.V. 1982.** Aging and life-prolonging processes. *Prev. iz rus.* Springer, Vienna.
9. **Guarente, L., Ruvkun, G., Amasino, R. 1998.** Aging, life span, and senescence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:11034-11036.
10. **Kerschner, H., Pegues, J.A. 1998.** Productive aging: A quality of life agenda. *Journal of the American Dietetic association* 98:1445-1448.
11. **Kohn, R.R. 1978.** *Principles of mammalian aging*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
12. **Lamb, M.J. 1977.** *Biology of ageing*. Halsted (Wiley), New York.
13. **Lanner, R.M., Connor, K.F., Finch, C.E. 2001.** Does bristlecone pine senesce? *Experimental gerontology* 36(4-6):675-685.
14. **Larson, D.W. 2001.** The paradox of great longevity in a short-lived tree species. *Experimental Gerontology* 36(4-6):651-673.
15. **Loorey, F. 2004.** Tree rings and biblical chronology. [wysiwyg://http://www.icr.org/pubs/imp/imp-252.htm](http://www.icr.org/pubs/imp/imp-252.htm)
16. **Masoro, E.J. 1995.** Aging: current concepts V: E.J. Masoro (izd.), *Handbook of physiology*, Pogl. 11: Aging. Oxford University Press, New York.
17. **Noodén, L.D., Thompson, J.E. 1985.** Aging and senescence in plants. V: C.E. Finch, E.L. Schneider (izd.), *Handbook of the biology of aging*: 105-127. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
18. **Passecker, F. 1962.** Das Alterungsproblem bei der höheren Pflanzen. *Forschungen und Fortschritte* 26:293-298, 330-334.
19. **Rothstein, M. 1982.** *Biochemical approaches to aging*. Academic Press, New York.
20. **Strehler, B. 1962 in 1982.** *Time, cells and aging*. Academic Press, New York.
21. **Taiz, L., Zeiger, E. 1998.** *Plant Physiology*. 2. izd. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
22. **Wangermann, E. 1965.** Longevity and ageing in plants and plant organs. V: W. Ruhland (izd.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie XV(2)*:1026-1057. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

Slovenski gozdovi – leto 2003 zaznamovano z napadi podlubnikov

Leto 2003 je v slovenskih gozdovih najbolj zaznamoval ekstremni napad podlubnikov, zaradi katerega je bilo treba posekati več kot 400.000 m³ lesa, kar je trikratna količina od običajne. Zaradi visokih temperatur in suše je bilo tudi več požarov kot običajno, med njimi je bil zlasti obsežen požar na komensko-goriškem Krasu, ki je zajel nad 1000 hektarjev veliko površino. To med drugim piše v poročilu o gozdovih za lansko leto, ki ga je na marčevski seji potrdil svet Zavoda za gozdove Slovenije (ZGS). Slednji je sprejel tudi finančno poročilo za leto 2004 in se seznanil programom vlaganj v gozdove za leto 2004.

Po podatkih gozdnogospodarskih načrtov, izdelanih v letu 2003, je površina slovenskih gozdov večja za nekaj več kot 8.000 hektarjev in znaša 1,2 milijona hektarjev. Lesna zaloga se je povečala za nekaj več kot tri odstotke in znaša 285,4 milijona m³ oziroma 247 m³ na hektar. Prirastek v slovenskih gozdovih znaša 7,3 milijona m³ oziroma 6,3 m³ na hektar ter je za okrog dva odstotka večji kot v letu 2002. Posek v slovenskih gozdovih v letu 2003 je bil malo nad tri milijone m³, kar je tri četrtine od količine, ki jo dovoljujejo gozdnogospodarski načrti. V državnih gozdovih je količina poseka blizu načrtovani, v zasebnih gozdovih pa le okrog dve tretjini. Malo nad 30 odstotkov celotne količine poseka je bil sanitarni posek, ki je v celoti znašal

976.200 m³. Nad 40 odstotkov te količine pa je bilo posekane zaradi napada podlubnikov. Negovalna dela v gozdovih v letu 2003 so bila opravljena v obsegu 53 odstotkov od načrtovanega, obnova gozdov pa v obsegu 64 odstotkov. V državnih gozdovih so te številke večje kot v zasebnih, in sicer nega v obsegu 84 odstotkov od načrtovane, obnova pa 90 odstotkov. Denarja iz državnega proračuna je bilo v letu 2003 nekaj več kot v preteklem letu. Za vzdrževanje je bilo porabljenega nekaj nad 915 milijonov tolarjev. Zgrajeno je bilo malo več kot 15 km novih gozdnih cest. Med lastniki gozdov ni dovolj interesa za gradnji novih cest, pa tudi finančno so to preveliki zalogaji za njih.

Za leto 2004 so pričakovana finančna sredstva iz proračuna Republike Slovenije le 65 odstotkov potrebnih sredstev za realizacijo načrtovanih del na področju gojenja, varstva in biomeliorativnih del v gozdovih ter le 36 odstotkov od potrebnih sredstev za realiza-