

GDK 811.1+811.2+811.4:176.1 *Fagus sylvatica* L.

NEKATERE STRUKTURNE ZNAČILNOSTI PORANITVENEGA LESA PRI BUKVI (*Fagus sylvatica* L.)

Bojana KRIŽAJ*

Izvleček

Proučevan je bil neposreden odziv kambija na poškodovanje in anatomske značilnosti lesa, nastalega po ranitvi pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.). Poranitveni les je v nekaterih značilnostih podoben juvenilnemu. Razpravlja se o etiologiji "barierne cone" v smislu modela CODIT.

Ključne besede: odziv kambija na ranitev, celična diferenciacija, poranitveni les, CODIT, barierna cona, Fagus sylvatica

SOME STRUCTURAL CHARACTERISTICS OF WOUND-ASSOCIATED WOOD IN BEECH (*Fagus sylvatica* L.)

Bojana KRIŽAJ*

Abstract

The reaction of the cambium immediately after wounding and the anatomical characteristics of wood formed after wounding in beech (*Fagus sylvatica* L.) were investigated. Wound-associated wood was in some respects similar to the juvenile wood. The etiology of the "barrier zone" in sense of the model CODIT is discussed.

Key words: cambium response to wounding, cytodifferentiation, wound-associated wood, CODIT, barrier zone, Fagus sylvatica

* mag. dipl. biol., nova raziskovalka, Biotehniška fakulteta, lesarstvo, 61000 Ljubljana, Rožna dolina VIII/34, SLO

KAZALO

1	UVOD.....	289
2	MATERIAL IN METODE.....	290
3	REZULTATI IN DISKUSIJA	291
4	POVZETEK.....	299
	SUMMARY	299
	VIRI.....	300

1 UVOD

Večkrat je mogoče opazovati, da se diskoloracijski in razkrojni procesi, ki jih ranitev sproži v lesu, nastale pred poškodovanjem, ne širijo v les, nastal po poškodovanju. Les, ki nastaja po ranitvi, je očitno zdrav, pri čemer pa je problematično, kaj ga ločuje od eksponiranega razpadajočega lesa. Po modelnem konceptu CODIT (= Compartmentalization of Decay in Living Trees) ameriških avtorjev SHIGO-a in MARX-a (1977) naj bi bila to "barierna cona" ali "stena 4". "Barierna cona" je po definiciji specializirano tkivo, ki ga tvori kambij kot odgovor na mehansko poškodbo ali infekcijo in naj bi ločilo nekrotsko beljavo od kambija oz. zdravega lesa, ki nastaja po ranitvi (TIPPETT in SHIGO 1981). Običajno jo sestavlja tkivo z mnogo aksialnega parenhima, manj prevodnimi elementi in manj lignificiranimi celičnimi stenami (npr. PHELPS s sod. 1975, BAUCH s sod. 1980, TIPPETT in SHIGO 1981, RADEMACHER s sod. 1984, LOWERTS s sod. 1985). Pri nekaterih vrstah je ugotovljen v celicah tudi suberin (PEARCE in RUTHERFORD 1981, PEARCE 1982, PEARCE in HOLLOWAY 1983).

Mnenja o tem, kako naj bi "barierna cona" omejevala širjenje infekcije in razkroja v novonastali les, so različna. Po PEARCE-u in RUTHERFORD-u (1981) naj bi "bariero" pred okužbo predstavljale predvsem celice s suberizirano celično steno in ne anatomsko spremenjene celice, kot menijo nekateri (npr. PHELPS s sod. 1975). Alternativna funkcija suberina v ksilemu naj bi bila namreč tvorba nepermeabilnih "barier", ki naj bi zaščitile integriteto prevodnega sistema pred zunanji vplivi in s tem izsuševanje tkiva zaradi poškodbe (RAYNER 1986 cit. PEARCE 1990, TORELLI s sod. 1992). SHIGO (1986) pa pripisuje zaščitno vlogo, razen suberinu, tudi toksičnim snovem, nastalim v parenhimskih celicah "barierne cone". Splošen odgovor na poškodovanje je, med drugim, spremenjen celični metabolizem. Preokret od oksidativnega metabolizma (sistem glikoliza - citratni cikel) k aromatski biosintezi vodi v sintezo polifenolnih substanc. Le-te pa naj bi imele protimikrobni učinek (MULHERN s sod. 1979). Ideja o t.i. "barierni coni" je sicer prepričljiva, vendar težko sprejemljiva ob dejstvu, da se "barierna cona" v večini primerov tvori le v neposredni bližini poškodbe in da je njena struktura zelo spremenljiva. Diskoloracijski in razkrojni procesi se ustavijo na meji s poranitvenim lesom okrog celega lesnega cilindra, ne glede, ali je "barierna cona" sploh prisotna ali ne.

Na prečnem prerezu debla se jasno vidi, da je tkivo, nastalo po ranitvi, dolgo časa intaktno in ne popusti razkrojnim procesom, medtem, ko eksponiran les, nastal pred poškodovanjem, diskolorira po shemi, kot jo narekuje anizotropna struktura lesa. Zdi se, da obstaja določena avtonomija poranitvenega lesa. Njegove specifične lastnosti pa naj bi delovale zaviralno na širjenje razkrojnih procesov v deblu v centrifugalni smeri od mesta poškodbe. V prispevku so podani rezultati raziskav nekaterih značilnosti poranitvenega lesa, ki bi bile lahko pomembne z zaščitnega vidika ter dinamika tkivnih sprememb v petih letih po ranitvi.

2 MATERIAL IN METODE

V aprilu 1987 smo 12 testnih bukev (*Fagus sylvatica* L.) poškodovali površinsko z odstranitvijo skorje in kambija (poškodba 10 x 10 cm²). Poškodbe so bile v višini 1.3 m. Posek in odvzem vzorcev smo opravili decembra 1991.

Vzorce za histometrične meritve (dimenzij 1.0 cm rad. x 1.0 cm tang. x 1.5 cm aks.) smo odvzeli na višini poškodovanja debel (1.3 m) iz predhodno izžaganega koluta, in sicer:

- dve leti star juvenilni les (J),
- les, nastal po poškodbi v neposredni bližini površinske poškodbe za kalusno blazino (W),
- les, nastal pred poškodbo tik pod vzorci poranitvenega lesa (A).

Vzorčni material smo fiksirali v raztopini EFA (90 ml 50 % etanola, 5 ml 35 % formalina in 5 ml koncentrirane očetne kisline) 24 ur. Za histološke analize smo izdelali na drsnem mikrotomu prečne, radialne in tangencialne prereze vzorcev debeline 15 - 20 µm. Vzorčne rezine smo obarvali z barvili safranin in fast-green ali astra modro (GERLACH 1969). Izolacijo celičnih elementov smo izvedli z metodo maceracije v Jeffrijevi raztopini (JOHANSEN 1940).

Izbrane histometrične parametre (dolžina vlaken in trahejnih elementov, tangencialni premer in površina trahej, število in dolžina bočnih medtrahejnih stikov) smo določali z mikroprojekcijsko tehniko z uporabo grafične tablice in programom Males za morfometrično analizo lesa

(PERNUŠ 1988) ter z uporabo svetlobnega mikroskopa in okularnega merilca. Prostorninski delež posameznih tipov celic v ksilemu smo določili z metodo mrežnega testnega sistema (KALIŠNIK 1982). Analiza širin branik je bila opravljena z digitalnim poziciometrom po Johannu s točnostjo 0.01 mm.

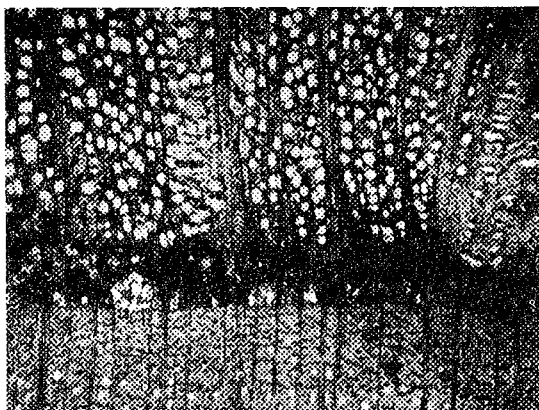
Za vsako merjeno anatomsko lastnost smo določili srednjo vrednost, standardno deviacijo, minimum in maksimum. Značilnost razlik med povprečnimi vrednostmi merjenih parametrov za posamezne tipe lesa smo preverili po metodi najmanjše značilne razlike s predhodno analizo variance. Meritve aksialne zračne permeabilnosti v lesu smo izvedli z napravo, izdelano na Katedri za tehnologijo lesa (GORIŠEK s sod. 1988), na svežih vzorčkih (dimenzij 1.5 cm x 1.5 cm x 1.5 cm) poranitvenega in normalnega adultnega lesa.

3 REZULTATI IN DISKUSIJA

Neposredno po poškodovanju je običajno (vendar ne v vseh primerih) nastalo tkivo, ki ustreza strukturi "barierne cone", kot jo definira SHIGO (1986), vendar samo v neposredni bližini rane (v pazduhi rane), t.j. na lokaciji, kjer je bilo sproščanje tkivnih tlakov zaradi mehanske poškodbe največje in je bil kambij najmočnejše poškodovan (slika 1) (prim. TORELLI s sod. 1990). V primerih, kjer ni prišlo do večjega sproščanja tkivnih tlakov, pa se je neposreden odziv kambija na ranitev odražal v nastanku nenormalnega poranitvenega lesa brez vmesne parenhimatizirane cone. Vpliv zmanjšanih tkivnih tlakov na celično diferenciacijo in s tem v zvezi nastanek "barierne cone" je bil dokazan s poskusi na skorjinih jezikih, oddvojenih od debla (TORELLI s sod. 1990, 1992).

Neizrazito "barierno cono" ali njeno odsotnost tudi v neposredni bližini rane si je pri bukvi mogoče razložiti z anatomijo skorje. Zaradi sklerenhimskih čepkov, ki kot žebliji segajo iz floemskega dela v ksilemski del širših trakov, je skorja močnejše pritrjena na les. Premiki skorje ob lesu so, po sprostitvi rastnih napetosti v lesu in skorji zaradi poškodovanja, bistveno manjši. Bukev je tako lep primer, ki negira naravo in vlogo "barierne cone" kot elementa obrambnega sistema drevesa po modelu CODIT. Struktura

"barierne cone", ki jo kambij tvori neposredno po ranitvi, je pravzaprav samo vmesni produkt v procesu obnovitve kambija v fiziološkem in mehanskem smislu. Lahko jo označimo tudi kot kratkotrajen odziv kambija. Sledi dolgotrajen odziv kambija, ki se kaže v nastanku nenormalnega poranitvenega lesa.

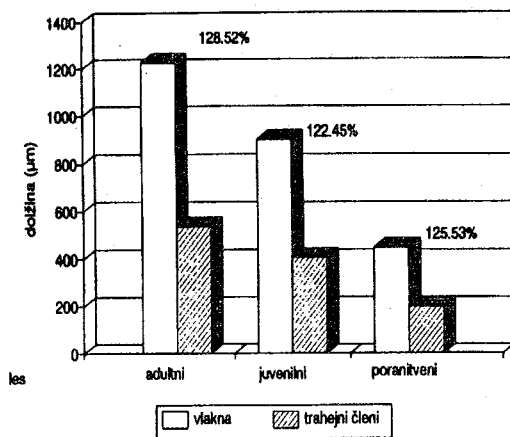


Slika 1: Bukev (*Fagus sylvatica* L.), prečni prerez: neposreden odziv kambija na poškodovanje v proksimalnem delu poškodbe ("barierna cona").

Figure 1: Beech (*Fagus sylvatica* L.), cross-section: immediate reaction of the cambium to wounding in proximal part of the wound ("barrier zone").

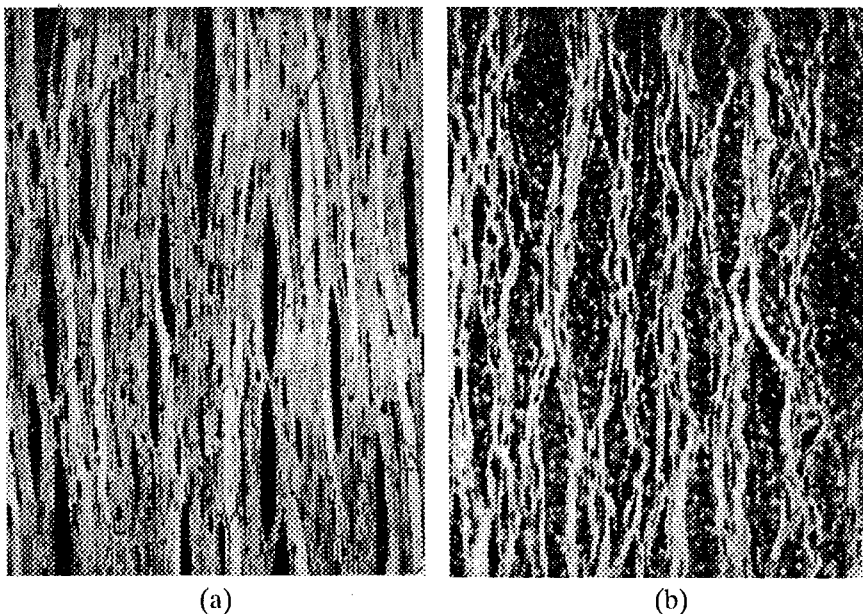
Poranitveni les se značilno razlikuje od lesa, nastalega pred poškodovanjem (prim. KRIŽAJ 1993). Značilnosti poranitvenega lesa pri bukvi so podobne, kot je opisano za druge drevesne vrste (SHARON 1973, MULHERN s sod. 1979, BAUCH s sod. 1980, SMITH 1980, RADEMACHER s sod. 1984, LOWERTS s sod. 1985, LIESE s sod. 1988). Za poranitveni les so značilne manjše dimenzije celic. Vlakna in trahejni členi v poranitvenem lesu so krajši kot v adultnem lesu, nastalem pred poškodovanjem in primerljivi ali celo krajši kot v dve leti starem juvenilnem lesu (slika 2). Postkambialna intruzivna rast vlaken, kot je nanjo mogoče sklepati iz dolžine trahejnih členov, ki so približno enako dolgi kot fuziformne kambijeve inicialke (FKI) (S SS 1967), je v vseh treh tipih lesov primerljiva. Primerjava dolžin vlaken in FKI v poranitvenem in juvenilnem lesu daje misliti, da predstavlja poranitveni les obliko juvenilnega lesa, t.j. produkt mladega kambija s kratkimi FKI.

Druga pomembna značilnost poranitvenega lesa je povišana vsebnost parenhima. Povečan delež parenhima gre sicer največkrat predvsem na račun pojavljanja novih trakov in širjenja že obstoječih, pogosto pa tudi povečanja deleža aksialnega parenhima (slika 3 in slika 10).



Slika 2: Bukev (*Fagus sylvatica* L.): dolžina vlaken in trahejnih členov v dve leti starem juvenilnem lesu, adultnem lesu pred poškodbo in v eno leto starem poranitvenem lesu z deležem (%) postkambialne rasti.

Figure 2: Beech (*Fagus sylvatica* L.): length of fibres and vessel elements in 2-year old juvenile wood, adult wood, formed before wounding and wound-associated wood and portion (%) of postcambial growth of fibres.

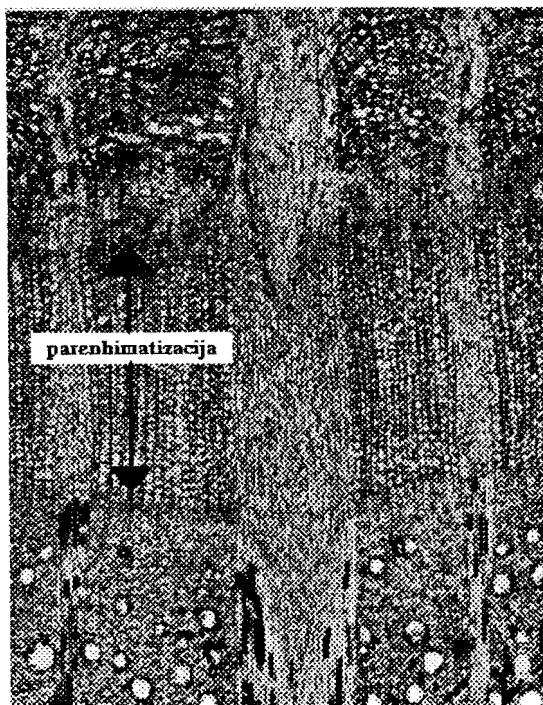


Slika 3: Bukev (*Fagus sylvatica* L.), tangencialni prerez: les, nastal pred (a) in po poškodovanju (b).

Figure 3: Beech (*Fagus sylvatica* L.), tangential section: normal adult (a) and wound-associated wood (b).

Vzroke za povečan delež parenhima je verjetno iskati v spremenjeni oz. nepopolni diferenciaciji celic, ki bi se v normalnih razmerah razvile v

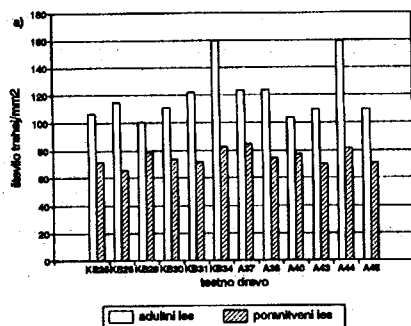
vlakna. Eden od vzrokov za diferenciacijske spremembe je med drugim hormonalno neravnovesje, ki ga sproži poškodovanje. SAVIDGE (1983) je ugotovil, da je avksin nepogrešljiv za vzdrževanje aksialno podaljšane oblike FKI. V primeru prekinitve bazipetalnega dotoka avksina so se FKI prečno predelile in transformirale v aksialni parenhim. Tudi diferenciacija trahejnih členov in traheid je bila nepopolna. Enako sliko sem opazovala na lokacijah pod poškodbami, kjer naj bi bil domnevno otežen ali popolnoma prekinjen bazipetalni tok avksina (slika 4). Tudi pogost pojav tenzijskih vlaken v poranitvenem lesu je običajno povezan z nizkimi koncentracijami avksina (ZIMMERMANN in BROWN 1971).



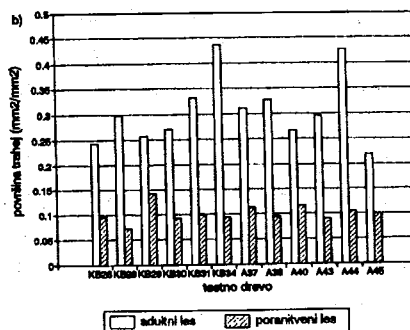
Slika 4: Bukev (*Fagus sylvatica* L.), prečni prerez: neposreden odziv kambija na poškodovanje na lokaciji pod poškodbo, ki se kaže v izraziti parenchimatizaciji.

Figure 4: Beech (*Fagus sylvatica* L.), cross-section: immediate reaction of the cambium to wounding on the location below the wound. Note intensive parenchymatization.

Vzporedno s povečano vsebnostjo parenhima je nastopala v poranitvenem lesu redukcija trahejnega omrežja, zlasti v prvem letu po ranitvi. Traheje so bile manj številne in ožje (slika 5, 9 in 10). Močno je bila reducirana tudi intenzivnost bočnega povezovanja trahej (slika 6). Oblike trahejnih elementov so bile spremenljive, pogosto abnormalne. Prevladovale so lestvičaste perforacije, ki so v normalnem adultnem lesu sicer redke in značilne pretežno za kasni les.



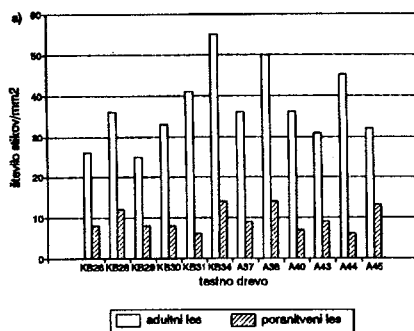
(a)



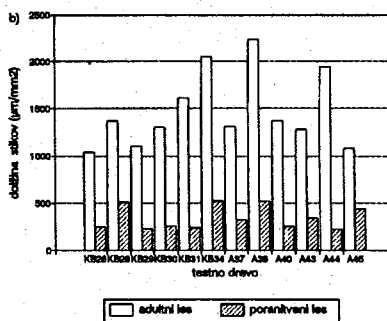
(b)

Slika 5: Bukev (*Fagus sylvatica* L.), 12 testnih dreves: povprečno število (a) in površina (b) trahej na mm² prečne površine vzorca v ranem adultnem lesu tik pred poškodbo (1986) in v eno leto starem poranjenem lesu.

Figure 5: Beech (*Fagus sylvatica* L.): mean number (a) and area (b) of vessels per mm² of cross-section in early wood formed before wounding (1986) and in one year old wound-associated wood.



(a)



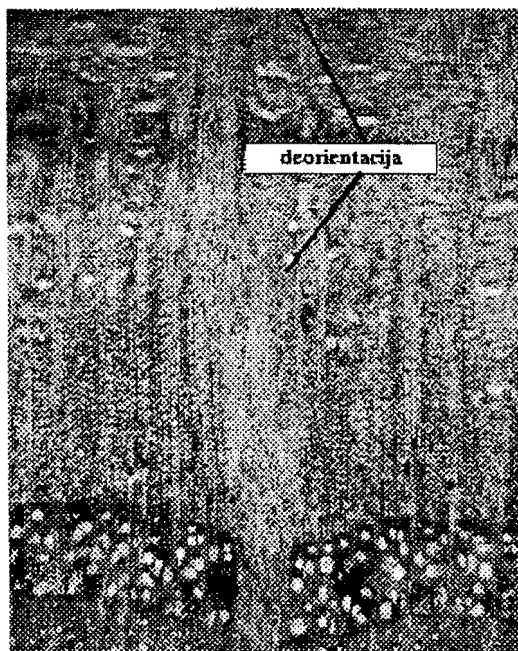
(b)

Slika 6: Bukev (*Fagus sylvatica* L.), 12 testnih dreves: povprečno število (a) in dolžina bočnih medtrahejnih stikov (b) na mm² prečne površine vzorca v ranem adultnem lesu tik pred poškodbo (1986) in v eno leto starem poranjenem lesu.

Figure 6: Beech (*Fagus sylvatica* L.): number (a) and length (b) of vessel to vessel contacts per mm² of cross-section in early wood formed before wounding (1986) and in one year old wound-associated wood.

Lokalno je bila v lesu, nastalem po ranitvi, opazna deorientacija tkiva. Leta je verjetno posledica spremenjene organizacije kambija oz. sproščanja tkivnih tlakov v lesu po ranitvi (slika 7).

Omenjene anatomske spremembe trahejnega omrežja v poranitvenem lesu pomenijo zmanjšanje njegove sposobnosti prevajanja vode. Hidravlična prevodnost kapilar je namreč sorazmerna četrtemu kvadratu polmera kapilar (ZIMMERMANN 1983), kar pomeni, da se že ob majhni redukciji premera trahej, pretok vode znatno zmanjša. Preliminarne meritve aksialne zračne permeabilnosti v lesu so pokazale, da je permeabilnost v poranitvenem lesu manjša za približno 50 % v primerjavi s permeabilnostjo normalnega adultnega lesa, nastalega pred poškodovanjem. Poleg zmanjšane prevodnosti je za poranitveni les značilna visoka vlažnost, približno enaka kot v prevodni beljavi na periferiji debla (80-95 %).

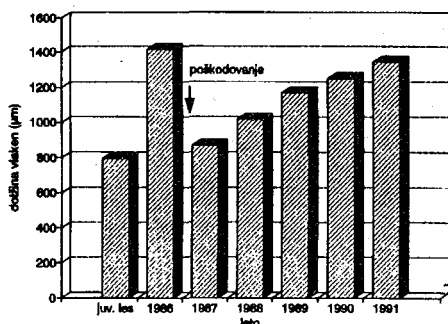


Slika 7: Bukev (*Fagus sylvatica* L.), prečni prerez: deorientacija aksialnih elementov v poranitvenem lesu.

Figure 7: Beech (*Fagus sylvatica* L.), cross-section: deorientation of axial elements in wound-associated wood.

Odziv kambija na poškodovanje je buren, vendar kratkotrajen in omejen le na neposredno bližino rane. Spremembe so bile največje prvo leto po poškodovanju. Po petih letih pa se struktura poranitvenega lesa ni več bistveno razlikovala od strukture zrelega lesa, nastalega pred poškodovanjem. Čas normalizacije je bil za posamezne anatomske značilnosti različen.

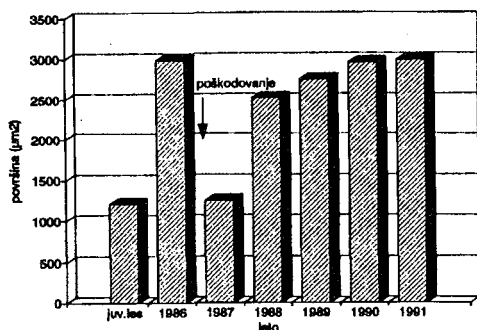
Dolžina vlaken se po petih letih v večini primerov še ni normalizirala (slika 8).



Slika 8: Bukev (*Fagus sylvatica* L.): spremembe dolžine vlaken v poranitvenem lesu v obdobju 5 let po poškodovanju. Za primerjevo je podana tudi dolžina vlaken v juvenilnem (2. leto) in adultnem lesu, nastalem tik pred poškodovanjem. Rezultati so povprečja meritev na 12 testnih drevesih.

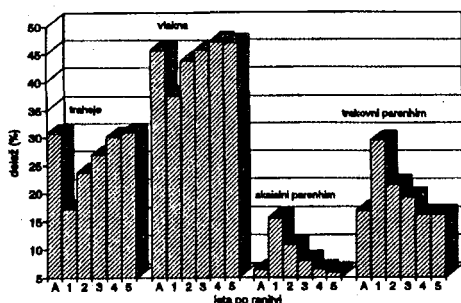
Figure 8: Beech (*Fagus sylvatica* L.): changes in fibre length in wound-associated wood for 5 years in comparison with juvenile wood (2nd. year) and adult wood, formed immediately before wounding. Averages base on data from 12 test trees.

Velikost trahej na prečnem preseku se je normalizirala v povprečno treh letih (slika 9). Prvotna celična sestava pa se je vzpostavila v povprečno štirih letih po ranitvi. Najkasneje se je normaliziral delež trahej in trakovnega parenhima (slika 10).



Slika 9: Bukev (*Fagus sylvatica* L.): spremembe povprečne površine trahej v poranitvenem lesu v obdobju 5 let po ranitvi. Za primerjevo so podane površine trahej v juvenilnem (2. leto) in adultnem lesu, nastalem tik pred poškodovanjem. Rezultati so povprečja meritev na 12 testnih drevesih.

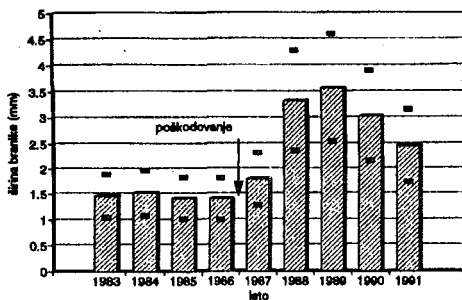
Figure 9: Beech (*Fagus sylvatica* L.): changes in mean vessel area in wound-associated wood for 5 years in comparison with juvenile wood (2nd. year) and adult wood, formed immediately before wounding. Averages base on data from 12 test trees.



Slika 10: Bukev (*Fagus sylvatica* L.): delež posameznih tipov celic v ranem lesu adultnega lesa (A), nastalega tik pred poškodbo (1986) in poranitvenega lesa (1 - 5). Rezultati so povprečja meritev na 12 testnih drevesih.

Figure 10: Beech (*Fagus sylvatica* L.): cell type portions in early wood formed before wounding (A) (1986) and in wood formed after wounding (1 - 5). Averages base on data from 12 test trees.

Po poškodovanju je bilo redno zaslediti povečan radialni prirastek, maksimalno v 2. ali 3. letu po ranitvi (slika 11). Povečan prirastek v poranitvenem lesu bi bil lahko, med drugim, tudi posledica odmiranja živih tkiv, nastalih pred ranitvijo. Zaradi odmiranja tkiv so zmanjšane potrebe po energiji za respiracijo. Višek energije bi se tako lahko porabil za ksilogenezo.



Slika 11: Bukev (*Fagus sylvatica* L.): povprečne širine branik v lesu, nastalem pred in po poškodovanju. Rezultati so povprečja meritev na 12 testnih drevesih.

Figure 11: Beech (*Fagus sylvatica* L.): mean annual growth ring width in normal adult wood, formed before wounding and in wound-associated wood. Averages base on data from 12 test trees.

Verjetno obstaja določena avtonomija poranitvenega lesa, ki se kaže morda v njegovi juvenilnosti oz. strukturnih posebnostih. Zmanjšana prevodnost ter hkrati visoka vlažnost poranitvenega lesa bi lahko igrali glavno zaščitno vlogo pred okužbo in razkrojem in ne fizikalno kemična obramba živih tkiv, ki sestavljajo barierno cono kot to predvideva model CODIT (prim. TORELLI s sod. 1992). Barierna cona bi v tem primeru pomenila le diferenciacijsko motnjo in celo šibko točko z vidika nastanka krožnih razpok v lesu (PHELPS s sod. 1975).

Osnovna preživetvena strategija drevesa temelji na čim hitrejši obnovi kambija. V tem kontekstu je smiselni tudi propad starejših tkiv, nastalih pred poškodovanjem, saj to omogoči hitrejšo rast novih tkiv in s tem intenzivnejšo kalusno prekrivanje rane, obnovo kambija in normalizacijo rasti.

4 POVZETEK

Namen proučevanj je bil raziskati odziv kambija na ranitev, ki se kaže pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) v strukturnih spremembah lesa v času in prostoru po ranitvi.

Reakcija kambija na ranitev se je, kot posledica zmanjšanja tkivnih tlakov in verjetno tudi motene oskrbe s fitohormoni, v proksimalnem delu rane (v pazduhi) pogosto izrazila v nastanku parenhimatizirane cone ("barierna cona"), ki je distalno prehajala v tipični poranitveni les. Za poranitveni les so bile značilne abnormalne dimenzije celic, kakor tudi drugačna zastopanost posameznih tipov celic v primerjevi z lesom, nastalim pred poškodovanjem. Bistveno je bil povišan delež trakovnega in aksialnega parenhima, predvsem na račun zmanjšanja deleža trahej. Zmanjšala se je intenzivnost bočne povezave trahej. Lokalno je bila prisotna deorientacija aksialnih elementov. Strukturne spremembe v poranitvenem lesu naj bi pomenile predvsem zmanjšano prevodnost lesa, nastalega po poškodbi. Nekateri tkivne spremembe poranitvenega lesa je mogoče označiti kot pomladitev ali juvenilizacijo tkiva. Odziv kambija na poškodovanje se je distalno hitro zmanjševal. Po petih letih po ranitvi je bila tkivna struktura enaka kot v prvotnem stanju pred poškodovanjem.

SUMMARY

Reaction of the cambium to wounding, reflected in structural changes of wood formed after wounding in beech (*Fagus sylvatica* L.) was investigated. As the consequence of the tissue pressure release and probably interrupted supply with phytohormones in the proximal part of the wound (on wound margins) a parenchymatization zone ("barrier zone") was formed by

cambium. Distally the formation of typical wound-associated wood took place. In comparison with normal adult wood wound-associated wood was characterized with abnormal cell dimensions and proportions of different cell types. Portion of ray and axial parenchyma was significantly greater, while vessel percentage and the intensity of lateral vessel to vessel contact were significantly lower. Locally axial elements were deoriented. Such anatomical changes resulted in decrease in conductivity of wound-associated wood. In some respects wood formed after wounding was similar to the juvenile wood. With increased radial and tangential distance from the wound, the anatomical features of wound-associated wood gradually approached those of normal wood.

ZAHVALA

Za strokovno vodstvo in potrpežljivost pri delu se iskreno zahvaljujem mentorju prof. dr. Niku Torelliju. Zahvaljujem se vsem sodelavcem, ki so mi kakorkoli pomagali pri delu, posebno dipl. inž. Martinu Zupančiču za pomoč pri izdelavi ksilotomskih preparatov in fotografij.

VIRI

- BAUCH, J. / Shigo, A.L. / Starck, M., 1980. Wound effects in the xylem of *Acer* and *Betula* species. *Holzforschung* 34(5), s. 153-160.
- GERLACH, D., 1969. *Botanische Mikrotechnik*. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- GORIŠEK, Ž. / Torelli, N. / Uršič, J. / Cunder, P., 1988. Raziskave razvoja proizvodov in tehnologij v lesarstvu. Vpliv parjenja na fizikalne, mehanske in tehnološke lastnosti bukovine. Raziskovalna naloga, letno in končno poročilo o delu, Oddelek za lesarstvo, Ljubljana.
- JOHANSEN, D.A., 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw-Hill Book Company, New York, London.
- KALIŠNIK, M., 1982. Temelji stereologije. *Acta stereol.* 4(1), s. 1-148.
- KRIŽAJ, B., 1993. Odziv lesa in kambija na mehanska poškodovanja ter les, nastal po poškodovanju pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) in navadni jelki (*Abies alba* Mill.). Magistrsko delo, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Ljubljana.
- LIESE, W. / Dujesiefken, D. / Bremer, J., 1988. Wundreaktionen bei Linde nach Astung in der Baumpflege. *Forstw. Cbl.* 107, s. 184-196

- LOWERTS, G. / Wheeler, E.A. / Kellison, R.C., 1986. Characteristics of wound associated wood of yellow poplar (*Liriodendron tulipifera* L.). Wood and Fiber Science 18(4), s. 537-552.
- MULHERN, J. / Shortle, W. / Shigo, A., 1979. Barrier zones in red maple: an optical and scanning microscope examination. Forest Sci. 25(2), s. 311-316.
- PEARCE, R.B., 1982. A mechanism for compartmentalisation in oak. Arboricultural Journal, s. 277-285.
- PEARCE, R.B., 1990. Occurrence of decay-associated xylem suberization in a range of woody species. Eur. J. For. Path. 20, s. 275-289.
- PEARCE, R.B. in Rutherford, J., 1981. A wound-associated suberized barrier to the spread of decay in the sapwood of oak (*Quercus robur* L.) Phys. Plant Pathol. 19, s. 359-369.
- PEARCE, R.B. in Holloway, P.J., 1984. Suberin in the sapwood of oak (*Quercus robur* L.): its composition from a compartmentalization barrier and its occurrence in tyloses in undecayed wood. Physiol. Plant Pathol. 24, s. 71-81.
- PERNUŠ, F., 1988. Program za morfometrično analizo lesa.
- PHELPS, E.J. / McGinnes, E.A.Jr. / Lieu, P.J-Y., 1975. Anatomy of xylem tissue formation associated with radial seams and cracks in black oak. Wood Sci. 8(1), s. 397-405.
- RADEMACHER, P. / Bauch, J. / Shigo, A.L., 1984. Characteristics of xylem formed after wounding in *Acer*, *Betula*, and *Fagus*. IAWA Bulletin 5(2), s. 141-151.
- SAVIDGE, R.A., 1983. The role of plant in higher plant cellular differentiation. II Experiments with the vascular cambium, and sclereid and tracheid differentiation in pine, *Pinus conorta*. Histochemical Journal 15, s. 447-466.
- SHARON, E.M., 1973. Some histological features of *Acer saccharicum* wood formed after wounding. Can. J. For. Res. 3, s. 83-89.
- SHIGO, A.L., 1986. A new tree biology. Shigo and Trees, Associates. Durham New Hampshire.
- SHIGO, A.L. in Marx H., 1977. Compartmentalization of decay in trees (CODIT). U.S. Dep. Agric. Inf. Bull. 405.
- SMITH, D.E., 1980. Abnormal wood formation following fall and spring injuries in black walnut. Wood Sci. 12(4), s. 243-251.
- SÜSS, H., 1967. Über die Langäderungen der Parenchymstänge, Holzfasern und Gefäßglieder von Laubböhlzern im Verlauf einer Zuwachperiode. Holz als Roh- und Werkstoff 25, s. 369-377.
- TIPPETT, J.T. / Shigo, A.L., 1981. Barrier zone formation: a mechanism of tree defense against vascular pathogens. IAWA Bull. 2(4), s. 163-168.
- TORELLI, N. / Oven, P. / Zupančič, M., 1990. Nastanek in značilnosti barierna cone ter lesa nastalega po ranitvi. Zbornik gozdarstva in lesarstva 36, s. 3-16.

- TORELLI, N. / Zupančič, M. / Oven, P. / Čufar, K., 1990. Wall 4 ("barrier zone" CODIT) and xylem formed after wounding in silver fir (*Abies alba* Mill.), International Symposium Fundamantal Research of Wood, Warsaw, Proceedings, s. 22-25.
- TORELLI, N. / Križaj, B. / Oven, P., 1992. Barrier zone (CODIT) and wound-associated wood in beech (*Fagus sylvatica* L.), International Congress on Beech Pamplona, Proceedings, s. 279-285.
- ZIMMERMANN M.H. in Brown, C.L., 1971. Trees structure and function. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- ZIMMERMANN, M.H., 1983. Xylem Structure and the ascent of the sap. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York Tokyo.