

ZAKLJUČNO POROČILO
O REZULTATIH OPRAVLJENEGA RAZISKOVALNEGA DELA
NA PROJEKTU V OKVIRU CILJNEGA RAZISKOVALNEGA
PROGRAMA (CRP) »KONKURENČNOST SLOVENIJE 2006 – 2013«

I. Predstavitev osnovnih podatkov raziskovalnega projekta

1. Naziv težišča v okviru CRP:

Povezovanje ukrepov za doseganje trajnostnega razvoja

2. Šifra projekta:

V4-0349

3. Naslov projekta:

Vpliv staranja ter globokih in površinskih poškodb na drevju na kvaliteto lesa

REPUBLIKA SLOVENIJA
POSILEC JAVNE AGENCIJE ZA
JAVNA AGENCIJA ZA RAZISKOVALNO DELO
REPUBLIKE SLOVENIJE Ljubljana

Prejeto: 30-09-2008	Šifra zadeve: 63113-285/2008 La	Šifra projekta: V4-0349
		Vrednost:

3. Naslov projekta

3.1. Naslov projekta v slovenskem jeziku:

Vpliv staranja ter globokih in površinskih poškodb na drevju na kvaliteto lesa

3.2. Naslov projekta v angleškem jeziku:

Influence of senescence and deep and surface wounds on wood quality

4. Ključne besede projekta

4.1. Ključne besede projekta v slovenskem jeziku:

Starost drevesa, globinske poškodbe, površinske poškodbe, kvaliteta lesa, obhodnja, bukev, smreka, jelka

4.2. Ključne besede projekta v angleškem jeziku:

Tree ageing, deep wounds, surface wounds, wood quality, turn-over time, erupean beech, silver fir, norway spruce

5. Naziv nosilne raziskovalne organizacije:

Gozdarski inštitut Slovenije

5.1. Seznam sodelujočih raziskovalnih organizacij (RO):

Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo

6. Sofinancer/sofinancerji:

MKGP - Ministrstvo za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano

7. Šifra ter ime in priimek vodje projekta:

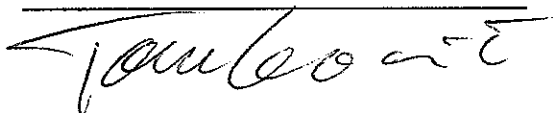
11595

Dr. Tomislav Levanič

Datum: 26. september

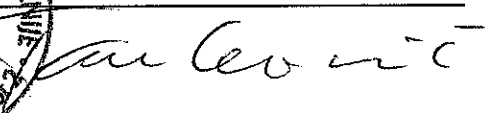
Podpis vodje projekta:

doc.dr. Tomislav Levanič



Podpis in žig izvajalca:

doc.dr. Tomislav Levanič v.d. dir.



II. Vsebinska struktura zaključnega poročila o rezultatih raziskovalnega projekta v okviru CRP

1. Cilji projekta:

1.1. Ali so bili cilji projekta doseženi?

- a) v celoti
 b) delno
 c) ne

Če b) in c), je potrebna utemeljitev.

x

1.2. Ali so se cilji projekta med raziskavo spremenili?

- a) da
 b) ne

Če so se, je potrebna utemeljitev:

Zaradi povečanega obsega dela na meritvah in analizah pri jelki ter analizah pojavnosti rdečega srca v odvisnosti od znakov dreves je določanje sortimentacije na konkretnih sečiščih izostalo. Zadnji rezultati raziskav nakazujejo, da sortimentacija pomeni samo hipotetično doseženo kakovost – bolj pomembne so zakonitosti trga in zahteve posameznih vrst predelav lesa po kakovosti. Zaradi tega smo nekoliko redefinirali delo na segmentu določanja sortimentacije. Dodaten razlog za spremembe v sklopu določanja sortimentacije je tudi izredno povečan obseg dela zaradi predsedovanja Slovenije in sodelovanja pri vodenju ekspertne skupine EU za področje Rabe tal, sprememb rabe tal in gozdarstev (EG LULUCF), zaradi česar nekatere naloge niso bile v celoti realizirane.

Ostale aktivnosti so potekale po planu.

2. Vsebinsko poročilo o realizaciji predloženega programa dela¹:

Naloga obravnava drevo kot starajoč se organizem, ki je v svojem dolgem življenju podvržen poškodovanjem in degradaciji kvalitete lesa z naslednjimi cilji:

1. Staranje splošno; pregled ontogenetskih, senescenčnih in starostnih sprememb s poudarkom na dosedanjih raziskavah
2. Reakcija dreves na poškodbe – obrambne strategije
3. Centripetalno upadanje vitalnosti parenhimskih celic pri vrstah, ki ojedrijo in vrstah, ki ne ojedrijo, s konfokalno mikroskopijo
4. Odvisnost obsega dehidracije in diskoloracije od starosti, dimenzij pri vrstah, ki ne ojedrijo na primeru jelše in bukve
5. Karakterizacija starostnih sprememb pri bukvi, smreki in jelki

Izvleček rezultatov

Podan je pregled ontogenetskih, senescenčnih in starostnih sprememb v drevesih. Opisan je njihov možni vpliv na lesne lastnosti in kvaliteto lesa s poudarkom na odzivu drevesa na površinske in globoke rane.

Nastanek drevesa kot »odprtega« sistema je rezultat usklajenega delovanja apikalnih in lateralnih meristemov. V primerjavi s celotno življensko dobo drevesa, so živa tkiva in organi razmeroma kratkoživi in podvrženi razmeroma hitri senescenci in periodični obnovi. Eliminacija senescentnih tkiv in organov je v vlogi vzdrževanja homeostaze znotraj drevesa, ki vzdržuje ravnovesje med poganjki, koreninami in beljavo. Poteka na dva načina: (a) z abscisijo v jasno identificiranih regijah, abscisijskih conah (npr. listi, skorja, veje, korenine, trihomi) ali (b) v dinamičnem procesu ojedritve ali dehidracije debelne sredice brez pojava abscisijskih con. Senescenca in smrt, ki ju spremlja recikliranje hranil, sta pomembni za splošno ekonomijo drevesa.

Detajlno je opisana obrambna strategija skorje, kambija in lesa. Prikazan je oris odziva drevesa na površinske in globoke poškodbe in vloga parenhima v procesu. Najbolj odzivne so periferne celice, ki se po odstranitvi skorje odzovejo z nastankom zaščitnega lesa. Kompartimentalizacija globokih poškodb (vrtanje, odlomi starejših vej), je problematična. Razvoj globokih poškodb pri naših najvažnejših vrstah je kritičen (a) zaradi ojedritve z malo toksičnih jedrovinskih snovi (smreka, jelka) ali (b) zaradi dehidracije in odsotnosti ojedritvenih toksičnih jedrovinskih snovi (bukev).

Opisana je odvisnost fiziološke dehidracije in diskoloracije od starosti in dimenzij pri vrstah, ki ne ojedrijo primerjalno na primeru črne jelše in bukve. Na podlagi citoloških kriterijev določenih s konfokalno mikroskopijo je za več vrst opisan centripetalno padanje vitalnosti parenhimskih celic. Povzetek starostnih sprememb za bukev, smreko in jelko in njihov vpliv na kvaliteto lesa.

V prilogi je osnutek monografije, ki bo izdana pri Gozdarski založbi "Silva slovenica".

¹ Potrebno je napisati vsebinsko raziskovalno poročilo, kjer mora biti na kratko predstavljen program dela z raziskovalno hipotezo in metodološko-teoretičen opis raziskovanja pri njenem preverjanju ali zavračanju vključno s pridobljenimi rezultati projekta.

3. Izkoriščanje dobljenih rezultatov:

3.1. Kakšen je potencialni pomen² rezultatov vašega raziskovalnega projekta za:

- a) odkritje novih znanstvenih spoznanj;
- b) izpopolnitev oziroma razširitev metodološkega instrumentarija;
- c) razvoj svojega temeljnega raziskovanja;
- d) razvoj drugih temeljnih znanosti;
- e) razvoj novih tehnologij in drugih razvojnih raziskav.

3.2. Označite s katerimi družbeno-ekonomskimi cilji (po metodologiji OECD-ja) sovpadajo rezultati vašega raziskovalnega projekta:

- a) razvoj kmetijstva, gozdarstva in ribolova - Vključuje RR, ki je v osnovi namenjen razvoju in podpori teh dejavnosti;
- b) pospeševanje industrijskega razvoja - vključuje RR, ki v osnovi podpira razvoj industrije, vključno s proizvodnjo, gradbeništvom, prodajo na debelo in drobno, restavracijami in hoteli, bančništvom, zavarovalnicami in drugimi gospodarskimi dejavnostmi;
- c) proizvodnja in racionalna izraba energije - vključuje RR-dejavnosti, ki so v funkciji dobave, proizvodnje, hranjenja in distribucije vseh oblik energije. V to skupino je treba vključiti tudi RR vodnih virov in nuklearne energije;
- d) razvoj infrastrukture - Ta skupina vključuje dve podskupini:
 - transport in telekomunikacije - Vključen je RR, ki je usmerjen v izboljšavo in povečanje varnosti prometnih sistemov, vključno z varnostjo v prometu;
 - prostorsko planiranje mest in podeželja - Vključen je RR, ki se nanaša na skupno načrtovanje mest in podeželja, boljše pogoje bivanja in izboljšave v okolju;
- e) nadzor in skrb za okolje - Vključuje RR, ki je usmerjen v ohranjanje fizičnega okolja. Zajema onesnaževanje zraka, voda, zemlje in spodnjih slojev, onesnaženje zaradi hrupa, odlaganja trdnih odpadkov in sevanja. Razdeljen je v dve skupini:
- f) zdravstveno varstvo (z izjemo onesnaževanja) - Vključuje RR - programe, ki so usmerjeni v varstvo in izboljšanje človekovega zdravja;
- g) družbeni razvoj in storitve - Vključuje RR, ki se nanaša na družbene in kulturne probleme;
- h) splošni napredek znanja - Ta skupina zajema RR, ki prispeva k splošnemu napredku znanja in ga ne moremo pripisati določenim ciljem;
- i) obramba - Vključuje RR, ki se v osnovi izvaja v vojaške namene, ne glede na njegovo vsebino, ali na možnost posredne civilne uporabe. Vključuje tudi varstvo (obrambo) pred naravnimi nesrečami.

² Označite lahko več odgovorov.

3.3. Kateri so **neposredni rezultati** vašega raziskovalnega projekta glede na zgoraj označen potencialni pomen in razvojne cilje?

Neposredne ugotovitve projekta so:

- 1.) kako starost drevesa vpliva na razvoj in obseg kvalitete lesa v drevesu,
- 2.) kakšna je vloga eliminacija senescentnih tkiv in organov pri vzdrževanja homeostaze znotraj drevesa, med poganjki, koreninami in beljavo.
- 3.) kako senescenca in smrt, ki ju spremlja recikliranje hranil vplivata na splošno ekonomijo drevesa.
- 4.) kakšne so obrambne strategije skorje, kambija in lesa s prikazom odziva drevesa na površinske in globoke poškodbe ter vlogo parenhima v tem procesu.
- 5.) ugotovljali smo tudi kako poteka kompartmentalizacija globokih poškodb (vrtanje, odlomi starejših vej) pri naših najpomembnejših drevesnih vrstah, ki so zelo problematične za razvoj formiranje kvalitetnega lesa je problematična.
- 6.) Opisali smo odvisnost fiziološke dehidracije in diskoloracije od starosti in dimenzij pri vrstah, ki ne ojedrjo primerjalno na primeru črne jelše in bukve.

3.4. Kakšni so lahko **dolgoročni rezultati** vašega raziskovalnega projekta glede na zgoraj označen potencialni pomen in razvojne cilje?

Na osnovi spoznanj bomo definirali obhodnjo za naše najpomembnejše drevesne vrste in oblikovali dolgoročne smernice za gospodarjenje in gojitvene ukrepe v slovenskih gozdovih z namenom pridobivanja kvalitetne in dimenzijsko ustrezne lesne surovine, ki ustreza zahtevam slovenske lesno-predelovalne industrije.

3.5. Kje obstaja verjetnost, da bodo vaša znanstvena spoznanja deležna zaznavnega odziva?

- a) v domačih znanstvenih krogih;
- b) v mednarodnih znanstvenih krogih;
- c) pri domačih uporabnikih;
- d) pri mednarodnih uporabnikih.

3.6. Kdo (poleg sofinancerjev) že izraža interes po vaših spoznanjih oziroma rezultatih?

Zavod za gozdove Slovenije (smernice za gozdnogojitvene načrte, smernice za oblikovanje dolgoročnih strategij gospodarjenja z gozdovi),
koncesionarji
Sklad kmetijskih zemljišč in gozdov (visokokvalitetna hlodovina pomeni večji prihodek za Slad,
Lesno-predelovalna industrija (kvalitetna vhodna surovina je granacija za kvalitetne, trajne izdelke iz masivnega lesa)

3.7. Število diplomantov, magistrov in doktorjev, ki so zaključili študij z vključenostjo v raziskovalni projekt?

x

4. Sodelovanje z tujimi partnerji:

4.1. Navedite število in obliko formalnega raziskovalnega sodelovanja s tujimi raziskovalnimi inštitucijami.

x

4.2. Kakšni so rezultati tovrstnega sodelovanja?

x

5. Bibliografski rezultati³ :

Za vodjo projekta in ostale raziskovalce v projektni skupini priložite bibliografske izpise za obdobje zadnjih treh let iz COBISS-a) oz. za medicinske vede iz Inštituta za biomedicinsko informatiko. Na bibliografskih izpisih označite tista dela, ki so nastala v okviru pričujočega projekta.

³ Bibliografijo raziskovalcev si lahko natisnete sami iz spletne strani:<http://www.izum.si/>

6. Druge reference⁴ vodje projekta in ostalih raziskovalcev, ki izhajajo iz raziskovalnega projekta:

Monografija v pripravi - glej prilogo.

⁴ Navedite tudi druge raziskovalne rezultate iz obdobja financiranja vašega projekta, ki niso zajeti v bibliografske izpise, zlasti pa tiste, ki se nanašajo na prenos znanja in tehnologije. Navedite tudi podatke o vseh javnih in drugih predstavitev projekta in njegovih rezultatov vključno s predstavitvami, ki so bile organizirane izključno za naročnika/naročnike projekta.

Vpliv staranja ter globokih in površinskih poškodb na drevju na kvaliteto lesa
Influence of aging and deep and shallow/superficial injuries on wood quality

Senectus insanabilis morbus est (Starost je neozdravljiva bolezen.)

(L. Annaeus Seneca, *Epistulae* 108, 28)

Izvleček

Podan je pregled ontogenetskih, senescenčnih in starostnih sprememb v drevesih. Opisan je njihov možni vpliv na lesne lastnosti in kvaliteto lesa s poudarkom na odzivu drevesa na površinske in globoke rane.

Nastanek drevesa kot »odprtega« sistema je rezultat usklajenega delovanja apikalnih in lateralnih meristemov. V primerjavi s celotno življenjsko dobo drevesa, so živa tkiva in organi razmeroma kratkoživi in podvrženi razmeroma hitri senescenci in periodični obnovi. Eliminacija senescentnih tkiv in organov je v vlogi vzdrževanja homeostaze znotraj drevesa, ki vzdržuje ravnovesje med poganjki, koreninami in beljavo. Poteka na dva načina: (a) z abscisijo v jasno identificiranih regijah, abscisijskih conah (npr. listi, skorja, veje, korenine, trihomi) ali (b) v dinamičnem procesu ojedritve ali dehidracije debelne sredice brez pojava abscisijskih con. Senescenca in smrt, ki ju spremlja recikliranje hranil, sta pomembni za splošno ekonomijo drevesa.

Detajlno je opisana obrambna strategija skorje, kambija in lesa. Prikazan je oris odziva drevesa na površinske in globoke poškodbe in vloga parenhima v procesu. Najbolj odzivne so periferne celice, ki se po odstranitvi skorje odzovejo z nastankom zaščitnega lesa. Kompartimentalizacija globokih poškodb (vrtanje, odlomi starejših vej), je problematična. Razvoj globokih poškodb pri naših najvažnejših vrstah je kritičen (a) zaradi ojedritve z malo toksičnih jedrovinskih snovi (smreka, jelka) ali (b) zaradi dehidracije in odsotnosti ojedritvenih toksičnih jedrovinskih snovi (bukev).

Opisana je odvisnost fiziološke dehidracije in diskoloracije od starosti in dimenzij pri vrstah, ki ne ojedrijo primerjalno na primeru črne jelše in bukeve. Na podlagi citoloških kriterijev določenih s konfokalno mikroskopijo je za več vrst opisan centripetalno padanje vitalnosti parenhimskih celic. Povzetek starostnih sprememb za bukev, smreko in jelko in njihov vpliv na kvaliteto lesa.

Abstract

An overview of ontogenetic, senescence and aging alterations in trees is given. Their possible effect on wood properties and wood quality with emphasis on the response of living tree to superficial and deep wounds is described.

The formation of the tree as "open" system results from concerted activities of apical and lateral meristems during. Compared with the total lifespan of a tree, living tissues and organs are relatively short-lived and subjected to relatively fast senescence and periodical renewal. Elimination of senescent organs and tissues functions to maintain homeostasis within a tree, keeping shoots, roots and sapwood in balance. Removing of

senescent organs and tissues take place in two ways: (a) in readily identifiable regions, the abscission zones (eg. leaves, bark, branches, roots, trichomes) or in a dynamic proces of heartwood-formation and dehydration without abscission zones in the stem core. The senescence and death accompanied by nutrient recycling are important in the general economy of the tree.

A detailed explanation is presented of the defense strategy of bark, vascular cmbium and wood. An outline is given of the response of living tree to superficial and deep wounds and the role of the vitality of the parenchyma in the process. The most respondent is peripheral parenchyma which reacts with the formation of the protection wood. The compartmentalization of deep wounds (boring, branch stubs) in the stem core is problematic due to (a) weak heartwood-formation with small amount of toxic heartwood substances (spruce, silver fir) or (b) absenece of heartwood and dehydration (beech)

Dependance of the extent of the dehydration and subsequent discoloration on age and tree dimensions in non-hertwood-formeng species as illustrated by beech and red alder is described. Based on cytological criteria using confocal microscopy centripetal decrease in vitality of parenchyma cells is determined. Description of age changes in beech, spruce and silver fir and degrading effects of superficial and deep wounds on the wood quality.

Cilji

Naloga obravnava drevo kot starajoč se organizem, ki je v svojem dolgem življenju podvržen poškodovanjem in degradaciji kvalitete lesa z naslednjimi cilji:

1. Staranje splošno; pregled ontogenetskih, senescenčnih in starostnih sprememb s poudarkom na dosedanjih raziskavah
2. Reakcija dreves na poškodbe – obrambne strategije
3. Centripetalno upadanje vitalnosti parenhimskih celic pri vrstah, ki ojedrijo in vrstah, ki ne ojedrijo, s konfokalno mikroskopijo
4. Odvisnost obsega dehidracije in diskoloracije od starosti, dimenzij pri vrstah, ki ne ojedrijo na primeru jelše in bukve
5. Karakterizacija starostnih sprememb pri bukvi, smreki in jelki

Vsebina:

1. Staranje rastlin - pregled ontogenetskih, senescenčnih in starostnih sprememb
 - 1.0 Uvod – splošno o staranju
 - 1.1 Razvojne/ontogenetske spremembe
 - 1.1.1 Transformacija primarne v sekundarno rast
 - 1.1.2 Juvenilni les
 - 1.1.3 Zavita/spiralna rast
 - 1.1.4 Rastne napetosti
 - 1.2 Senescenčne spremembe
 - 1.2.1 Diferenciacija in maturacija kambijevih derivatov
 - 1.2.2 Ojedritev in dehidracija
 - 1.2.3 Homeostaza

2. Reakcija dreves na poškodbe
 - 2.0 Splošno
 - 2.1 Strategija skorje
 - 2.2 Strategija lesa
 - 2.3. Strategija kambija
 - 2.4 Vpliv letnega časa
 - 2.5 CODIT danes

3. Centripetalno upadanje vitalnosti parenhimskih celic pri vrstah, ki ojedrijo in vrstah, ki ne ojedrijo, s konfokalno mikroskopijo

4. Odvisnost obsega dehidracije in diskoloracije od starosti, dimenzij pri vrstah, ki ne ojedrijo na primeru jelše in bukve
 - 4.0 Splošno
 - 4.1 Bukev
 - 4.2 Jelša

5. Karakterizacija starostnih sprememb in poškodb pri bukvi, smreki in jelki
 - 5.1 Bukev

5.2 Jelka

5.3 Smreka

6. Povzetek

7. Literatura

1. STARANJE RASTLIN – PREGLED ONTOGENETSKIH, SENESCENČNIH IN STAROSTNIH SPREMEMB

1.0 Uvod – splošno o staranju (cf. Torelli 2004 a,b, 2006b)

Staranje ni univerzalen pojav. Ni trdnih dokazov za staranje prokariotov, pač pa so staranju podvrženi evkarionti (protisti, glive, rastline, živali). Zanje je značilen izjemno širok spekter življenjskih "stilov": od muh enodnevnice, ki živijo en sam dan do bora *Pinus longaeva* ki dočaka do 5000 let, in še bolj dolgoživih rastlinskih klonov.

Staranje je spreminjanje. V najširšem smislu lahko staranje označimo kot vsoto vseh sprememb, ki se zgodijo organizmu v času življenja. Takšna definicija seveda ne pove ničesar o značaju sprememb, niti ne omogoča razlikovati starostnih fenomenov od nestarostnih, kot so bolezni ali nesreče.

Comfort (1960) razume staranje (aging) kot "naraščajočo nagnjenost k smrti ali kot pešanje življenske moči z višajočo se kronološko starostjo ali po izteku življenskega cikla". Maynard Smith (1962, s. 115) definira staranje (aging) kot »proces, ki osebkem s časom napravlja bolj občutljive za različne intrinzične in ekstrinzične dejavnike, ki utegnejo povzročiti smrt«. Frolkis (1982, s. 4) 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, s. 2) 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.

Dolgo časa je veljalo, da ti kriteriji ustrezno definirajo starostne (aging) procese in da jih je mogoče operativno ločiti od nestarostnih fenomenov, kot so bolezni in poškodbe. Danes postaja jasno, da je prav »koncept univerzalnosti Ahilova peta definicije... in »da je zaradi velike individualne variabilnosti staranja nemogoče govoriti o univerzalnih ali celi rstnih starostnih procesih. Kljub temu je Strehlerjev koncept o škodljivosti, progresivnosti in intrinzičnosti uporaben še danes« (cf. Arking 1998, s.10).

Kasneje je Masoro (1995, s. 3) 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. Vloga časa pri staranju je vsekakor vredna razmisleka, vendar postaja očitno, da so fiziološki biomarkerji bolj uporaben indeks

staranja kot kriterij minevanja časa. Finch (1991, s. 5) opozarja, da se izraz »staranje« (aging) široko uporablja za opisovanje množice časovnih sprememb, ki so jim podvržene biološke enote od molekul do ekosistemov. Biološki čas se meri z z medsebojno povezanimi kaskadami specifičnih fizikalnih in kemičnih dogodkov. Fundamentalne enote biološke »ure« so ntranskripcijski cikli (Arking 1998, s.11) . Iz vsakdanjega življenja vemo, da enako stari ljudje utegnejo izkazovati zelo različno fiziološko starost. Pomeni, da ne uporabljamo koledarja za merilo staranja, pač pa pomembne fiziološke spremenljivke.

Finch (1991) je šel tako daleč, da je zavgel pojem »staranje« (»aging«) zaradi njegove nedopustne (»illicit«) povezave z idejo časa kot neodvisne spremenljivke. Uporablja izključno terminus »senescenca«, ki jo definira kot starostne (age-related) spremembe v organizmu, ki škodljivo prizadevajo njegovo vitalnost in funkcijo, in kar je še pomembnejše, povečujejo hitrost mortalitete kot funkcijo časa, pri čemer senilnost predstava končno fazo senescence, ko se verjetnost (friziko) približuje vrednosti 100%.«

Tukaj se kaže podobnost z Masorov definicijo. Dasi se izraza »senescenca« in »staranje« uporabljata enakovredno oz. alternativno, Lamb (1977, s. 2) predlaga, da se izraza »senescenca« in »senescenten« pri živalih rezervirata za primere, »ko govorimo o spremembah, ki se zgodijo med periodo očitnega funkcijskega pešanja v kasnejših letih življenjskega obdobja«. Tudi Strehler (1982) je definiral »senescenco« kot 2spremembe, ki se nasplošno zgodijo v postreprodukcijskem obdobju zaradi zmanjšane preživetvene kapacitete individualnega organizma«. Senescentne spremembe so potemtakem tiste, ki se očitno dogodijo v poznem življenjskem obdobju.

V tej miselni zvezi se zdi zelo pomembno, da Kohn (1978), loči med razvojnimi in starostnimi spremembami: »po teleoloških kriterijih razvoj interpretiramo kot zgodnje procese, ki krepijo funkcijsko sposobnost sistema, medtem, ko se staranje sestoji iz kasnejših procesov, ki zmanjšujejo sposobnost delovanja, ali pa nanj nimajo vpliva".

Arking (1998, s. 12) povzema, da se izraza "staranje" in "senescenca" v dokajšnji meri prekrivata in da se razlikujeta "bolj v poudarkih kot v osnovah". Zaključuje, da

1. vseh časovnih sprememb ni mogoče avtomatsko imeti za fundamentalne starostne spremembe; čas mora biti odvisna spremenljivka;
2. se starostne spremembe navadno manifestirajo na začetku reprodukcijske zrelosti, dasiravno se utegne njihova geneza odvijati že prej;
3. so starostne spremembe škodljive, progresivne in kumulativne; smrt organizma predstavlja zaključek staranja;sta staranje in senescenca fundamentalni in "intrinzični" lastnosti večine živih organizmov.

V zaključki Arking definira staranje (aging) kot časovno neodvisen niz kumulativnih, progresivnih, intrinzičnih in škodljivih sprememb, ki se začno manifestirati ob reprodukcijski zrelosti in ki slednjič kulminirajo v smrti (angl. mnemotehnični akronim CPID: Cumulative, Progressive, Intrinsic, Deleterious).

Glede staranja oz. senescence obstajajo med živalmi in rastlinami razlike, tako kot tudi trdne podobnosti. Pri obojih obstaja zveza med reprodukcijo in senescenco. Fazni razvoj rastlin oz. drevesa poteka v bistvu, podobno kot pri živalih v enakem zaporedju: embrionalna rast, juvenilnost, adolescenca in zrelost, ki ji sledita senescenca in smrt. Zaradi dolgega življenjskega cikla so te faze oz. spremembe pri lesnih rastlinah često močno izražene (Zimmermann in Brown 1971) in olajšujejo razlikovanje med staranjem in senescenco, še posebej z vidika značaja dejavnikov, ki ju "ženejo"(endogeni, eksogeni). Senescenca je aktiven degenerativni proces, ki vodi v smrt in je notranje nadzorovan.

Označuje konec razvojne sekvence in ni striktno odvisen od časa oz. kronološke starosti, dasravno lahko napreduje s časom. Staranje je pasivno in pod vplivom predvsem zunanjih dejavnikov. Utegne biti izrazito odvisno od časa. (Nooden in Thompson 1985, Nooden 1988a,b).

Rastline izkazujejo različne tipe senescence, pri čemer sta senescenca in programirana smrt celic bistvena aspekta razvoja rastline (cf. Taiz in Zeiger 1998, s. 476-479). Številne enoletnice, vključno poglavitne poljščine (pšenica, koruza, soja), nenadoma orumene in po fruktifikaciji odmro. Pojasnimo, enoletnice in dvoletnice so monokarpne rastline (gr. *karpós* "plod", "seme", gr. *mónos* "edini", "en", tj., ki imajo plod enkrat, oz. semenijo le enkrat). Edini reprodukcijski fazi hitro sledi smrt (monokarpna senescenca). Reprodukcijska in smrt sta pri teh rastlinah tesno povezani. Tudi veliko trajnic je monokarpnih. Najbolj spektakularni primeri so do 10 m visoka bromelijevka *Puya*, agave ("stoletne" rastline), palma *Corypha umbraculifera*) in nekateri bambusi, ki rastejo v višino tudi desetletja, nakar vzcvetijo, semenijo in hitro odmro.

Polikarpne rastline (gr. *polís* "večkrat", tj., "ki imajo plod večkrat") so trajnice z več reprodukcijskimi fazami (polikarpna senescenca). Njihovo staranje poteka mnogo počasneje kot pri monokarpnih rastlinah. V reprodukcijske strukture investirajo le manjši del asimilatov. Vzrokov starostnega pešanja ne poznamo dobro (Nooden 1988a,b). Čeprav imajo meristemi v izoliranem stanju vsaj teoretično možnost neomejene rasti, v naravnih pogojih propadejo skupaj z organizmom, katerega sestavni del so (Wangermann 1965, Harper 1977). Klonska rast je drugačna. Tukaj si posamezni deli zagotovijo dovolj neodvisnosti, da rastejo še dolgo zatem, ko propade starševska struktura (Nooden 1988a,b). Dolgoživost nekaterih vrst, npr. bora *Pinus aristata* je neverjetna (do 5000 let) in je prav gotovo specifična vrste. Iglice zadrži tudi do 45 let!

Mnoge rastline se lahko zelo dolgo razmnožujejo vegetativno, to pa dokazuje, da prehod prek spolne obnove ni potreben (Nooden 1988a,b). 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. Razlikovanje je povsem filozofsko. Tako naj bi bili koreninski popki pri *Populus tremuloides* stari morda 10 000 let, obroč kreozotnega grma (*Larrea divaricata*) 12 000 let, rizom (korenika) ameriške borovnice (*Guylussacia brachycerium*) 13 000 let in tasmanska kraljeva bodika (*Lomatia tasmanica*) celo 43 000 let. Prav poseben primer je l. 1994 odkrita volemija ("Wollemi pine", *Wollemia nobilis* Jones, Hill & Allen, Araucariaceae), živi fosil iz jure in krede. Na strogo varovani lokaciji v Wollemi National Park, 200 km severozahodno od Sidneyja, je 39 odraslih rastlin in okoli 200 klic. Vzorci DNK iz več dreves niso pokazali nikakršne variacije. Najverjetneje je celotna populacija volemij klonska. O izjemni starosti lahko le ugibamo. Koradni greben predstavlja živalsko analogijo klonskim rastlinam. Žal moramo priznati, da mehanizmov staranja in senescence v polikarpnih rastlinah ne razumemo dobro.

Življenska doba utegne biti genetsko determinirana, vendar na dolgoživost pomembno vpliva tudi s starostjo naraščajoča ranljivost. (Nooden 1988a,b). 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. "Methuselah" z White Mountains (Kalifornija) je danes star 4770 let. Poleg vrojene dolgoživosti odločilno prispeva k neverjetni starosti skromna rast (višina do 10 m, letni debelinski prirastek le 1/20 mm = 50 µm). To je rezultat izjemno skromnih rastiščnih prilik: pusta kamnita tla visoko v gorah (nad 3000 m) z izjemno kratkim rastnim 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 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*. *Pinus longaeva* uči, da je mogoče izjemno starost in zdravje doseči z varčnostjo in nenehnim obnavljanjem organov in prevodnih tkiv. (Tega človek zaradi povsem drugačnega ustroja ne zmore).

Zelo odmevna in pomembna 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 signifikantnih razlik v premeru traheid in več drugih parametrov ksilemskih in floemskih elementov, ki so odraz kambijeve funkcije. Tudi niso našli dokazov za starostno 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)!

Bistvena posebnost drevesa v primerjavi z živalmi je v tem, da drevo predstavlja "odprt" generirajoč sistem in, da se delež živih tkiv sčasoma zmanjšuje. Odrasle živali imajo le malo tkiv, ki se lahko delijo. Še več, pri višje organiziranih živalih regeneracija organov ali delov telesa ni mogoča. Zato predstavlja živalski organizem "zaprt" sistem. Drevo s sistemom apikalnih in lateralnih meristemov periodično obnavlja vse organe in tkiva: liste, koreninski sistem in povezujoča vaskularna tkiva. Višje rastline so zaradi majhne specializiranosti bolj plastične in imajo veliko sposobnost regeneracije. Če naj bi meristemska aktivnost sčasoma slabela, potem bi se utegnila rastlina v visoki starosti spremeniti v "zaprt" sistem (Passecker 1962).

Po definiciji *senescenca* ni odvisna od časa, pa čeprav utegne napredovati s časom (Noodén in Thompson 1985) 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 (parenhim beljave - ojedritev), 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 in je genetsko programiran proces. 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.

Senescenco sprožijo različni dejavniki in so lahko notranji, kot pri monokarpni senescenci, ali zunanji, kot je npr. dolživa dneva in temperatura pri jesenski senescenci listov pri listopadnem drevju. Ne glede na začetni oz. sprožilni stimulus, utegnejo imeti različni senescenčni vzorci skupen notranji program s katerim regulatorni senescenčni geni sprožijo kaskado sekundarne genske ekspresije, ki slednjič povzročijo senescenco in smrt (Taiz in Zeiger 1998, s. 477). Med take stimule sodi dehidracija (Torelli XXXX)

Zadnja stopnja senescence je abscisija. Addicott (1991) je naštel kar 28 vrst abscisij, med njimi skorjo, veje in liste, »pozabil« pa je debelno sredico! Zelo pomembno je, da

abscisija kot zaključek senescence v funkciji vzdrževanja homeostaze, t.j. vzdrževanja ravnovesja med živimi tkivi v drevesu (glej dalje!).

Pri listu npr., kjer je proces senescence dobro raziskan, so kloroplasti prvi organeli, ki degenerirajo. Spremlja jih destrukcija tilakoidnih beljakovinskih komponent in stromskih encimov. Po drugi strani pa ostanejo jedra strukturno in funkcionalno dlje časa nedotaknjena. V senescirajočih se tkivih potekajo katabolni procesi, ki zahtevajo *de novo* sintezo številnih hidrolitskih encimov, kot so proteaze, nukleaze, lipaze in encimi, ki razgrajujejo klorofil. Sinteza teh senescenčno-specifičnih encimov vključuje aktiviranje specifičnih genov. Senescenco nadzorujejo hormoni (prim. Taiz in Zeiger 1998).

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 črpalopotrebna 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 listja 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 senescirajočih 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 (*Eucalyptus 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 monokarjni 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).

Za razliko od senescence obsega staranje širok spekter pasivnih ali nereguliranih degenerativnih procesov, ki jih sprožajo predvsem zunanji dejavniki, tj. vsakršna poškodovanja in škodljivi vplivi ("wear and tear"), ki se kopičijo s časom. Za razliko od senescence, ki je končna faza nekega razvoja, staranje ni razvojni proces. Staranje samo po sebi nujno ne povzroči smrti, zmanjšuje pa odpornost do stresa in tudi sicer povečuje verjetnost smrti (Nooden 1988a).

Staranje je mnogo bolj postopen proces, v katerem se poškodbe, ki jih povzročijo zunanji dejavniki, kopičijo s časom, dokler organizem ne odmre. Splošno znan "čist" primer staranja so semena, ki različno dolgo ohranijo kaljivost. Morda se starajo tudi meristemi, vendar če se, se starajo oz. spreminjajo zelo počasi. Njim lahko pripišemo spektakularno starost nekaterih dreves, vendar ne bi bilo korektno, če bi zaslugo za to pripisali le meristemom. (Nooden in Thompson 1985). K starostnim spremembam bi lahko prišteli še otiljenje trahej pri listavcih, kjer so udeležene žive parenhimske celice in pasivno aspiracijo obokanih pikenj zaradi dehidracije pri iglavcih. V kolikor pa interpretiramo otiljenje in aspiracijo kot del ojedritve in ne zgolj posledica dehidracije, bi ju lahko uvrstili med senescenčne pojave.

Tudi živa skorja je podvržena senescenci in abscisiji.

Staranje ni razvojni proces in ga pospešujejo predvsem zunanji dejavniki, npr. jonizirajoče žarčenje, aktivni joni in prosti radikali, ki se nahajajo v okolju. Posledica je upadanje fizioloških procesov, zlasti genetskih in membranskih funkcij. Ko smo že poudarili, je staranje pasiven proces, vendar so organizmi različno občutljivi na njegove dejavnike, kar utegne biti genetsko determinirano (Nooden 1988a,b). Organizem lahko degenerira, če propade njegova posamezna ključna sestavina, od katere so odvisne preostale. Prav gotovo je staranje posameznega organizma posledica kombinacije več procesov. Na proces staranja lahko vsaj delno vplivamo.

K staranju drevja prispevajo številni vzroki, npr.:

1. Splošno usihanje meristemske (delitvene) aktivnosti in obnove asimilacijskih organov. Pri tem še vedno ni jasno, ali se meristemi starajo ali postanejo manj aktivni preprosto zaradi drugih sprememb v (celotni) rastlini (Wangermann 1965). Vsekakor zanjšanje vegetativne rasti prispeva k pešanju celotne rastline. Kloni preživijo, ker lahko obnovijo ali nadomestijo posamezne dele, še posebej asimilacijske organe.

2. Prehranjevalni (nutricijski) problemi. Fotosintezna učinkovitost listja starejšega drevja je manjša. S starostjo se povečuje delež fotosintatov za respiracijo. 25-letna bukev uporabi za respiracijo 40% fotosintatov, 85-letna že 50% (Möller *et al.* 1954). V takšnih razmerah se povečuje "respiracijsko breme". To lahko povzroči propad nekaterih polikarpnih rastlin.

3. Razmerje med aktivnim vaskularnim tkivom in fotosinteznim tkivom v listih starejših rastlin se zmanjšuje (Crocker iz Nooden 1988a)

4. Pojav napredujoče kavitacije in embolije v trahearnih elementih ksilema. Pri višji starosti, ko prirastek usiha ali celo izostane (na bazi drevesa!), je disfunkcija obstoječega ksilema večja od njegove obnove. To otežuje transport mineralnih hranil, cikotininov in drugih koreninskih metabolitov v poganjke.

5. Transportne razdalje se z rastjo povečujejo, kar dodatno otežuje pretok v beljavi.

6. Povečano število popkov povečuje njihovo medsebojno kompeticijo.

7. Slabljenje energijsko potratne kompartmentalizacije kot obrambnega mehanizma pred kolonizacijo mikroorganizmov.

8. Pojav odlomljenih vej. Če ni prišlo do "naravnega" odloma s predhodnim nastankom zaščitne cone (listavci) oz. intenzivnega zasmoljenja na bazi vej (iglavci), predstavljajo odlomljene veje "odprta vrata" za okužbo lesa in mehansko slabitev drevesa.

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, s. 23).

1.1 Razvojne/ontogenetske spremembe

V najsplošnejšem pomenu predstavlja ontogenija/ontogeneza razvoj individuuma od oploditve jajčeca do zrelosti. Rast in diferenciacija med ontogeijo je koordinirana in regulirana tako, da rastlina zavzame določeno obliko; z drugimi besedami, razvijajoča se rastlina izkazuje fenomen morfogeneze. Izraz morfogeneza lahko uporabljamo ne le za razvoj zunanje oblike, temveč tudi za razvoj notranje organizacije. Morfogeneza poteka na več nivojih in lahko govorimo o morfogenezi posameznih organov, tkiv, celic ali celo celičnih sestavin« (Esau 1965, s.81).

Kohn (1978), loči med razvojnimi in starostnimi spremembami: »po teleoloških kriterijih razvoj interpretiramo kot zgodnje procese, ki krepijo funkcijsko sposobnost sistema, medtem, ko se staranje sestoji iz kasnejših procesov, ki zmanjšujejo sposobnost delovanja, ali pa nanj nimajo vpliva».

Nekateri štejejo k ontogenetskimi spremembam tudi senescenco. Prav tako nekateri ne ločijo med senescenco in staranjem. Tako

Arking (1998, s. 12) povzema, da se izraza "staranje" in "senescenca" v dokajšnji meri prekrivata in da se razlikujeta "bolj v poudarkih kot v osnovah". V pričujoči nalogi ločimo med ontogenetskimi, senescenčnimi in pasivnimi starostni spremembami.

1.1.1 Transformacija primarne v sekundarno rast

Sekundarna rast je rezultat aktivnosti lateralnih meristemov: vaskularnega kambija in felogena. Sekundarni ksilem (»les«) je centripetalni derivat vaskularnega kambija. Za transformacijo primarne rasti v sekundarno je bistven anstane vaskularnega kambija. Prokambij primarnega rastlinskega telesa in vaskularni kambij predstavljata razvojni stopnji istega meristema. Prokambij se diferencira znotraj *preostalega meristema*. (angl. *residual meristem*, nem. *Restmeristem*). Celice lokaliziranih regij se delijo vzporedno z oslo apeksa in postopoma oblikujejo pramene ozkih, podaljšanih prokambijevih celic. Na splošno se prokambijevi prameni (»listne sledi«) razvijejo v povezavi z listnimi primordiji, vendar njihov razvoj ni povsem odvisen od predhodno nastalih lisnih primordijev. V preostalem meristemu zgornjih nodijev je le nekaj prokambijevih pramenov. Z nastankov novih in novih primordijev, je prokambijevih pramenov vse več. Ko se izoblikujejo vse »liste sledi«, ki so značilne za določen nivo, se preostali meristem diferencira v *interfascikularni meristem*. Če se vse prokambijeve celice diferencirajo v primarna vaskularna tkiva, vaskularni kambij ne nastane. Pri skoraj vseh dvokaličnicah in golosemenkah del prokambija po zaključku primarne rasti zadrži meristemski karakter in tako postane vaskularni kambij sekundarne rastlinskega telesa, itd. itd. (cf. univ. učbeniki, Torelli 1989, 2006a).

XX
XXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXXX SHEMA

Slika XXX.- Shema diferenciacije primarnih in sekundarnih tkiv pri iglavcih in lesnih dvokaličnicah na različnih nivojih pod apikalnim meristemom (1) promeristem; (2) listni primordij; (3) protoderm; (4) osnovni meristem; (5) prokambij; (6) epiderm; (7) korteks (primarna skorja), (8) prokambijski kolobar, (9) felogen (plutni kambij); (10) primarni floem; (11) sekundarni floem; (12) vaskularni kambij; (13) sekundarni ksilem (»les«); (14) primarni ksilem; (15) periderm; (16) stržen. Risba po Eamesu in MacDanielsu (1925), Brownu (1970) in Strasburgerju (1978).

1.1.2 Juvenilni – adultni les

Mladostni in zreli les predstavljata dve različni populaciji lesa v drevesu. (prim. npr. Torelli *et al.* 1998). Zreli les ima značilnosti »normalnega« lesa, medtem ko ima mladostni les kot rezultat delitvene aktivnosti mladega kambija in fiziološke bližine apikalnih in listnih meristemov (izdatna oskrbljenost z avksinom IAA!), krajša vlakna,

tanjše stene, abnormarno velik mikrofibrilarni kot in zaradi odsotnosti tipičnega kasnega lesa, nižjo gostoto. Posledica velikega mikrofibrilarnega kota je velik aksialni skrčček., ki lahko povzroča nezaželeno veženje lesa v procesu sušenja. Mladostni les -odvisno od vrste- v 5-20/35 letih postopoma preide v »normalni« zreli les. Zgradba in lastnosti lesa se v mladostnem obdobju hitro spreminjajo. Vlakna so vse daljša, dokler slednjič ne dosežejo »normalnih« dimenzij zrelega lesa, medtem, ko se mikrofibrilarni kot in posledično aksialni skrčček lesa zmanjšuje. Mladostnega lesa kot starostne kategorije, je najmanj pri tolerantnih (»sencovzdržnih«) vrstah s praviloma počasno rastjo v mladosti (npr. jelka, bukev), kjer zato predstavlja zanemarljiv del odraslega drevesa. Mnogo večji je delež mladostnega lesa pri heliofilnih (»svetloboljubnih«) vrstah (npr. topol, breza, bor) z intenzivno debelinsko (radialno) rastjo v mladosti! Poleg debelne sredice (»srce«, »srčevina«, angl. *core*, *pith wood*, nem. *Herz*, *Herzholz*) ima mladosten značaj tudi strukturno povsem identičen »krošnjev« les (angl. *crown-formed*, nem. *kronenbürtiges Holz*). (Opomba: v slovenščini izraz »srce« mnogokrat enačijo z *jedrovino* in *črnjavo* (npr. Brinar 1970) kar pa ni povsem točno. V najširšem pomenu besede predstavlja »srce« notranji del debla okrog stržena, ima pa tudi slabšalni pomen, če imamo v mislih njegove tehnološke hibe). Ranitveni les, ki nastane po ranitveni ima v pogledu dimenzij podobne lastnosti kot juvenilni les.

Poleg strukturno drugačnega juvenilnega lesa in rasti napetosti (glej dalje), juvenilna sredica praviloma vsebuje veliko reakcijskega lesa. Reakcijski les, kot aktivno usmerjevalno tkivo, z »abnormalno« strukturo, nastaja praviloma v fazi hitre višinske rasti v mladosti, ko so v borbi za svetlobo potrebne pogoste preusmeritve drevesne osi, zato ga je navadno največ v mladostnem lesu (razen v pobočjih in na robu sestojev pri drevju z izrazito asimetrično krošnjo, kjer nastaja tudi kasneje – včasih vse življenje drevesa). Reakcijski les se vselej nahaja na lokaciji debelne krivine; tukaj je deblo tudi ekscentrično! Zaradi sporadičnega pojava reakcijski les povečuje uporabnostno škodljivo nehomogenost lesa (prim. npr. Torelli 2002a).

Tudi grč je v sredici največ (glej dalje!). Če k temu prištejemo še izrazito nagnjenost sredice k razkroju po poškodbah korenin in pokanja zaradi rasti napetosti (glej dalje!) potem les v notranjosti debla tehnološko manj vreden del drevesa.

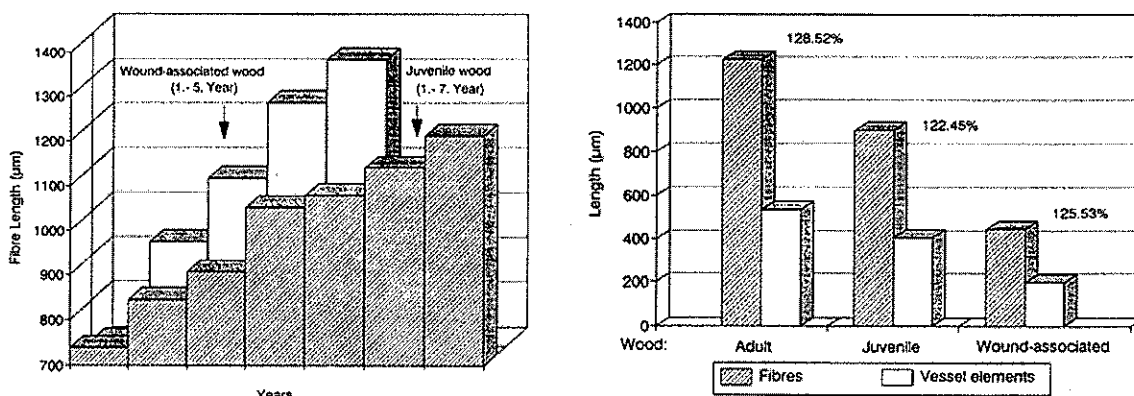


FIGURE 5 *Fagus sylvatica* L.: length of fibres and vessel elements in adult, juvenile and wound-initiated wood (Torelli 1994)

1.1.3 Zavita/spiralna rast (cf. npr. Panshin in de Zeeuw 1980 s.287, Gorišek in Torelli 1999)

S prehodom v zrelo obdobje sovpada tudi bolj ali manj izrazita in pravilna sprememba poteka oz. usmerjenost aksialnih elementov v lesu oz. »rasti« (angl. *grain*, nem. *Faserverlauf, Faserrichtung*). Ravna rast je prej izjema kot pravilo. Povsem ravna (vzporedna z drevesno osjo) je le v območju stržena, ki postane kasneje bolj ali manj značilno zavita (angl. *spiral grain*, nem. *Drehwuchs*). V zgodnji mladosti se začne pri iglavcih rast odklanjati v levo (S-heliks; smer rasti označuje srednji del črke S!). Po doseženem maksimalnem odklonu se začne rast pri iglavcih izravnovati. Sledi postopen zasuk v desno (Z-heliks). Pri listavcih je praviloma trend obraten: spočetka je rast odklonjena v desno (Z-heliks), ob koncu juvenilnega obdobja pa se začne rast odklanjati v levo (S-heliks). Svoj izvor ima »spiralna« rast v psevdotransverzalnih delitvah vretenastih (fuziformnih) kambijevih inicialk. Izrazita spiralna rast lahko povzroča močno veženje lesa v procesu sušenja, pa tudi težave pri obdelavi lesa (

Vzrok za odklon od navpičnice je v psevdotransverzalnih delitvah vretenastih inicialk. Po Bannanu (1966) na bi spiralno rast povzročile enako usmerjene ravnine, intruzivna rast novih fuziformnih inicialk in delno njihova eliminacija. Po Harrisu (1973) pa naj bi bila spiralna rast posledica neenake vršne rasti vretenastih inicialk. Spiralna rast ima očitno fiziološki pomen, saj omogoča povezavo vsake korenine z vsemi vejami krošnje, kar je z vidika preživetja vsekakor koristno. Bolj kompleksen je problem izmenične zavite rasti (angl. *interlocked grain*, nem. *Wechseldrwuchs*) pri tropskem drevju. »Rast« ob večjem naklonu močno vpliva na veženje lesa. Lowery in Erickson (1967)

Poročata da se levosučni drogovi iz lesa glavcev v spremenljivi vlažnosti mogo bolj vežijo kot drogovi, ki vsebjejo poleg levosušnega (mladostnega) lesa še adultnega desnosučnega, ki -kot v vezanem lesu- dimenzijsko stabilizira drog.



Slika XXX.- Bukev (*Fagus sylvatica*): začetna juvenilna desnosučnost v adultnem obdobju preide v levosučnost. (Orig.)

1.1.4 Rastne napetosti (cf. Torelli 1998a)

Rastne napetosti (angl. *growth/internal stresses*; nem. *Wuchsspannungen, innere Spannungen*) nastajajo v zadnji fazi diferenciacije vlaken v kambiji coni, kjer se vgrajujejo v les. Njihov izvor ni povsem jasen in ga skušajo pojasniti na več načinov: (a) ligninska nabrekovalna hipoteza, (b) hipoteza intruzivne rasti vlaken in vodnega stresa, (c) celulozna tenzijska hipoteza. Zaradi inkorporacije napetosti je periferija debla v vzdolžni smeri obremenjena na nateg in drebelna sredica na tlak. Aksialne tlačne napetosti v sredici se s starostjo kumulativno povečujejo in pri starem in debelem drevju povzročajo mehansko porušitev in nastanek »krhkega srca« (angl. *brittle heart*, nem. *Sprödkernigkeit, Spröfaserigkeit*). Tudi srčne razpoke (angl. *heart shakes, rift cracks*; nem. *Kernriß, Markriß*), ki nastanejo pri prežagovanju pri podiranju in razžagovanju debel so posledica sproščanja rastnih napetosti. Kolesivost (angl. *ring shake, cup shake, round shake*; nem. *Ringriß, Windriß*) je prav tako sindrom sproščanja radialnih nateznih rastnih napetosti in nastanek mehansko oslabljenih parenhimatiziranih bariernih con (stena 4CODIT) po površinskih poškodbah.

Tudi deformacije desak v obliki loka in korita so posledica sproščanja rastnih napetosti. Med domačimi vrstami ima največ rastnih napetosti bukev. Sprostimo jih lahko s parjenjem. (Za preprečevanje rastnih napetosti z gojitvenimi ukrepi glej reference v Torelli 1994).

1.2 Senescenčne spremembe

Po definiciji *senescenca* ni odvisna od časa, pa čeprav utegne napredovati s časom (Noodén in Thompson 1985) 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 (parenhim beljave - ojedritev), 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 in je genetsko programiran proces. 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.

1.2.1 Diferenciacija in maturacija kambijevih derivatov-ekstrakamijska/postkambijska rast (cf. npr. Torelli 1998b)

Kambijeva cona večjega drevesa utegne imeti tudi do 500 milijonov delečih se celic. V strogem pomenu besede predstavlja kambij le eno celico debelo plast vretenastih (fuziformnih) in trakovnih inicialk. Pas inicialk, materinskih celic in diferencirajočih se celic med sek. ksilemom ("les") in sek. floemom ("ličje") označujemo kot kambijevo cono oz.

kambij v širšem pomenu besede. Glede na sezonsko delitveno aktivnost je kambijeva cona najdebelejša v času najhitrejše rasti (več deset celic) in najtanjša v obdobju mirovanja (poleg inicialk le posamezne materinske celice in morda kakšna nediferencirana celica). V kambijevi coni potekajo trije tipi celičnih delitev: multiplikativne, aditivne in transformacijske. Z multiplikativnimi ali razmnoževalnimi nastajajo nove kambijeve inicialke, s katerimi kambij "drži korak" z večajočim se obsegom drevesa. V primitivnejšem kambiju z dolgimi fuziformnimi inicialkami so multiplikativne delitve psevdotransverzalne, pri naprednejših etažnih kambijih (robinija) s kratkimi inicialkami pa so te delitve radialne antikline. Aditivne, imenovane tudi proliferacijske delitve, so perikline, tj. usmerjene tangencialno longitudinalno. Z njimi nastajajo navznoter derivati sekundarnega ksilema ("lesa") in navzven derivati sek. floema (=ličja). S transformacijskimi delitvami nastajajo iz kambijevih vretenastih inicialk trakovne inicialke. Vretenaste inicialke rastejo v dolžino do določene maksimalne vrednosti. Hkrati se povečuje število trakovnih inicialk. Sledi še poskambijska ali ekstrakambijska rast ksilemskih celic in formiranje sekundarne stene, vključno z lignifikacijo. Končne dimenzije celic so odvisne od dolžine kambijeve inicialke, kot se je formirala v fazi intrakambijskih sprememb in od naknadne ekstrakambijske rasti. V tem procesu vlakna listavev rastejo v dolžino, tako da je lahko dolžina zrele celice nekajkrat večja od kambijeve inicialke (zlasti pri evolucijsko naprednih vrstah, npr. robinija). Trahejni členi ekstrakambijsko ne rastejo v dolžino, pač pa v širino, pri čemer lahko svoj premer povečajo tudi nekaj desetkrat glede na premer kambijeve inicialke (venčasto porodne vrste, npr. hrasti, brest, pravi kostanj). Med ekstrakambijsko rastjo vlaken in trahejnih členov nastajajo napetosti, ki pri listavcih reorientirajo prvotni radialni razpored derivatov iste kambijeve inicialke (ki je takoznačilen za tkivo iglavcev!). Dolžina pramenov aksialnega parenhima ostaja praktično enaka dolžini kambijevih inicialk in trahejnih členov. Bosshard 1965 je intra- in ekstrakambijske spremembe poimenoval "kvantitativno staranje", češ da ustrezajo Strehlerjevemu kriterijem. Menim, da gre za razvojne spremembe, ki jih ni mogoče interpretirati niti kot staranje niti kot senescenco, pač pa lahko kot tipično senescenco označimo izgubo protoplastov v trahejnih elementih po končani diferenciaciji. Ta proces Bosshard imenuje "kvalitativno staranje". Paradoksalno je, da lahko prevodne celice šele po svoji smrti, tj. prazne, prevzamejo funkcijo, ki jim je namenjena

1.2.2 Ojedritev in dehidracija debelne sredice (cf. Torelli 2003, 2004)

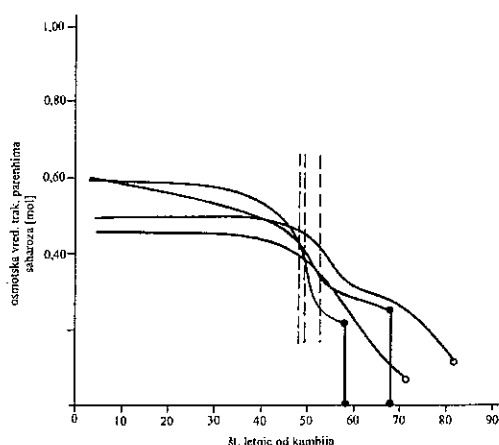
Diferenciacija in senescenca vlaken in trahejnih elementov v kambijevi coni traja le nekaj tednov, medtem ko parenhimske celice beljave živijo več let, pri čemer njihova vitalnost centripetalno počasneje ali hitreje upada. Pri vrstah, ki tvorijo jedrovino, se njihova aktivnost v *prehodni coni* (nekaj milimetrov široka cona najstarejše beljave) poveča. Pri vrstah, ki ne ojedrijo (npr. bukev, javor, topol, lipa, jelša) vitalnost parenhima počasi pada proti strženu. Močno jo pospeši predvsem dehidracija (vidna "sušina" ali "zrelina"). Senescenca beljave oz. njenega parenhima, se konča z ojedritvijo ali z nekrozo zaradi dehidracije. Oba procesa predstavljata specialni tip abscisije in sta v funkciji homeostaze (Torelli XXXXXX). Parenhimske celice aksialnega in radialnega sistema ostanejo žive toliko časa, dokler so del beljave (definicija za beljavo IAWA), oz. pri vrstah, ki ne ojedrijo, dokler ne odmro zaradi funkcionalne dehidracije (Torelli, neobj.). Transformacija beljave v jedrovino se pri nekaterih vrstah zgodi v nekaj letih (prim. širino beljave!). Pri vrstah, ki ne ojedrijo, vitalnost parenhimskih celic v centripetalni smeri pada le počasi in parenhim ostane živ tudi nekaj desetletij, nakar (domnevno) brez povečane aktivnosti zaradi dehidracije odmre (Nečesany 1966, 1968). Poseben primer je cer (*Quercus cerris*) s zelo široko beljavo in črnjavo, kjer lahko poškodba prekine počasno padanje vitalnosti parenhima in njegovo smrt na meji z.

Zelo verjetno ojedritev in odmrtnje parenhima zaradi dehidracije sproži homeostaza!!
Različna senescenčna vzorca utegneta imeti isti »notranji program!

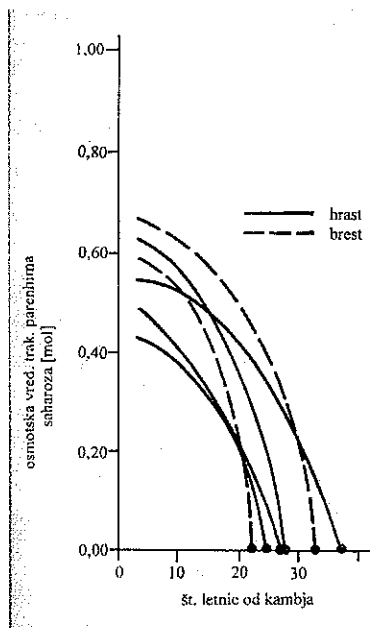
Frey-Wyssling in Bosshard (1959) sta zabeležila postopno upadanje aktivnosti parenhima v beljavi v centripetalni smeri. V prehodni coni preneha aerobna respiracija in v anaerobnih pogojih pride do hidrolize škroba in tvorbe jedrovinskih snovi. Fahn in Arnon (1962) sta pri tamariski (*Tamarix aphylla*) zabeležila progresivno izginevanje škroba, ki mu je sledila inaktivacija parenhima in slednjič disintegracija jeder. Nečasany (1966) je z določitvijo osmotske vrednosti po metodi mejne plazmolize ugotavljal značilno centripetalno zmanjševanje vitalnosti trakovnega parenhima pri vrstah s črnjavo in pri vrstah, ki ne ojedrijo brez diskoloracije in z diskoloracijo. diskoloracijo (SLIKE Nečasani:bukev, dob/vez, cer)

Z naraščajočo razdaljo od kambija se količina nestrukturnih založnih ogljikvih hidratov (glukoza, fruktoza, saharoza in škrob) zmanjšuje in v prehodni coni praktično izginejo (Magel et al. 1991, 1994, 1997). Jedrovina in diskoloriran les ne vsebujeta založnih ogljikovih hidratov (Bauch 1982). Nediskolorirana debla bukve, lipe in javorja imajo relativno velike količine ogljikovih hidratov tudi na večji razdalji od kambija (Dietrichs 1964, Rademacher 1986, Höll 1973, Magel 1997, SLIKA škrob)

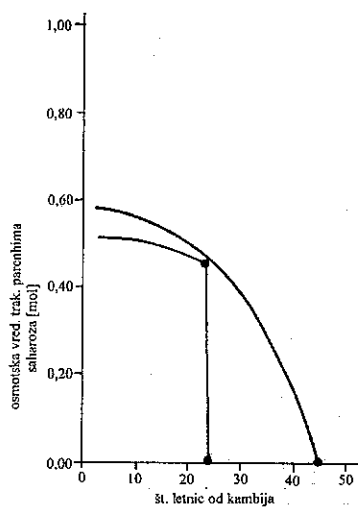
Kot že omenjeno se aktivnost parenhimskih celic v *prehodni coni* na meji s črnjavo močno poveča, ko iz škroba nastajajo "jedrovinske snovi" (prim. Taylor et al. 2002, Torelli 2003). Ker so jedrovinske snovi nizkomolekulske, prodrejo v mikroprostore celične stene in povečajo dimenzijsko stabilnost lesa, zaradi svoje toksičnosti pa tudi njegovo naravno trajnost. Ojedritev usmerjajo hormoni, ki sodelujejo pri razgradnji rezervnih snovi, pri biosintezi sekundarnih metabolitov in senescenci. Geni, ki kodirajo te encime, se inducirajo v *prehodni coni*. Čas ojedritve in s tem obseg jedrovine oz. črnjave (če je obarvana) je bolj ali manj pod genetskim nadzorom, očitno pa ga usmerja homeostaza.



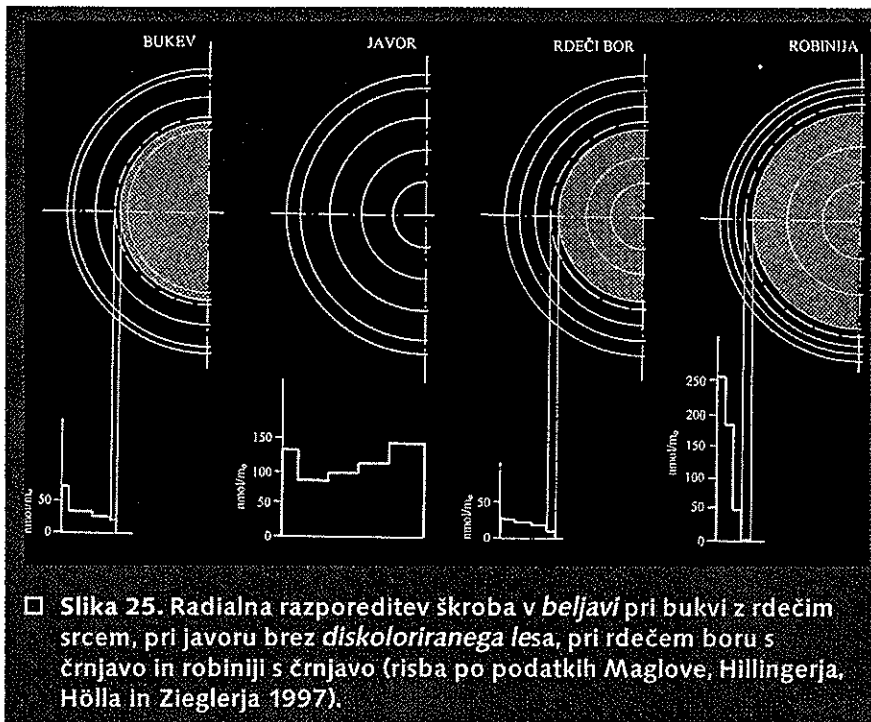
Slika XXX.- Bukvev (*Fagus sylvatica*). Drevesi z rdečim srcem (polni krožci): odmrtnje parenhimskih celic na meji z rdečim srcem. Drevesi brez rdečega srca (prazni krožci) s počasnim centripetalnim zmanjševanjem vitalnosti parenhima; drevesi vsebujeta žive parenhimske celice tudi v debelni sredici. Črtkane navpičnice označujejo drastični padec vitalnosti na meji s sušino. (Risba po Nečasaniju 1966)



Slika XXX.- Dob (*Quercus robur*) in vez (*Ulmus effusa*): postopno zmanjševanje vitalnosti trakovnih parenhimskih celic v beljavi in njihovo odmrtnje na meji s črnjavo. (Risba po Nečesaniju 1969)

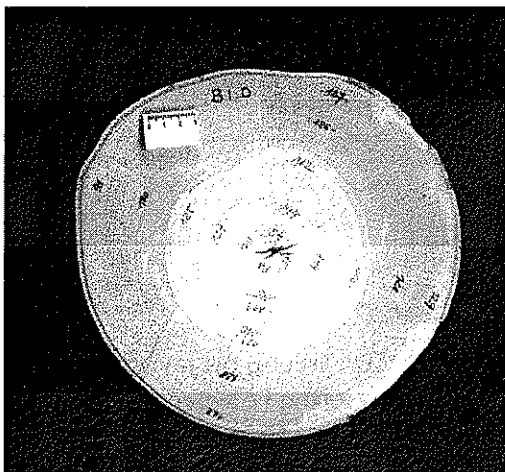


Slika XXX. Cer (*Quercus cerris*): centripetalno zmanjševanje vitalnosti trakovnih parenhimskih celic do vrednosti 0 na meji s črnjavo in drastičen padec v beljavi na meji z diskoloriranim lesom. (Risba po Nečesaniju 1968)



Slika XXX.- Radialna razporeditev škroba pri bukvi z rdečim srcem, pri javorju brez diskoloriranega lesa ter pri rdečem boru in robiniji s črnjavo. (Risba iz Magel *et al.* 1997)

Transformacija beljave v jedrovino - *ojedritev* (angl. *heartwood-formation*, nem. *Kernholzbildung*) je kot senescenčen pojav genetsko fiksiran proces in v fiziološkem in kemičnem pogledu vrstno specifičen. Pri vrstah, ki ne ojedrijo ("beljavci") prevzame vlogo eliminacije starejših tkiv in s tem optimalno dimenzioniranje beljave prevsem dehidracija. Rezultat je vidna sušina - *sušina* ali *zrelina* (angl. *ripewood*, nem. *Reifholz*). (SLIKA-bukev). Analogen pojav ojedritvi je transformacija žive skorje v mrtvo skorjo (lubje ali ritidom), vendar gre tukaj za "tipično" abscisijo, ki jo spremlja nastanek sekundarnega meristema *felogena* in "abscisirajočega" suberiziranega *felema*.



Slika XXX.- Bukev (*Fagus sylvatica*): Sušina (zrelina) pri odrasli bukvi z vrednostmi za vertikalno električno upornost (Shigometer z elektrodami Delmhorst). (Orig.)

Mednarodno združenje lesnih anatomov (IAWA 1964) definira jedrovino kot "notranje plasti lesa v rastočem drevesu, kjer je parenhim odmrl, rezervne snovi (napr. škrob) v njem, pa se odstranile ali transformirale v jedrovinske snovi". Isti vir definira beljavo kot " (navadno) periferni del debla ali veje z živim parenhimom, ki vsebuje rezervne snovi (napr. škrob)". Bosshard (1966) je v skladu s to definicijo pripravil "novo" terminologijo ojedritvenih pojavov (Tabela 1).

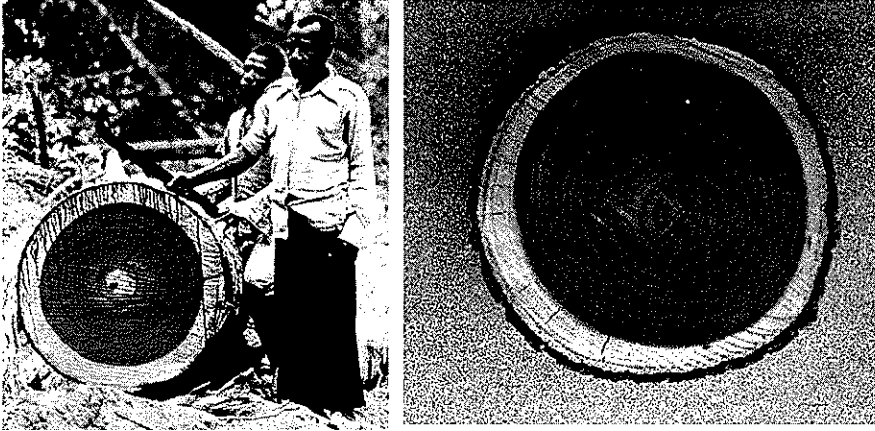
Tabela1.- Terminologija ojedritvenih in diskoloracijskih pojavov (Bosshard 1966).

"Stara" terminologija	Primer	"Nova" terminologija
beljavci angl. <i>sapwood trees</i> nem. <i>Splintholzbäume</i>	<i>Alnus</i> spp., <i>Carpinus</i> <i>betulus</i>	drevesa z upočasnjeno ojedritvijo angl. <i>trees with retarded formation of heartwood</i> nem. <i>Bäume mit verzögerter Kernholzbildung</i>
Zrelinci angl. <i>ripewood trees</i>	<i>Abies</i> spp., <i>Picea</i> spp.	drevesa s svetlo jedrovino angl. <i>trees with light</i>

nem. Reifholzbäume		<i>heartwood</i> nem. <i>Bäume mit hellem Kernholz</i>
Drevesa s pravilno ojedritvijo angl. <i>trees with regularly formed heartwood</i> nem. <i>Kernholzbäume mit regelmässiger Kernholzbildung</i>	<i>Quercus spp., Pinus spp.</i>	drevesa z obligatno obarvano jedrovino (= črnjava) angl. <i>trees with obligatory colored heartwood</i> nem. <i>Bäume mit obligatorischer Farbkernholzbildung</i>
Drevesa z nepravilno ojedritvijo Angl. <i>trees with irregular heartwood formation</i> Nem. <i>Kernholzbäume mit uregelmässiger Kernholzbildung</i>	<i>Fraxinus spp., Fagus spp.</i>	drevesa s fakultativno obarvano jedrovino angl. <i>trees with facultatively colored heartwood</i> nem. <i>Bäume mit fakultativer Farbkernholzbildung</i>

Vsekakor bo treba delno korigirati tudi to terminologijo, saj ne loči med *jedrovino* kot rezultata programiranega (genetsko fiksiranega) odmiranja parenhimskih celic in *diskoloriranim lesom* v debelni sredici, ki nastane po ranitvi na lokaciji fiziološko dehidrirane debelne sredice (angl. *wound initiated discolored wood*) pri vrstah, ki ne tvorijo jedrovine (bukev, beli gaber, lipa, javor, topol). Z biološkega stališča je vsekakor mogoče, da slednje vrste tvorijo jedrovino v zelo visoki starosti, ki pa je nepoškodovane ne dočakajo. Ojedritev potemtakem »prehiti« odmrje tkiva zaradi poškodb. Profesor Nečesany je rad pripovedoval, da je nekoč našel pribl. 400 let staro bukovo z majhno temnoredečo črnjavo. Diskolorirani les v debelni sredici praksa slikovito označuje kot "srca". Nekoč, priložnostno pa še danes, jih -ne poznavajoč njihove etiologije- povsem napačno imenujejo "neprava" ali "glivna" jedrovina oz. "jedro"(angl. *false heartwood*, nem. *Falschkern, Pilzkern*).

K ojedritveni terminologiji sodita še izraza *prehodna cona* (angl. *transition zone*) in *intermediarni les* (angl. *intermediate wood*). *Prehodna cona* med jedrovino in beljavo ali diskoloriranim lesom in beljavo je "ozka, svetlejša cona, ki obdaja nekatere jedrovine ali poškodovane regije, često z živimi celicami, navadno brez škroba, pogosto nepermeabilna za kapljevine, z vlažnostjo nižjo od beljave in včasih od jedrovine" (Hillis 1977, 1987, str. 16,). To cono včasih označujejo kot "belo cono" (napr. Nobuchi & Harada 1983), sicer pa splošno kot "suho cono". Glej suhe cone, ki obdajajo bukovo rdeče srce in rjavo srce pri črni jelši (SLIKEXXXXX). IAWA (1964) nekoliko nejasno definira *intermediarni les* kot "notranje plasti beljave, ki barvno in na splošno predstavljajo prehod med beljavo in jedrovino.



Paduk (*Pterocarpus soyauxii*): črnjava
Robinija (*Robinia pseudoacacia*): črnjava

Slika XXX: Afriški paduk (*Pterocarpus soyauxii*) in robijija (*Robinia pseudoacacia*):
obarvana jedrovina (»prava« črnjava). (Orig.)

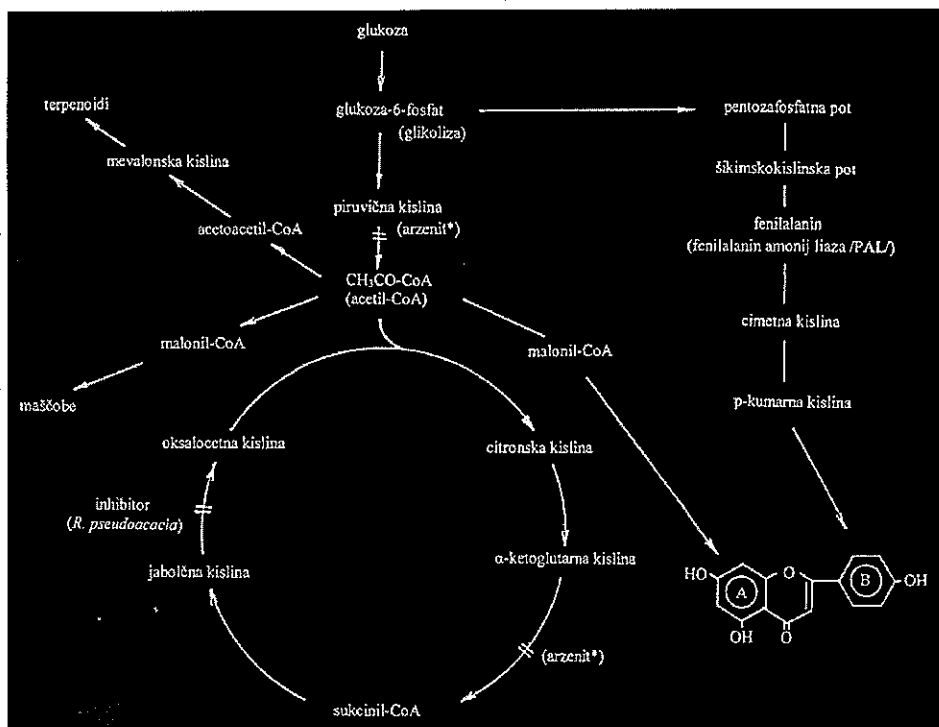
Znanost si še ni na jasnem, kaj sproži ojedritveni proces. Stewart (1966) je menil, da je vzrok progresivnemu odmiranju mitohondrijev centripetalna "translokatorna ekskrecija" toksičnih polifenolov iz presnovno aktivnih delov drevesa (kambijeva cona). Naraščajoča koncentracija polifenolov naj bi slednjič povzročila odmrtje parenhima. Teorija se je zdela verjetna saj, so starejši avtorji (napr. Hergert&Goldschmidt /1958/ in Erdtman /1958/) menili, da polifenone snovi nastajajo v kambiju oz. felogenu. Danes vemo, da jedrovinske snovi nastajajo *in situ* v *prehodni coni* iz prisotnih ali translociranih ogljikovih hidratov (prim. Torelli 1974). Carrodus (1971, 1972) meni, da sproži nastanek jedrovinskih snovi povečana koncentracija CO₂, nastalega pri respiraciji parenhima in njegovo neučinkovito odstranjevanje s transpiracijskim tokom. CO₂ naj bi oviral delovanje citronskokislinskega cikla, pri čemer naj bi nastajala malonila CoA in fosfoenolpiruvat - prekurzorja polifenolnih spojin (prim. slika****). Carrodus meni, da je pri hitrorastočih borih in akacijah (*Pinus radiata*, *Acacia mearnsii*) z redkejšim lesom odstranjevanje CO₂, bodisi aksialno s transpiracijskim tokom, bodisi prečno z difuzijo, bolj učinkovito kot pri počasi rastočih drevesih z večjo gostoto lesa ("more wall than non-wall"). Odtod večji delež črnjave pri počasi rastočih drevesih z gostejšim lesom!. Sprožilni dejavnik utegne biti tudi dehidracija, ki favorizira pentozafosfatno pot na račun glikolitske razgradnje (na pr Hillis&Ishikura 1970, Jorgensen&Balsillie 1969). Dietrichs (1964) je pri previdnem sušenju bukovine opazov izginjanje škroba in tvorbo šikiminske kisline! Tvorbo jedrovinskih snovi utegne povzročiti tudi tudi razvijanje etilena (Shigo&Hillis 1973, Hillis 1987). Avtorja ste demonstrirala zvezo med ranitvijo in izsušitvijo lesnega tkiva ter razvojem etilena. Menita, da v suhi prehodni cona nastaja etilen, ki sproži nastanek jedrovinskih snovi.

Maglova (2000) je identificirala dva tipa ojedritve: tip 1 ali tip *Robinia* in tip 2 ali tip *Juglans*. V prvem primeru jedrovinske snovi kopičijo v prehodni coni, pri drugem pa se prekurzorji (predhodniki) jedrovinskih snovi postopoma kopičijo v beljavi in se nato transformirajo v jedrovinske snovi v prehodni coni. Streit in Fengel (1994) sta opazovala, kako nastajajo ekstraktivne snovi v prehodni coni in kako inkrustirajo celično steno, najprej (združeno) srednjo lamelo in slednjič sekundarno steno. Ta proces sta primerjala z lignifikacijo. 1977 je Hergert celo skoval izraz "sekundarna lignifikacija". Tega je Maglova opustila in predlagala izraz "pseudo-lignifikacija (Magel 2000). (Biosinteza lignina in polifenolov v dobršnem delu poteka po isti biokemični poti).

Magel *et al.* (1991, 1994, 1997, 2001) so posebej skrbno proučevali robinijo (*Robinia pseudoacacia* L.). Beležili so aktivnost PAL (fenilalanin amonij liaze) in CHS (kalkon sintaze) -dveh ključnih encimov sinteze flavonoidov.

Izkazalo se je, da PAL sodeluje tako pri lignifikaciji (zunanja prirastna plast) kot tudi pri biosintezi flavonoidov (prehodna cona). Njihova aktivnost je bila največja v novembru, kar dokazuje, da ojedritev poteka predvsem v obdobju mirovanja. Oksidativna pentozafosfatna pot ima ključno vlogo pri sintezi jedrovinskih fenolov. To dokazuje tudi povečana aktivnost glukoza-6-fasfata dehidrogenaze in 6-fosfoglukonat dehidrogenaze.

Jedrovinske snovi so nizkomolekularne in penetrirajo v celično steno. Njihova prisotnost se kaže v povečani dimenzijski stabilnosti v pogojih oscilirajoče klime in praviloma tudi v večji naravni trajnosti jedrovine v primerjavi z beljavo. Pri vrstah, ki tvorijo diskolorirani les "jedrovinske" snovi še pred celično smrtjo polimerizirajo v visokopolimerne enote in ne morejo penetrirati celčno steno. Zato tudi ne vplivajo na povečano dimenzijsko stabilnost in trajnost lesa. Zaradi manjše trajnosti, neenakomerne obarvanosti in slabše permeabilnosti je diskoloriran les večinoma nezaželen



Slika XXX. Nastanek jedrovinskih snovi. (Risba po Zieglerju 1968 in Higuchiju 1976)

Širša beljava vselej ne pomeni tudi večjega števila prirastnih plasti oz. branik v beljavi. Tako beljava dominantnega hrasta kljub večji širini šteje manj branik v primerjavi s prevladanimi osebki, ki imajo poleg tega še ožjo beljavo. (Burger 1947). Iz tega je mogoče sklepati, da je presek in volumen beljave pomembnejša od njene starosti. To govori v prid homeostaznega uravnavanja širine (in volumna) beljave.

1.2.3 Homeostaza (cf. Torelli 2003, 2006b)

Lesne trajnice so generirajoči sistemi. Z aktivnostjo lokaliziranih *apikalnih* in *lateralnih meristemov* vsako leto na novih prostorskih pozicijah razvijejo novo listno površino, veje, ksilemski in floemski vaskularni sistem (tj. novo letno debelno, vejno in koreninsko ksilemsko in floemsko prirastno plast), sistem drobnih koreninic (z mikorizo) in reprodukcijske organe.

Vemo, da se ob rastočem deblu in vejah listna površina od določene starosti naprej ne povečuje, temveč celo zmanjšuje. Razmerje med fotosintezirajočim in transpirirajočim listjem in deblom se progresivno zmanjšuje. Če bi morala enaka listna površina vzdrževati iz leta v leto večjo količino živih tkiv, bi rast in fruktifikacija slednjic zastali (prim. Jacobs 1955, Larcher 1975, s.140). Listna površina ne bi proizvedla dovolj hrane oz. energije za *vzdrževalno respiracijo* (angl. *maintenance respiration*, Thornley 1976) živih celic. Neizogibna posledica je eliminiranje senescentnih tkiv in organov - *abscisija*. Addicott (1991) navaja 24 drevesnih delov, ki se lahko abscisirajo. Med drugim navaja tudi transformacijo žive skorje v mrtvo ("ritidomizacija"), ne omenja pa analogne transformacije beljave v jedrovino (ojedritev) in progresivne dehidracije debelne sredice. Ojedritve resda ne spremlja tvorba *ločitvene* in *zaščitne* plasti (angl. *separation and*

protective layer) kot napr. v listu v območju *abscisijske cone*, vendar sta ojedritev in izsuševanje funkcionalno analogni ostalim abscisijam: vzpostavljanje ravnovesja med živimi in odmrli tkivi - *homeostaza*. Razložimo to nekoliko podrobneje! Rastoča rastlina je v bistvu kompleks tekmujočih organov. Njihov uspeh je odvisen od načina razdeljevanja hranil med tekmujočimi ponori (napr. White 1979). Kompeticija, kot se kaže v procesih in strukturah, skuša ohranjati dokaj konstantno razmerje v pogledu relativne velikosti raznih tkiv in organov. Primer: če postane listna površina prevelika glede na koreninski sistem, bo vodni stres upočasnil rast poganjkov in obratno: defoliacija bo zmanjšala rast korenin zaradi zmanjšane oskrbe s fotosintati.

Kot rezultat notranjega nadzora kot ga uveljavljajo vodne prilike, ogljikovi hidrati, dušik, hormonalno ravnovesje, se vzpostavi stabilno ravnovesje med listno površino, beljavo in aktivnim koreninskim sistemom (Waring & Schlesinger 1985, s. 29-37, Carlson & Harington 1987). Zato je moralo drevo razviti širok spekter *abscisij*, tj. eliminacije senescentnih (ostarelih) tkiv in organov kot sredstva za vzdrževanje ravnovesja med živimi tkivi v rastlini. Težnjo živih organizmov po vzdrževanju dinamičnega ravnovesja med strukturami in procesu imenujemo *homeostaza* (prim. Kozlowski *et al.* 1991, s. 59-60 in Addicott 1991, s.274). Redno obnavljanje vaskularnih tkiv, listne površine in drobnih koreninic omogoča drevesu doseganje "neomejene" starosti in dimenzij, pri čemer starost živih tkiv le redko preseže nekaj desetletij!!). Eliminacijo lahko spremlja abscisija z anatomsko diferencirano *abscisijsko cono*, ki vsebuje *ločitveno* in (praviloma) suberizirano *zaščitno plast*. Slednja zaščiti oz. zatesni mesto bodočega odloma (listi, plodovi, veje, mrtva skorja). Analogni sta tudi *zaščitni sloj* v vejah listavcev in *smolni stožec* v vejah iglavcev. Abscisija je tudi proces transformacije žive skorje v mrtvo, ki jo spremlja nastanek felogena s peridermom. V funkcionalnem smislu je mogoče interpretirati kot netipično abscisijo brez abscisijske cone tudi ojedritev in dehidracijo debelne sredice pri vrstah, ki ne ojedrijo (Torelli, XXXX.). Obnavljanje vitalnih vaskularnih tkiv, listne površine in koreninskega sistema je temelj preživetvene strategije lesnih trajnic.

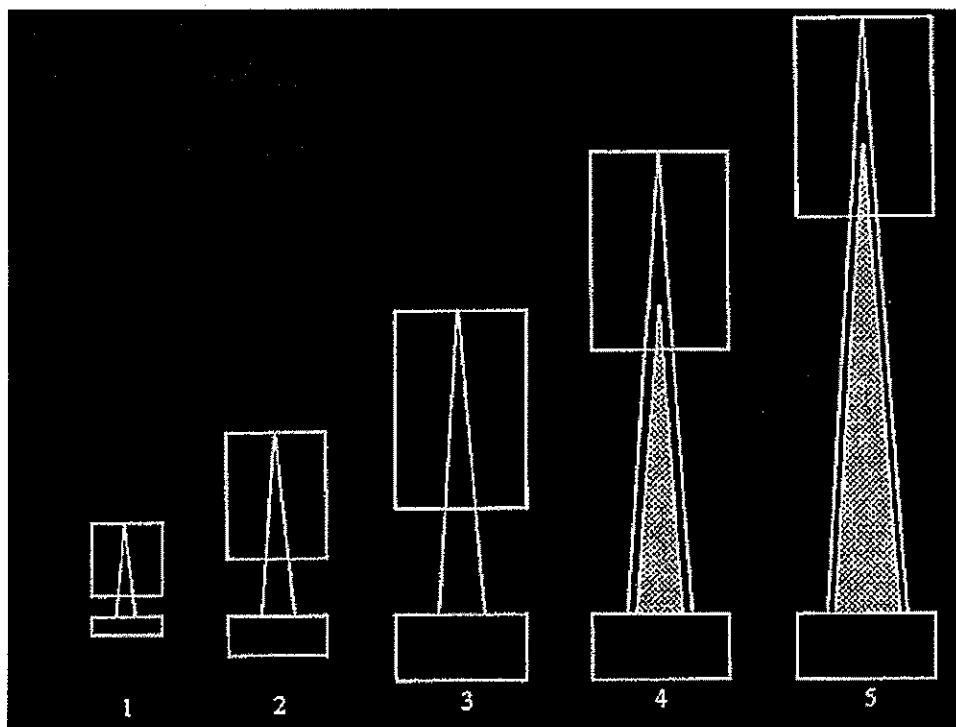
Poudarimo, da je treba strogo razlikovati starost drevesa kot celote od starosti relativno kratkoživih organov in tkiv, listov, drobnih koreninic, lesa in skorje. *Pinus aristata* resda lahko doseže starost do 5000 let, pri čemer pa beljava -tj. del debla, ki vsebuje žive celice - ni starejša od nekaj desetletij. Nekaj podobnega je z "tisočletnimi" hrasti in lipami. Vaskularni kambij praviloma vsako leto proizvede novo plast sekundarnega ksilema in floema. V izjemnih primerih lahko prirastek, zlasti na bazi drevesa, izostane. Primer so propadajoče jelke (Torelli *et al.* 1986). Sicer pa so parenhimske celice ksilema in floema žive le toliko časa, dokler so del *beljave* in *žive skorje* (*sekundarna skorja*, "ličje"). Na tem dejstvu temelji tudi definicija IAWA za beljavo in jedrovino (IAWA 1964, prim. Torelli 1990, prim. pregl. 2).

Splošno je znano, da večina drevja zadrži listje le nekaj mesecev do nekaj let. Golosemenke so v tem pogledu izjema. Aravkarija zadrži iglice do 25 let, *Pinus longaeva* pa celo več kot 30 let. Oba lista velbičije (*Welwitschia mirabilis*) nikoli ne odpadeta, čeprav utegne rastlina doseči starost tudi preko 1000 let. Večna listavcev zmernega pasu vsako leto odvrže svoje liste. Sicer pa so tudi stranske veje relativno kratkožive in in se odstranjujejo bodisi s *kladoptozo* ali pa v daljšem procesu interakcije biotskih in mehanskih dejavnikov ("čiščenje" vej, angl. pruning, nem. Ästung).

Aktivni delo koreninskega sistema sestavljajo drobne koreninice. Njihovo odmiranje in rast je simultani proces. Letna zamenjava oz. obnova zajame med 30 in 90% vseh koreninic. V tem pogledu obstajajo razlike. Pri zdravem drevju večina finih koreninic odmre zelo kmalu, pri jablani že po enem tednu, pri smreki pa večinoma po 3-4 letih.

V smislu hipoteze *sredica-plašč* (angl. *core-skin hypothesis* nem. *Kern-Mantel Hypothese*, slika 1) si lahko drevo predstavljamo kot večerno (multiplo) drevo sestavljeno iz več dreves (pravzaprav iz letnih prirastnih plasti, kot ruske matrhoške!!). Mlajša drevesa oz. letne plasti predstavljajo *plašč*, ki prerašča odmrla starejša drevesa oz. plasti -*sredico*. Dokler je deblo drobno in krošnja velika, so vse parenhimske celice sekundarnega ksilema in floema žive debela in vej žive. Celotno mlado drevo predstavlja *dinamično maso*. S staranjem začno tkiva v sredici odmirati tvoreč *statično maso* drevesa (Merrill & Cowling 1966, Hardwick, R.C. 1987).

Z rastjo oz. starostjo se razmerje med kožo in sredico oz. med dinamično in statično maso drevja spreminja. To je posledica homeostaze in abscisije. Opisano situacijo lahko opišemo še energijsko. Pri mladem drevesu s 100%-no dinamično maso je razmerje med razpoložljivo -potencialno energijo- in potrebno energijo - kinetično energijo, ki je potrebna za vzdrževanje dinamične mase v prid potencialni energiji.. S starostjo se tudi razmerje med obema tipoma energije menja. Ko se razmerje približuje razmerju 1:1 se začne uveljavljati abscisija (prim Shigo 1991, s. 264)

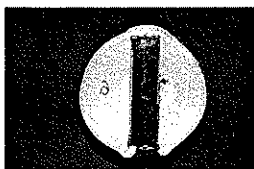


Slika 1.- Hipoteza sredica-plašč: velikost krošnje oz. njena listna površina se po začetni rasti

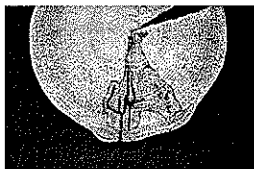
(1→3) kasneje (3→5) bistveno ne spreminja, zato se razmerje med živimi in mrtvimi tkivi zmanjšuje. Živa tkiva krošnje, korenin in beljave so v ravnovesju. Homeostazno eliminirana tkiva debelne sredice (označeno) odmro in so ob globinskem poškodovanju podvržena razkroju (Torelli 2003).

Na drugi strani pa inherentna težnja k homeostazi omogoča "reparaturo" neskladij znotraj krošnje, debla ali korenin. Na pr., če izgubi drevo listje zaradi bolezni ali zaradi insektov, oslabi oskrba z ogljikovimi hidrati in drugimi organskimi snovmi in rast finih koreninic se zmanjša in obratno, , mineralov in hormonov. Delna defoliacija ali obvejevanje (ob neprizadetem koreninskem sistemu) navadno povzroči pospešeno rast poganjkov ali pa aktiviranje zavrtih (supresiranih, "spečih") popkov in pojav epikormskih vej. Podobno velja za koreninski sistem. Notranja poškodba oz. odstranitev beljave sproži njeno nadomeščane s pospešeno radialno rastjo.

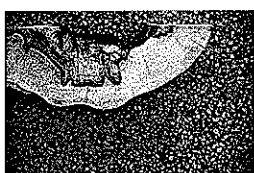
Če si ogledamo homeostazo s praktične plati, sledi, da imajo drevesa z večjo krošnjo širšo beljavo in obratno. V literaturi je dovolj primerov, ki to potrjujejo, zato jih posebej ne objavljam. Na drugi strani pa to tudi pomeni, da z obvejevanjem povzročimo redukcijo beljave. Podatki obstajajo predvsem za iglavce. Tako je pri rdečem boru (*Pinus sylvestris* L.) odstranitev različnih deležev listne biomase oz. krošnje, povzročilo zmanjšanje površine preseka beljave in ustrezno povečanje črnjave. Homeostazno uravnovešenje po štirih letih ni bilo zaključeno (Langstrom&Hellqvist 1991). Iz površine preseka beljave je mogoče sklepati na biomaso krošnje (napr. Snell&Brown 1978). Iz tesne zveze med listno površino in površino preseka beljave sledi tudi, da je znotraj vrste širina beljave odvisna od cenotskega statusa ("socialnega položaja") drevesa v sestoji. V rasti utesnjena ali prevladana drevesa imajo vselej manjšo beljavo v primerjavi z vladajočimi in sovladajočimi dreves. Drevo lahko torej prilagaja razmerje med poganjki in koreninami ter obojih z beljavo tudi z prevladujočimi svetlobnimi prilikami, vodo in dostopnimi hranili. Širša beljava vselej ne pomeni tudi večjega števila prirastnih plasti oz. branik v beljavi. Tako beljava dominantnega hrasta, kljub večji širini šteje manj branik v primerjavi s prevladanimi osebki, ki imajo poleg tega še ožjo beljavo. (Burger 1947). Iz tega je mogoče sklepati, da je volumen beljave pomembnejši od njene starosti. Tudi to dejstvo govori v prid homeostaznemu dimenzioniranju beljavekrošnja določa predvsem volumen beljaveomeostazno določen predvsem volumen beljave



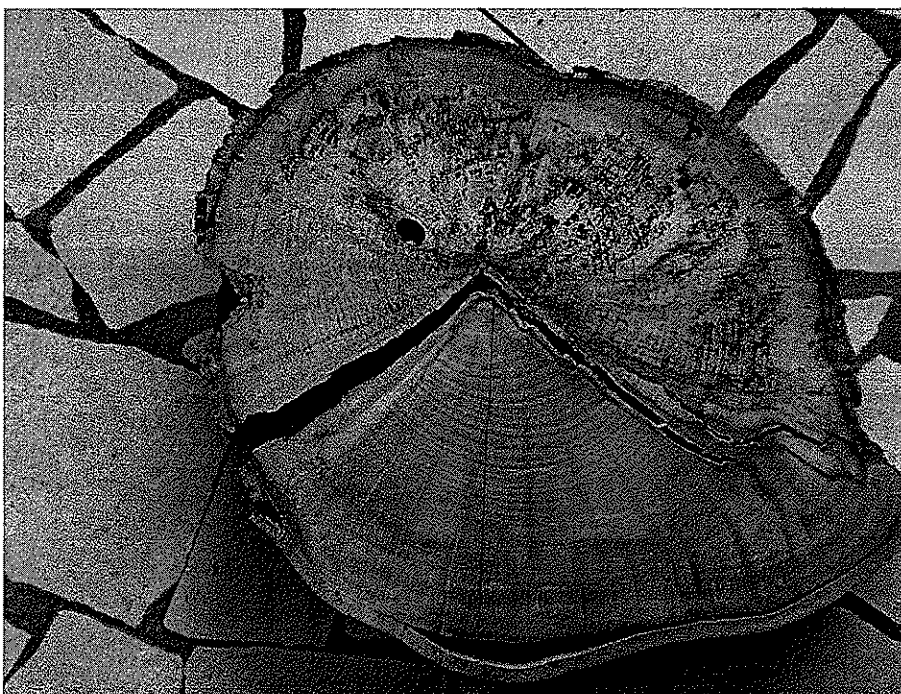
Slika XXX.- Bukev (*Fagus sylvatica*): Homeostaza. Vrtanje v periferni del beljavez nasprotni strani ne da bi poškodovali kambij, je zaradi »mehanske« eliminacije respirajočega tkiva povzročilo višek hrane v kambiju in povečanje debelinskega prirastka. (Orig.)

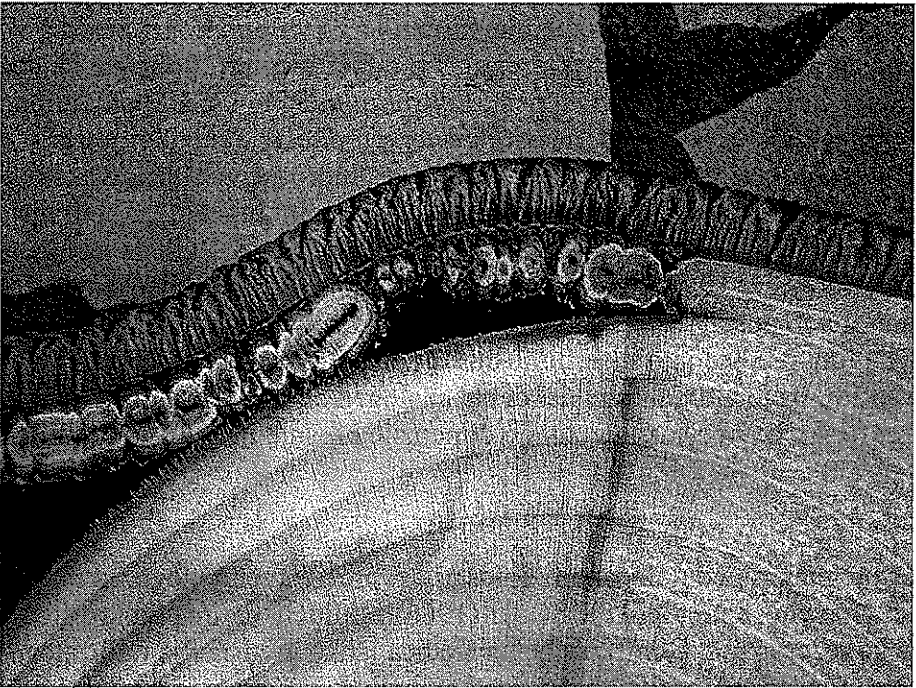


Slika XXX.- Bukev (*Fagus sylvatica*): Eliminacija respirajočega tkiva »od zadaj« zaradi napada insektov (*Xyloterus*) je močno povečala debelinsko rast. (Orig.)



Slika XXXX.- Bukev (*Fagus sylvatica*): Homeostaza. Razkroj beljave predstavlja patološko eliminacijo žive beljave. Rezultat: več hrane za kambij in posledično povečan debelinski prirastek. Možen vzrok za nastanek buj na deblu starejšega drevja! (Orig.)







Preseka beljave ne določajo vodoprevodne potrebe, temveč predvsem skladiščne potrebe drevesa. Zato hidroaktivni del beljave ne zavzema celotne beljave. Lep primer so venčastoporozne vrste z zelo zmogljivim trahejnim sistemom, kjer praviloma prevaja vodo le tekoča letna prirastna plast (oz. branika v prerezu). Tako loči Ziegler(1968) pri hrastu *prevodno beljavo* (angl. *conducting sapwood*, nem. *Leitsplintholz*) in s tilami okludirano *neprevodno beljavo* (angl. *storage sapwood*, nem. *Speichersplintholz*). Pri bukvi prevaja vodo le nekaj deset zunanjih prirastnih palasti oz. branik (= "hidroaktivna" beljava, slika). Pri odraslih bukvah je Miller ugotovil, da prevaja le 13-24 zunanjih branik. Embolirana *sušina* (z deležem kapilarne vode pod 35%) vode ne prevaja (slika 2, 3). Glede na močno zmanjšano vitalnost (Nečesany 1966, slika XXXX ***), je tudi skladiščna kapaciteta sušine močno zmanjšana in postaja v funkcionalnem smislu vse bolj podobna odmrli jedrovini. Predstavlja tudi predstopnjo morebitne diskoloracije, ki je -kot jedrovina- mrtva. Na drugi strani pa se zdi, da je hidroaktivni del debla analogen beljavi jedrovinskih vrst na katerega velikost prav tako homeostazno vplivajo dimenzije krošnje in debla (Torelli 2003, neobj.).

Eliminirane sredice utegnejo imeti določeno fiziološko oz. preživetveno vlogo. Iz nihanja vlažnosti v mokrem "rjavem srcu« topola je Sauter (1966) zaključil, da ima mokro srce morda vlogo vodnega rezervoarja. Odmrta debelna sredica lahko predstavlja tudi zalogo hrane oz. energije. Morda ste že opazili adventivne korenine, ki rastejo v razkrajajočo se debelno sredico (lipa, brest, kostanj). Drevo se hrani z lastno substanco! Avtokanibalizem ali samorecikliranje? (cf. Torelli 2002b). Sicer pa Larcher (1975, s. 140) meni, da predstavlja rastoča lesna masa z vidika fotosintznega budžeta nedostopen kapital, ki se tekoče odteguje drevesnemu metabolizmu.

In še pogosto diskutirano vprašanje! Ali sicer odporna jedrovina prispeva k mehanski trdnosti drevesa oz. ali izvotlitev drevesa škoduje trdnosti drevesa, npr. v viharju? Mattheck in Broelerjeva (1994) sta pregledala 1200 dreves različnih vrst, ki jih je podrl veter in ugotovila, da so se le redkokdaj prelomila votla drevesa, katerih obod je bil debel vsaj 1/3 polmera drevesa. Pomeni, da je votlo drevo s premerom 50 cm, (tj. s polmerom 25 cm) dokaj varno v viharju če ima vsaj 7,5 cm debel zdrav obod. Še več, votlo deblo je

bolj fleksibilno in se lažje upira vetrnim sunkom! Iz tega sledi, da s toksičnimi snovmi prepojena biološko odporna jedrovina ne predstavlja posebne preživetvene prednosti za drevo, pač pa za uporabnost lesa (dimenzijska stabilnost, dekorativne lastnosti, če gre za črnjavo).



Slika 5. Divji kostanj (*Aesculus hippocastanum*): »samorecikliranje« - adventivne koreine v razkrajajoči se debelni sredici. Drevo se hrani z lastno odmrlo substanco! (Orig.)

2. REAKCIJA DREVES NA POŠKODBE (cf. Dujesiefken, D., Liese, W.2006, Torelli 2006b)

2.0 Splošno

Dolgožive lesne rastline so tekom evolucije razvile različne obrambne anatomske strukture. Le tako lahko kljubujejo vremenskim ekstremom na najrazličnejših rastiščih kot tudi poškodbam zaradi zlomov vej, prožečega se kamenja, divjadi in udarcem strele. Drevesa imajo visokorazvit funkcijski sistem v lesu in skorji za tri poglavitne naloge: prevajanje, skladiščenje in trdnost. Funkcijske strukture so se razvile od filogenetsko starejših in preprosteje zgajenih iglavcev preko difuznoporoznih listavcev (npr. bukev) do venčastoporoznih listavcev (npr. hrasti, brest). Diferenciacija prevajalnega hidrosistema je sledil principu »počasi, ampak zanesljivo« pri iglavcih in difuzno poroznih listavcih ter »hitro, vendar tvegano« pri venčastoporoznih listavcih. Pri proučevanju reakcij na poškodbe, predvsem kompartmentalizacije se je nabralo veliko spoznanj in znanja. Omenimo naj predvsem modelni koncept CODIT, ki sta ga razvila Shigo in Marx (1977, glej tudi npr. Shigo 1990) in ki so ga kasneje kritično izpopolnjevali. Koncept skuša pojasniti prostorsko širjenje glivne infekcije in razkroja oz. njegovor kompartmentalizacijo (omejevanjem) s »stenami«.

Zaščitna strategija je lahko pasivna in se poslužuje določenih struktur, ki so prisotne že pri zdravi rastlini (npr. periderm oz. lubje/ritidom in toksične jedrovinske snovi ter sama anizotropna zgrada lesa s sezonsko ksilogenezo: radialno usmerjeno trakovno tkivo in tangencialni pasovi gostejšega kasnega lesa). Pri aktivnem odporu nastanejo reakcije na negativne spremembe (poškodbe, okužba). Odziv poteka najprej na fiziološki ravni (sinteza, aktiviranje in transport rastnih snovi kot tudi z otiljenjem, zasmoljenjem, lignifikacijo in suberinizacijo. Aktivni odpor seveda temelji na živih celicah v floemu, kambiju in beljavi (AVTORJIXXXX). Pri drevesih velja aktivni odpor zlasti varovanju vodopredvodnega sistema v beljavi. Vodni transport se pri venčastoporoznih vrstah vrši izključno v zadnji ali predzadnji letni prirastni plasti. Pri venčastoporoznih vrstah zato ločimo zunanji *prevodni del beljave* (angl. *conducting sapwood*, nem. *Leitsplintholz*) od notranjega *skladiščnega dela* (angl. *storage sapwood*, nem. *Speichersplintholz*). Opomba: seveda skladišči tudi prevodna beljava). Pri iglavcih in difuznoporoznih listavcih načelno prevaja vsa beljava.

Načelno varujejo les pred glivnim razkrojem v celični steni inkrustirane toksične jedrovinske snovi, pri čemer je odprnost lesa oz njegova trajnost bistveno odvisna od količine in toksičnosti jedrovinskih snovi. Če izvzamemo nekatere tropske vrste (*Manilkara*, *Ocotea*) so zelo odporne tudi nekatere domače vrste (*Castanea*, *Robinia*, *Quercus*), le nekoliko bolj odporni od svojih beljav pa sta a smrekovina in jelovina z neobarvano jedrovino in malo jedrovinskih snovmi (Torelli et al. 2006). Zaščitno deluje tudi visoka in nizka vlažnost, ki omejujeta oskrbljenost gliv s kisikom oz. vodo. Vlažnost $U = 20\%$ velja za »varovalno vlažnost« (nem. *Schutzfeuchtigkeit*), vendar vlažnost v stoječem drevju –niti v dehidrirani sredici- nikoli ne doseže tako nizke vrednosti. Dosežemo jo z »zračnim« in tehničnim sušenjem. Na drugi strani lahko visoko vlažnost v lesu vzdržujemo s skladiščenem v vodi ali pa s pršenjem z vodo.

2.1 Strategija skorje

Mrtvo lubje (*zunanja skorja*, *mrtva skorja*, *ritidom*) se ne odziva na poškodbe. Živa skorja (»ličje«) se lečasto kompartmentalizira. Parenhimske celice na robu rane odmro v nekaj dneh. Celice distalno se lignificirajo in pogosto suberinizirajo ter razmejijo aktivno tkivo od umirajočega. Diskoloracija v skorji je zaradi večjega deleža parenhima in manjših celic, manj obsežna kot v lesu. V območju med aktivnim in odmrlim diskoloriranim tkivom se parenhimske celice delijo vzporedno z robom rane in tvorijo ranitveni ali nekrofilaktični periderm (Mullick 1977, Oven in Torelli 1998). Ranitveni periderm se stika s peridermom mlade kalusne skorje in najmlajšim peridermom lubja in poteka valovito skozi »ličje«2 in je podoben globinskemu peridermom drevesne skorje (Trockenbrodt in Liese 1991).

2.2 Startegija lesa

Reakcije v lesu po poškodovanju označujemo kot kompartmentalizacija. Zrak, ki po ranitvi vdre v les, se širi zlasti aksialno.

Les iglavcev se odzove z aspiracijo obokanih pikenj, les listavcev pa z aktivnim otiljenjem, tj. vraščanjem šivih parenhimskih celic v lumne trahej. Neposredno za površino rane proizvajajo odmirajoče parenhimnske celice v nekrobiotskir eakciji rastne snovi, ki v sosednjih nepoškodovanih celicah sprožijo kompartmentalizacijske reakcije (Fink 1993). V neposredni bližini rane traheje zaradi hitrega odmrtja ne vsebujejo okluzij, z naraščajočo oddaljenostjo pa se mobilizirajo rezervne snovi za blokado drahej in razvoj mejne plasti-zaščitne lesne cone ali reakcijske cone (Sharon 1973, Shigo 1974). Omenimo, da vsi

listavci ne razvijejo til, ker ni izpolnjen fizični/mehanski predpogoj: pikenjske odprtine med parenhimom in trahejami morajo imeti premer vsaj 8µm. Omenimo, da otiljenje ni nujno za kompartmentalizacijo. Bukev in hrast močno otilita in sta dobra »kompartmentalizatorja«, medtem ko topoli, kljub močnem otiljenju, niso dobri kompartmentalizatorji. Vrste, ki ne otilijo (javor, lipa) se branijo pred zračno embolijo z okluzijo s sluzom. Pri lipi se lestvičaste perforirane ploščice trahejnih elementov prekrijejo z amorfnó kožico, ki pa je v primerjavi z otiljenjem in okluzijo manj učinkovita. (Dujesiefken *et al.* 1989). Na splošno ločimo šibke kompartmentalizatorje (*Aesculus*, *Betula*, *Fraxinus*, *Malus*, *Populus*, *Prunus*, *Salix*) in dobre kompartmentalizatorje (*Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*, *Tilia*) (cf. npr. Dujesiefken in Liese 2006). Posebnost je rod *Acer*, ki ima dobre kompartmentalizatorje (*A. pseudoplatanus* in *A. campestre*) in slabe kompartmentalizatorje (npr. *A. sacharinum*). Boljša ali slabša kompartmentalizacija je odvisna od deleža in razporeditve parenhima in trahej (Eckstein *et al.* 1979). Delež in razpored parenhima je v drevesnih delih različen. Poškodbe na koreninah se »tesneje« kompartmentalizirajo, kot poškodbe na deblu. Znano je tudi, da sepoškodbe v spodnjem delu debla bolj tesno kompartmentalizirajo kot višje na deblu. Mnogo učinkoviteje se kompartmentalizirajo poškodbe, kjer je poškodovana le skorja in obrambo prevzame najmlajša in zato najbolj reaktivni/odzivna letna prirastna plast. Kolikor globlje segajo poškodbe, hujše so poškodbe (glej SLIKO!). Takšne poškodbe nastanejo s prirastnim svedrom ali pa zaradi odmrlih štrcljev vej, ki predstavljajo odprta »vrata« za kolonizacijo, infekcijo in razkroj. Stene 2,3 v interpretaciji CODIT temeljijo na lesni anizotropiji in sezonskih razlikah v gostoti (kasni les) in sta statični, medtem kot sta stena 1, ki preprečuje oz. otežuje vdor zraka, diskoloracij in razkroja v aksialni smeri in stena 4 (barierna cona), ki nastane v tang. smeri po poškodovanju aktivni komponent obrambnega sistema lesne rastline (glej dalje).

2.3 Strategija kambija

Na ranitev se vaskularni kambij odzove z intenzivno produkcijo sprva izključno parenhimskih celic, ki so večje kot v noramlnem lesu in komajda lignificirane. Trakovi so številnejši in zaradi izostanka apikalne intruzije vlaken, širši. Prevodnih elementov je znatno manj, pravtako vlaken. Pri iglavcih nastajajo tang. travmatski kanali (tudi pri jelki, ki v lesu normalni nima smolnih kanalov). To anatomsko spremenjeno tkivno plast imenujemo barierna cona. (cf. npr. Torelli 1990, Torelli *et al.* 1990). Pri površinski poškodbi se odzove poškodovani kambij na robu rane intenzivno tvorbo kalusa. Tako nastanejo prevalitvene »otekline«, ki preraščajo površino rane. Pri večjih ranah, še posebej pa pri ranah nastalih zunaj vegetacijskega obdobja, kambij previloma odmre na obodu rane tudi daleč pod skorjo. Tako je rana večja, kot je v resnici videti. Na površini kalusa nastane nov felogen in globlje pod njim nov ranitveni kambij. Kambijeve inicialke za znatno krajše kot pri normalnem zrelem kambiju. Rezultat krajših inicialk je ob siceršni relativno enaki ekstrakambijevi rasti, les s krajšimi vlakni, in trahejnimi členi, ki so večinoma deformirani (listavci) z več parenhima. Ranitveni les je v bistvu juveniliziran les (Bauch 1980, Rademacher *et al.* 1984, Liese *et al.* 1988, Fink 1999, Grünwald 2002, Torelli *et al.* 1994). Tudi ranitveni les iglavcev ima več parenhima, krajše traheide in travmatske smolne kanale (tudi pri jelki, ki sicer nima smolnih kanalov!) (cf. Torelli 1995, Dujesiefken in Liese 2006). Ne njenem obodu nastane ranitveni felogen in kasnejši periderm pod njim pa ranitveni kambij (cf. Torelli *et al.* 1994, Torelli 1995, Dujesiefken in Liese 2006.). Situacija na obodu rane je primerljiva s situacijo pri skorjinih »jezikih«, ko povsem izostane skorjin tlak. Očitno igra skorjin tlak bistveno vlogo pri diferenciaciji lesne tkiva (Brown in Sax 1962). Na površini eksponiranega lesa

nastane zelo učinkovit *zaščitni les*, ki je primerljiv z *zaščitnimi conami* pri vejah. Znotraj zaščitne cone je desikacijska cona z debelino manj kot 1 mm in nekajkrat debelejša diskoloracijska cona. Obe pa za nekaj let zaščitita funkcijo lesa pod njima (Grosser *et al.* 1991, Torelli *et al.* 1994).

Posebna oblika kambijeve reakcije je površinski kalus (»obloga« ran) po odstranitvi skorje, ki nastane iz celic na površini lesa, ki so še sposobne tvoriti kalusno tkivo. Predpogoj za to je, da ne pride do izsušitve tankostenih celic in svetlobne inaktivacije za celično delitev potrebnih hormonov. Pojav opazujemo le pri listavcih.

Kot na robu površinske rane, se tudi tukaj površinski kalus diferencira v ranitveni kambij, ranitveni floem in ranitveni ksilem (Stobbe *et al.* 2002).

2.4 Vpliv letnega časa

Količina in sposobnost mobilizacije rezervnih snovi je močno odvisna od letnega časa oz. od rastne ritmike in temperature: ob koncu vegetacijske dobe se asimilati ne uporabljajo več v višinsko in debelinsko rast, pač pa se skladiščijo v parenhimu floema in beljave. Ta »depozicijska« faza se konča z odmetavanjem listja. Med mirovanjem so ogljikovi deponirani v obliki škroba. Če pade tempera pod -5 do -10°C se škrob pod vplivom encimov transformira v sladkor in tako prepreči zmrzovanje. Če se temperatura dvigne, se sladkor spet prevede v škrob. Med »mobilizacijsko« fazo spomladi s škrob pri temperaturah nad +10°C prevede v sladkor. Zdravi različnih koncentracij sladkorja se voda iz notranjščine debla in iz korenin pomika navzgor (Braun 1983). Ker drevje brez listja še ne potrebuje vode, pride pri poškodovanju drevesa do »krvavenja«. Še posebej močno »krvavijo« javor, breza in oreh. Jesen ne »krvavi«. Ob začetku vegetacijske periode se z olistanjem mobilizirane rezervne snovi po vodoprevajalnem sistemu transportirajo v popke. V tej mobilizacijski in sledeči rastni fazi so parenhimske celice zelo aktivne in lahko zato hitro reagirajo na poškodbe. Zato je kompartmentalizacija poškodb v vegetacijskem obdobju »tesnejš« kot v ostalih letnih časih. Obrambne reakcije s tilami in sluzno okluzijo so prav tako odvisne od letnega časa in temperature. Iz vsega tega sledi, da drevje pozimi poškodb ne more ali le počasi in neučinkovito kompartmentalizira. Ni treba posebej poudarjati, da prav v obdobju mirovanja poteka posek in spravilo lesa!

2.5 CODIT danes

Stoječe (živo) drevo preprečuje oz. omejuje kolonizacijo oz. razkroj a način kot to opisuje (a) teorija kompartmentalizacije ali (b) teorija sukcesije (cf. Rayner in Boddy 1988). Po teoriji kompartmentalizacije se odzove drevo na kolonizacijo s produkcijo fizikalnih barijer (tile, gume in suberizirane plasti ali kemičnih barijer v obliki alelopatov. Pri tem obstajata dve »terminologiji«, ki opisujeta tvorbo teh fizikalno-kemičnih barijer: (1) modelni koncept CODIT (Compartmentalization Of Decay In Trees, Kompartmentalizacija razkroja v živem dreevsu (Shigo in Hillis 1973, Shigo in Marx 1977) in (2) Shainova predstava (1967), ki loči med »bariernimi« conami in reakcijskimi conami. Koncept CODIT opisuje bariere kot »stene« in loči (v vrstnem redu naraščajoče odpornosti proti glivam), stene 1,2,3, in 4. Steno 1 pri predstavlja v lesu listavcev okluzija trahej s tilami in/ali gumoznimi snovmi, v lesu iglavcev pa aspiracija obokanih pikenj. Stena preprečuje oz. upočasnjuje vzdolžno (aksialno) širjenje infekcije. Gostejši kasni les in pri nekaterih vrstah terminalni parenhim v (letnih) prirastnih plasteh predstavlja steno 2, ki otežuje širjenje infekcije navznoter (v smeri stržena). Stena 3 sestoji iz radialno potekajočih (strženskih) trakov, ki otežujejo širjenje učinkov poškodb v tangencialni smeri. Stena 4, imenovana tudi *barierna cona*, je ključni element

CODIT in jo tvori kambij. Vidno razmejuje diskolorirne in razkrajajoče se dele lesa, ki so nastali pred ranitvijo od zdravega lesa, nastalega po ranitvi. (cf. npr. Torelli 1995). Pomeni, da so v pogledu degradacije kvalitete lesa kritične predvsem poškodbe v višji starosti!

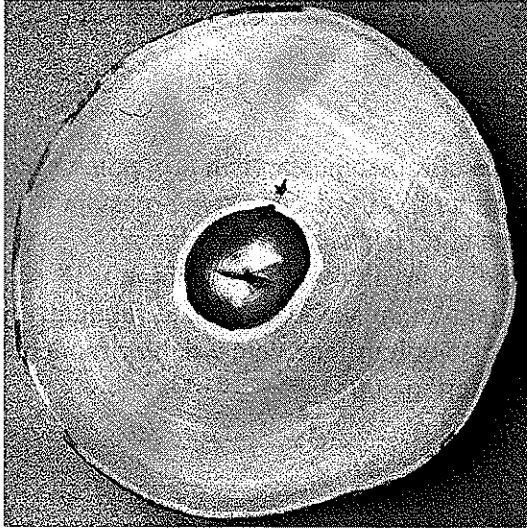
Druga terminologija kompartmentalizacije (Shain 1979) razlikuje ostre demarkacijske cone s spremenjeno anatomijo («barierne cone») na lokaciji Shigove stene 4 od bolj difuzno obarvanih demarkacijskih regij («reakcijske cone»), ki omejujejo živo beljavo prisotno v času poškodbe.

Sukcesijska teorija predpostavlja, da po ranitvi les kolonizirajo drug za drugim različni organizmi. Diskoloracija se nahaja na periferiji razkroja, medtem ko je mogoče bazidiomicete izolirati le v neposredni bližini rane. Očitno diskoloracija pogojuje razkroj. Teorija razlaga, da glive, ki povzročajo razkroj in tiste, ki ga ne povzročajo skupaj z ostalimi mikroorganizmi vplivajo na sposobnost drevesa, da kompartmentalizira infekcijo kot potrebna faza v kompleksnem procesu razkroja lesa. Teorija izpostavlja pomen visoke vlažnosti napreprečevanje razkroja. (cf. Rayner in Boddy 1998).

Zlasti CODIT je v stroki sprožil živahne debate. Zato smo ga skušali večkrat razširiti in diferencirati (npr. Shortle in Cowling 1978, Shigo 1984, Liese in Dujesiefken 1989, 1996, Torelli *et al.* 1991, Pearce 1996, Schwarze 2002). Skupno sporočilo je, da se drevo sprva ne brani proti biološkemu razkroju, ampak proti vdirajočemu zraku. Šele nato se drevo brani pred okužbo. Zato danes akronim interpretiramo kot »Compartmentalization of Damage in Trees«. Pojem »damage« je širši in vključuje slednjič tudi razkroj (decay). »D« v akronimu lahko pomeni tudi »dehydration« ali pa »disfunction« (Liese in Dujesiefken 1989).

Medtem ko je CODIT spočetka predstavljal prostorski model ranitvenih reakcij, interpretiramo danes CODIT širše in fazno in za razliko od modela CODIT raje govorimo o principu CODIT. V zaključku (Dujesiefken in Liese 2006) povzemimo, da obramba drevesa poteka v štirih fazah:

1. faza: Vdirajoči zrak in izsušitev lesa. Nastane ranitveni periderm v skorji in reakcijska cona (angl. *reaction zone*, nem. *Greyschicht*) v lesu v obrambo prevejalnih elementov in tvorba kalusa na robu rane iz katerega se kasneje razvije ranitveni lesa.
2. faza: Prodor mikroorganizmov. Ranitveni periderm in reakcijska cona otežujeta njihovo prodiranje.
3. faza: Širjenje mikroorganizmov v lesu. Če popusti reakcijska cona, nastane nova. Proces se lahko ponovi večkrat. Če glive dosežejo barierno cono, nastanejo akcesorne substance, ki utrdijo obrambo.
4. faza: Popolna kompartmentalizacija. Zapora/prevalitev rane napreduje z roba rane in prekrije inficiran les. Mikroorganizmi ostenejo brez neobhodnega kisika.»inkapsulacija« z glivami inficiranega lesa je bistveni preživetveni princip za drevesa.



Slika XXX Gorski javor (*Acer pseudoplatanus*): diskoloriran les, ki ga obdaja suha cona (orig.).



Slika XXX.- Beli gaber (*Carpinus betulus*): diskoloracija po veliki površinski poškodbi.(Orig.)

3. CENTRIPETALNO PADANJE VITALNOSTI PARENHIMSKIH CELIC PRI VRSTAH, KI OJEDRIJO IN PRI VRSTAH, KI NE OJEDRIJO S KONFOKALNO MIKROSKOPIJO

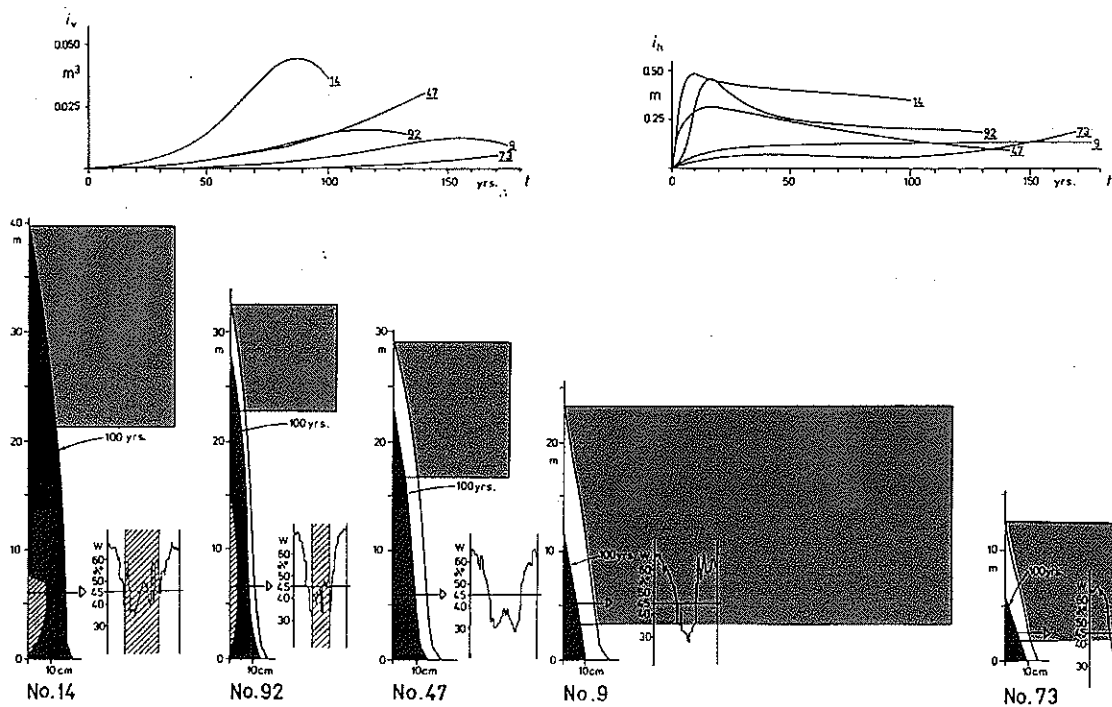
(pripravi Jožica)

4. ODVISNOST OBSEGA DEHIDRACIJE IN DISKOLORACIJE OD STAROSTI, OSNOVNIH DREVESNIH DIMENZIJIH PRI VRSTAH, KI NE OJEDRIJO NA PRIMERU JELŠE IN BUKVE

4.0 Splošno

4.1 Bukev (*Fagus sylvatica* L.)

Bukev sodi med vrste, ki ne ojedrijo. Homeostazna eliminacija starejših tkiv poteka z dehidracijo («sušina», »zrelina»). Diskolorirani les v obliki »rdečega srca« nastaja v dveh fazah, ki sta lahko časovno močno oddaljeni ali pa si tekoče sledita. Uvodna ali dehidracijska faza je povsem naraven fiziološki pojav in je odvisen od globine krošnje, višine in debeline debla, medtem, ko je diskoloracijska faza izrazito fakultativna in je posledica vdora atmosferekega kisika skozi stajše odlomljene veje v dehidrirano debelno sredico (Torelli 1984, Torelli et al. 2007, Torelli, Ferlan 2008).



Slika XXX.- Homeostaza na primeru bukve: Kratka »metlasta« krošnja na masivnem deblu v gostem sestoju na rodovitnih tleh!) favorizira hitro dehidracijo debelne sredice in ob odlomu veje (podiranje, veter, sneg) vdor atmosferekega kisika in oksidativno rjavenje sušine («rdeče srce»). Dolga (stara) krošnja v pretrganemu sklepu zavra dehidracijo, praviloma tanjše in fleksibilne veje pa zmanjšujejo možnost odloma in tako diskoloracije (majhnih) sušin. (Torelli 1984, Torelli et al. 2007a,b, Torelli, Ferlan 2008).

Naslednje slike prikazujejo umetno indukcijo rdečega srca na sušini v laboratorijskih pogojih in učinke površinskih in globinskih po[kodb Torelli 1984, Torelli et al. 2007a,b

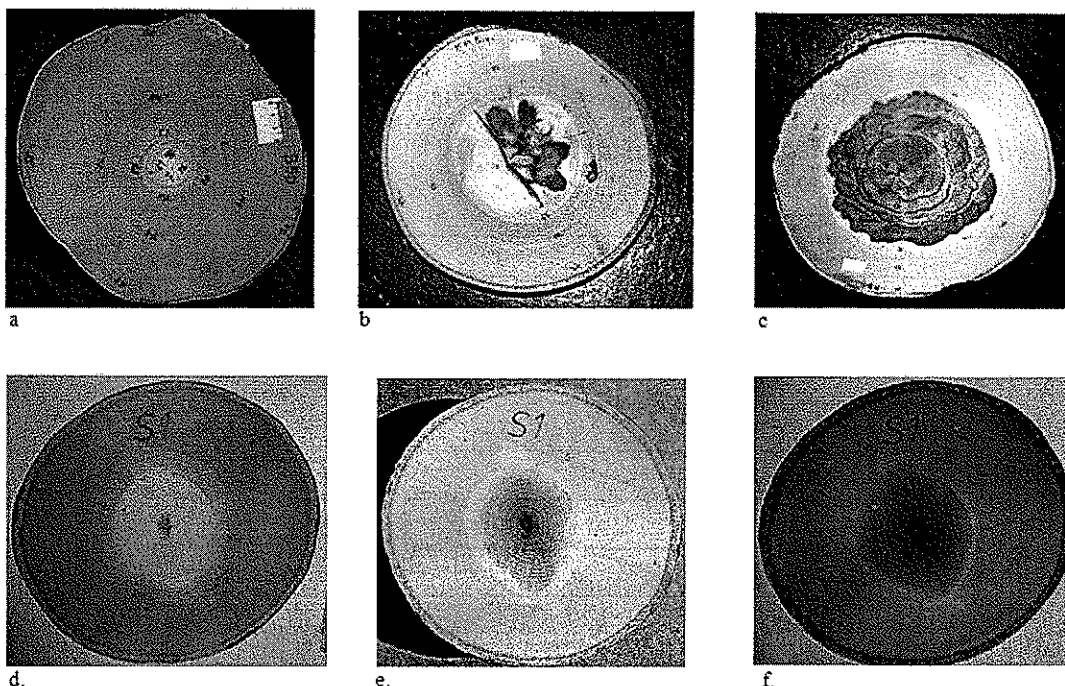


FIGURE 7 *Fagus sylvatica* L.: (a) Cross-section of a young stem without dry (ripe) wood, (b) red-heart-formation in the location of the visibly dehydrated ripe-wood- zone; (c) typical compound red heart, (d, e f) artificial induction of the red heart in the location of the dry zone

Slika XXX. Bukev (*Fagus sylvatica*) : Nastanek rdečega srca (diskoloracije) na lokaciji sušine. a. mlada bukev z globoko krošnjo in praktično brez sušine; b. nastanek rdečega srca na lokaciji sušine; c. tipično mozaično (sestavljeno) rdeče srce; d. »kapnik« z izrazito sušino; e. umetno inducirana diskoloracija na istem kolutu po nekajdnevni ekspoziciji zračnemu kisiku ob visoki relativni zračni vlažnosti: nastanek površinskega rdečega srca, ki ga obdaja suha cona; f. isti kolut po daljšem času (Torelli 1984, Torelli *et al.* 2007a,b; Torelli in Ferlan 2008)

Predpogoj za nastanek rdečega srca je »sušina«, ki je posledica naravne homeostazne inducirane izsušitve debelne sredice.

Multipla regresijska analiza je dala naslednje najboljše enačbe (Torelli 1984, prim. Torelli *et al.* 2007, Torelli, Ferlan 2008):

$$Y_1 = -1,153 + 0,252 X_8 + 0,336 X_9$$

$$N = 100, r^2 = 0,66$$

$$Y_3 = -2,496 + 0,280 X_8 + 0,156 X_9$$

$$N = 100, r^2 = 0,47$$

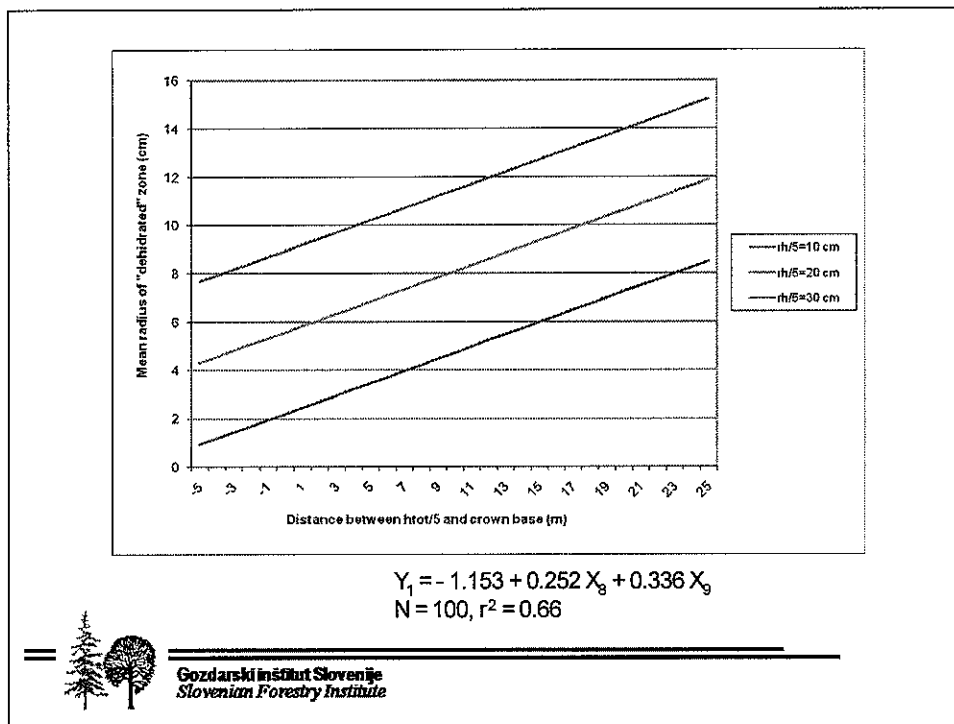
Legenda

X_8 = razdalja od $h_{tot}/5$ do baze krošnje (m)

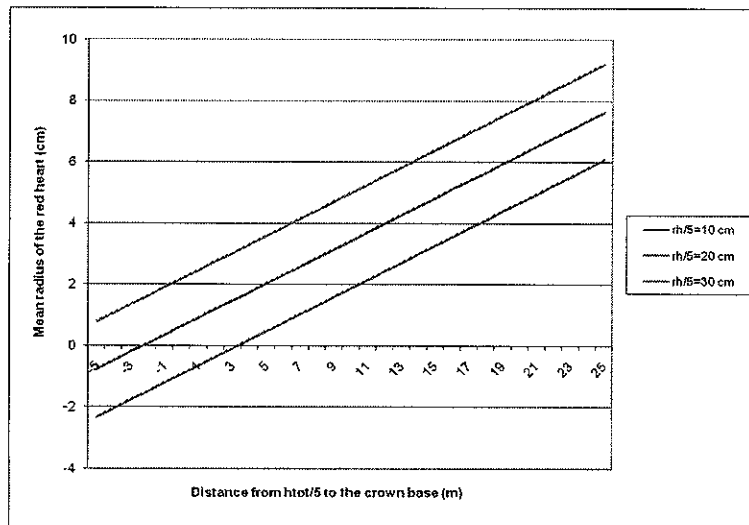
X_9 = srednji drevesni polmer na višini $h_{tot}/5$

Y_1 = srednji polmer dehidrirane cone ($W \leq 45\%$) navišini $h_{tot}/5$ (cm)

Y_3 = srednj polmer rdečega srca na višini $h_{tot}/5$ (cm)



Slika XXX. Bukev (*Fagus sylvatica*): zveza med srednjim polmerom dehidrirane cone ter debelino drevesa in razdaljo od $h_{tot}/5$ in bazo krošnje (Torelli 1984, Torelli *et al.* 2007a,b, Torelli in Ferlan 2008).



$$Y_3 = -2.496 + 0.280 X_8 + 0.156 X_9$$

$$N = 100, r^2 = 0.47$$

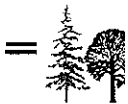
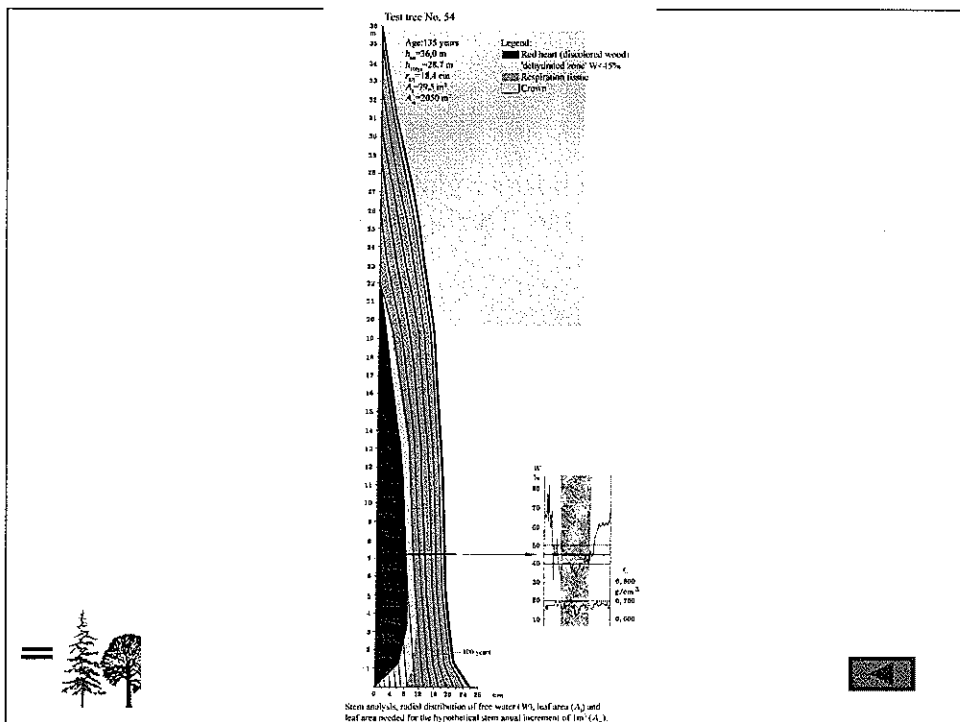


Gozdarski inštitut Slovenije
Slovenian Forestry Institute

Slika XXX.- Bukev (*Fagus sylvatica*): zveza med polmerom rdečega src ter polmerom drevesa in razdaljo od $h_{tot}/5$ in bazo krošnje

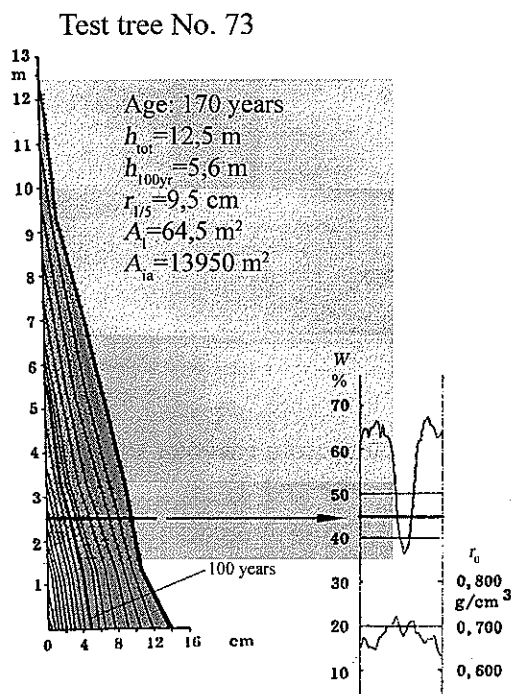
(Torelli 1984, Torelli *et al.* 2007a,b, Torelli in Ferlan 2008). Enačbe jasno kažejo, da so debela drevlesa s kartkimi krošnjami nagnjena k zgodni tvorbi sušine in rdečega srca ter obratno.

Naslednji sliki prikazujeta tipično »rdečo« bukev in »belo« bukev



Stem analysis, radial distribution of free water (W), leaf area (A_L) and leaf area needed for the hypothetical stem annual increment of 1m (A_s).

Slika XXX. Bukev (*Fagus sylvatica*): debela sestojna bukev s kratko krošno in posledično z obširno dehidrirano cono (rumeno) in posledično z obširnim rdečim srcem, ki je nastal po odlomu starejše veje na lokaciji dehidrirane cone (Torelli 1984, Torelli *et al.* 2007a,b, Torelli in Ferlan 2008)



Legend:

- Red heart (discolored wood)
- 'dehydrated zone' $W < 45\%$
- Respiration tissue
- Crown

Slika XXX.- Bukev (*Fagus sylvatica*): Stara bukev z globoko krošno in posledično skromno dehidracijo ter brez srca. (Torelli 1984, Torelli *et al.* 2007a,b, Torelli in Ferlan 2008)

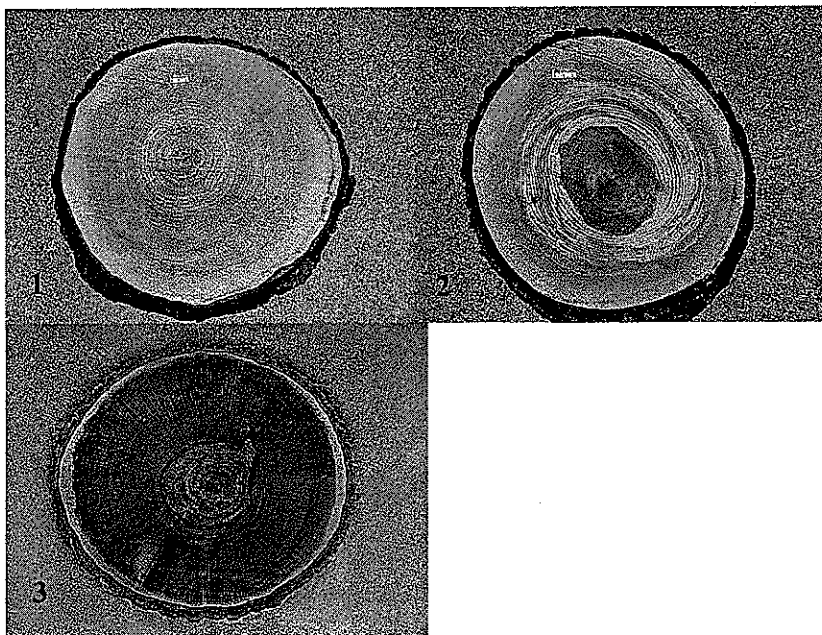
4.2 Črna jelša (*Alnus glutiosa* (L.) Gaertn.)

Kot kažejo pričujoče razisave je situacija pri črni jelši podobna kot pri bukvi. Tudi jelša ima nima jedrovine in črnjve, pri čemer se homeostazna eliminacija živega tkiva debelne sredice vrše –kot pri bukvi–vrši z dehidracijo. Dehidrirana sredica se po poškodbi diskolorira, pri čemer nastane rjavo srce.



Slika XXX.- Črna jelša (*Alnus glutinosa*): Rjavo srce, ki ga obdaja značilna suha cona – podobnost z bukovim rdečim srcem je popolna! (Orig.)

Črna jelša (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) predstavlja v Prekmurju gospodarsko pomembno drevesno vrsto, kjer tvori večje strnjene sestoje in je zaradi hitrega priraščanja cenjena že stoletja. V prekmurski Polani oblikuje čiste sestoje, ki sodijo med najlepša naravna jelševja v Evropi. V sistemu gospodarjenja s slovenskimi gozdovi predstavljajo izjemo, saj temelji njihovo gospodarjenje na velikopovršinskih golosečnjah. Kljub takemu gospodarjenju je zaradi intenzivne nege zagotovljen donos visokokakovostnega lesa z upoštevanjem ostalih ekoloških funkcij gozda (Mlinšek 1960, Nemesszeghy 1986, Kecman 1999). Je hitrorastoča vrsta, ki pri starosti npr. 60 let dosega zavidljive dimenzije (prsni premer 45 cm, višine do 32 m), zato jo upravičeno imenujejo »prekmurska smreka«. Drugod v Sloveniji je nizka, manjšinska drevesna vrsta, ki poseljuje vlažna in mokra rastišča poplavnih ravnic, močvirij in nižin ob vodah in kjer z njo gospodarijo kot panjevcem. Prekmurje predstavlja njeno optimalno rastišče, kjer je praktično brez konkurence (Nemesszeghy 1986), saj edina prenaša trajne ali občasne poplave in je kljub visokemu staležu divjad ne poškoduje. Les se odlikuje po rdeče-oranžni barvi (slika 1), ki ga pridobi zaradi oksidacije takoj po poseku. Posebnost predstavlja diskoloracija sredice - rjavo srce.



Slika XXX. Črna jelša (*Alnus glutinosa*): 1. jelša z globoko krošnjo brez sušine; 2. sestojna jelša s kratko krošnjo s sušino in nastajajočim rjavim srcem; 3. svež presek z intenzivno obarvano starejšo beljavo in rjavim srcem z intenzivno obarvano suho cono. *Orig.()

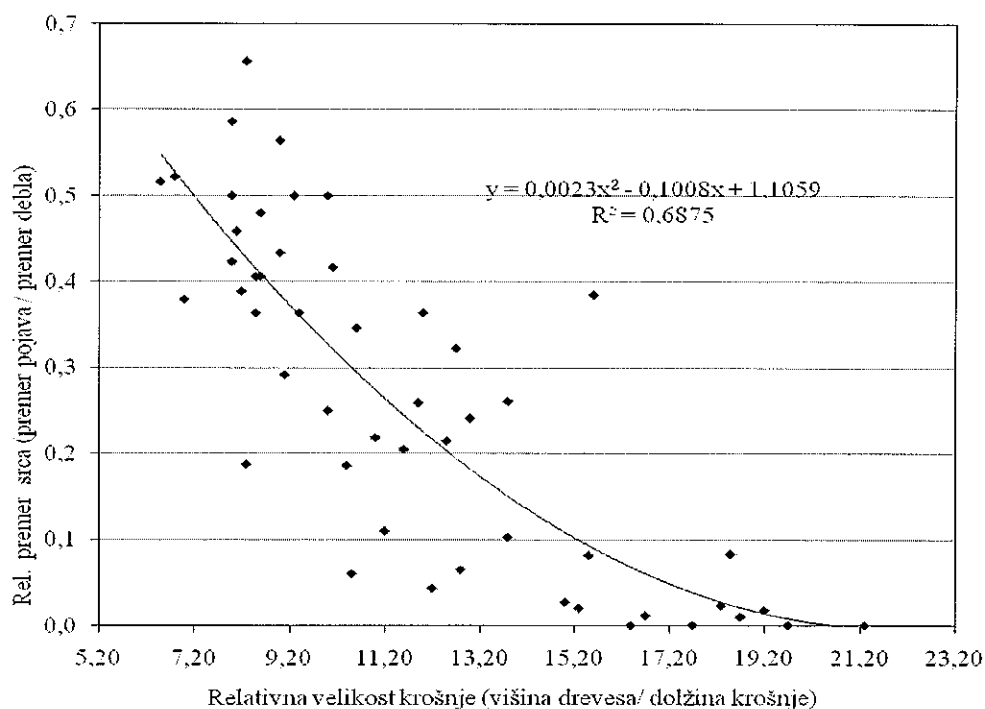
Sveža jelševina se po poseku oksidativno obarva intenzivno rdečeoranžno. Raziskave jelševine iz Velike Polane kažejo, da je "rjavo srce" pogostejše pri starejših, visokih in debelih jelšah s kratko krošnjo. Z raziskavo smo želeli določiti zvezo med obsegom diskoloracije (rjavo srce) in osnovnimi drevesnimi parametri pri jelši ter primerjati pojav nastajanja diskoloracije primerjati z nastankom rdečega srca pri bukvi.

Material in metoda

Vzorci za raziskavo so bili odvzeti pozimi 2003/04v enodobnem, homogenem sestoju s starostjo 65-70 let, na lokaciji Velike Polane (46° 35' 27,71" N; 16° 21' 32,76" E). Povprečna višina testnih dreves je 29,6 m in srednji premer 33,9 cm. V analizo je bilo vključenih 51 naključno izbranih dreves. Primerjali smo različne sestojne parametre: višino, prsni premer in premer na mestu odvzema vzorca, višino začetka krošnje in njeno dolžino. V analizo so bila vključena le drevesa dominantnega cenotskega statusa (vladajoči osebki). Vzorce za določitev vlažnostnega profila smo odvzeli na približno 1/5 višine drevesa, kjer so sekundarni pojavi pčravloma najbolj izraženi in jim še isti dan gravimetrično določili vlažnostne profile. Pri nekaj tipičnih drevesih smo izračunali vlažnosti profil v obliki razmerja kapilarna voda/plini, kjer je eliminiran vpliv gostote lesa. Korelirali smo pojav in obseg diskoloracije na 1/5 drevesene višine (h/5) z višino drevesa, prsnim premerom, premerom na h/5 in krošnjijskim indeksom (rel. dolžina krošnje glede na totalno višino drevesa).

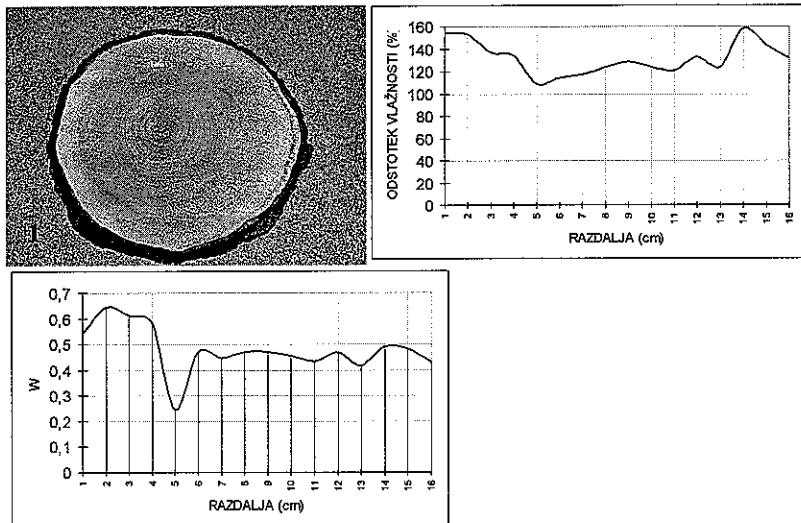
Rezultati

Potrdili smo odvisnost obsega diskoloracije od osnovnih drevesnih parametrov, predvsem od položaja drevesa v sestoju, kot ga kaže krošenjski indeks. Med robnimi in sestojnimi drevesi so značilne razlike v dolžini krošenj in obsegu pojava na mestu odvzema vzorca. Najvišja korelacija ($R^2 = 0,69$) obstaja med razmerjem med višino drevesa in dolžino krošnje ter razmerjem med premerom rjavega srca in premerom drevesa. premer debla na višini $h_{tot}/5$.

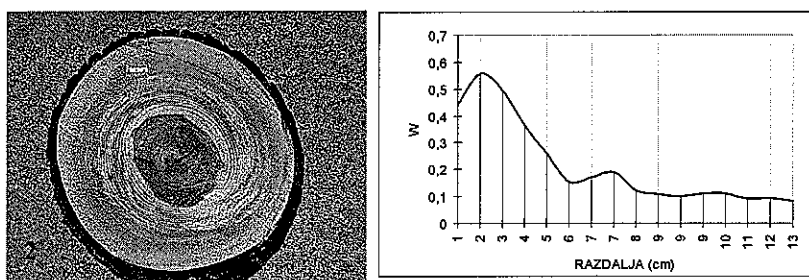


Slika XXX: Korelacija med relativnim premerom rdečega srca in velikostjo krošnje pri črni jelši.

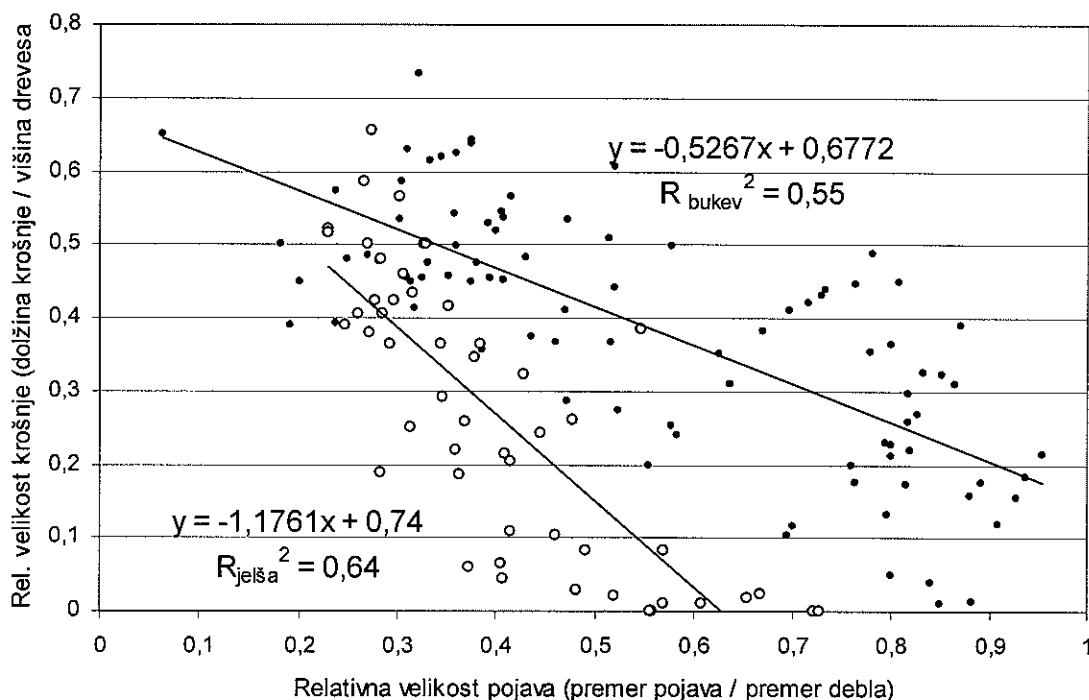
Primerjava 21 robnih in 30 sestojnih dreves se v višini ni razlikoval, značilne pa so bile razlike v dolžini krošnje, (robna drevesa srednja dolžina krošnje 15,3 m, in sestojna drevesa 9,6 m; $t=7,14^{***}$; $df 49$). Premer rjavega srca je bil pri robnih drevesih z daljšo krošnjo v povprečju 3,3 cm, in pri sestojnih drevesih 11,4 cm; $t=6,57^{***}$; $df 49$).



Slika XXX. Črna jelša (*Alnus glutinosa*). Testno drevo št. 1 (robno drevo z dolgo krošnjjo): $h_{\text{tot}} = 32,5$ m, dolžina krošnje 17,9 m, vzorec odvzet na višini 6,7 m. Debelna sredica brez sušine. Vlažnostna profila določena gravimetrično (zgoraj desno) in kot razmerje med kapilarno vodo W in plini. (Orig.)



Slika XXX.- Črna jelša (*Alnus glutinosa*). Testno drevo št. 2 (sestojno drevo s kratko krošnjjo): $h_{\text{tot}}=28,1$ m, dolžina krošnje 8,0m, vzorec odvzet na višini 6,2 m. debelna sredica s sušino in rjavim srcem. Vlažnostna profila določena gravimetrično (zgoraj desno) in kot razmerje med kapilarno vodo W in plini. (Orig.)



Slika XXX Primerjava relativne velikosti diskoloracije pri bukvi in jelši v odvisnosti od velikosti krošnje

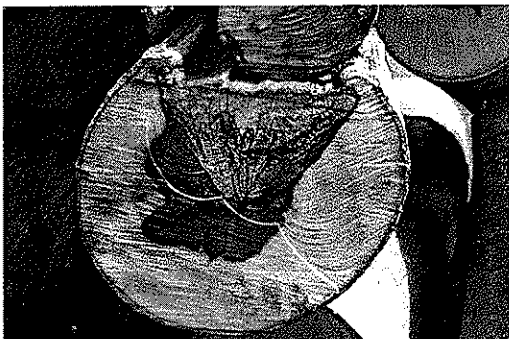
Za nastanek diskoloracije pri obeh vrstah, ki ne ojedrita, velja podoben princip. Pri bukvi je jasna korelacija med dehidracijo in diskoloracijo, diskoloracija poteka v dveh fazah, pri jelši se zdi, da pojava sovpadata in potekata simultano. Diskoloracija pri jelši poteka podobno, kot pri bukvi, zveza med diskoloracijo in višino drevesa je bolj izražena pri bukvi, najverjetneje zaradi edafske pogojenosti. Jelša namreč ne uspeva na tako raznolikih rastiščih kot bukev, zato ni mogoče pridobiti vzorcev jelše iz edafsko različnih razmer. Raziskava je bila zato bolj osredotočena na izbor in dokaz razlik med robnimi in sestojnimi jelševimi drevesi. Zaradi edafske specifičnosti je krošnjiški indeks skoraj izključno odvisen od položaja dreves na robu ali v sestoju, zato je napoved pojava pri bukvi zaradi večje variabilnosti pojavnih oblik testnih dreves natančnejša.

5. KARAKTERIZACIJA STAROSTNIH SPREMEMB IN POŠKODB PRI BUKVI; SMREKI IN JELKI

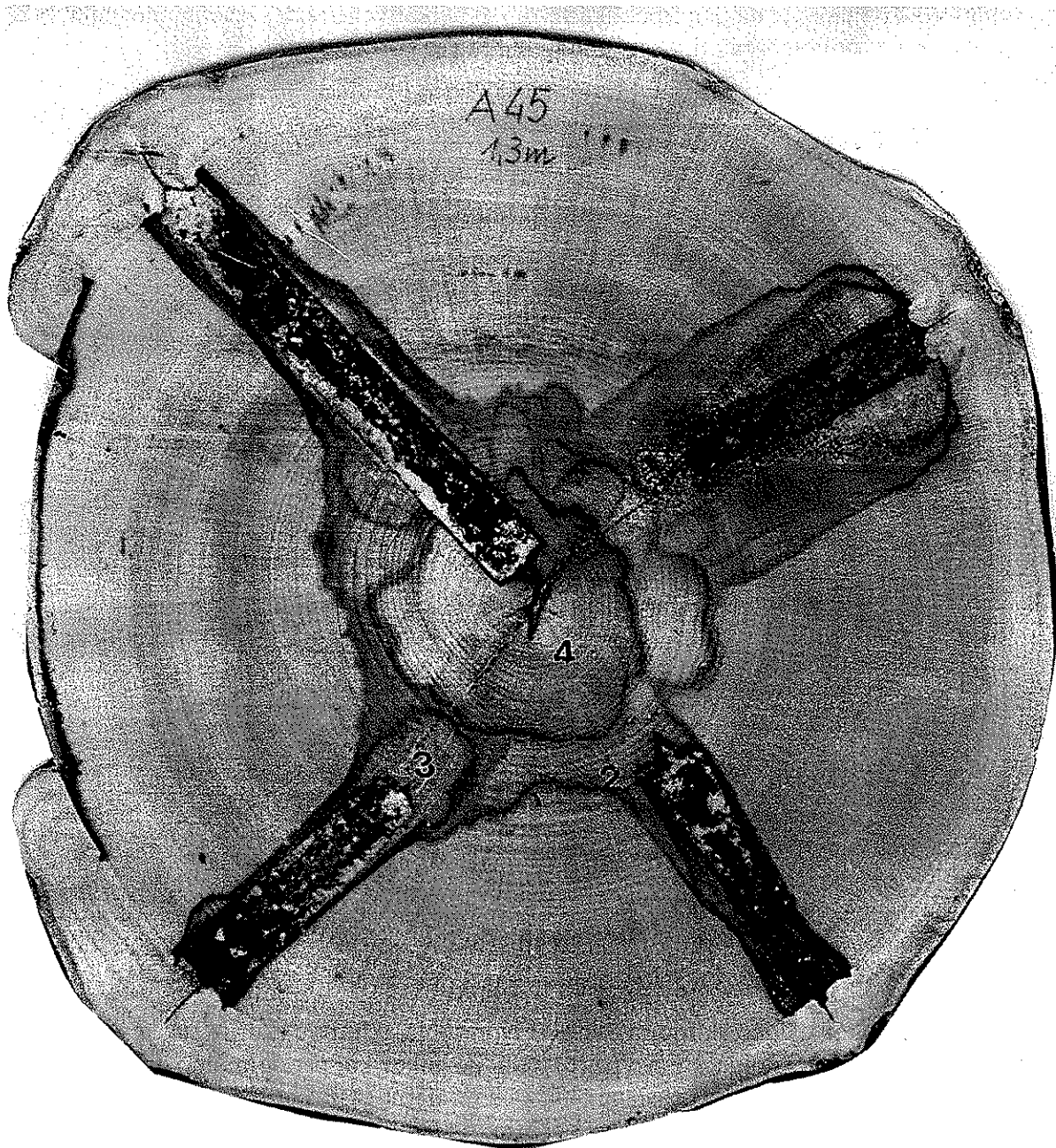
5.1 Bukev (*Fagus sylvatica* L.)

S starostjo in dimenzijami se povečuje obseg dehidrirane sredice (»sušina«, »zrelina«) in možnost nenaravnega odloma starejših vej brez predhodno nastale tesnile zaščitne cone predvsem pri podiranju drevja in zaradi žleda. Zaradi razlike v parcialnih tlakih kisika, skozi nezaščitene (tj. brez predhodno nastale zaščitne cone) vejne štrclje vdre zračni kisik in v procesu encimskega rjavenja obarva (diskolorira) neojedrelo sušino. Skozi iste štrclje se izvrši tudi kolonizacija in rakroj diskolorirane sredice. Če »rdeče srce« ni okuženo

predstavlja celo dekorativno posebnost. Zmanjšana permeabilnost rdečega srca je posledica otiljenja, ki je odziv na dehidracijo. Omejitve obsega rdečega srca za železniške pragove bi morala enako veljati za sušino! Tile preprečujejo globinsko zaščito lesa (pragovi) in iztiskanje proste vode v procesu luščenja furnirja »nemiren« rez). Večinoma pa se rdeče srce slej ali prej okuži in je neuporabo za vrednejše rabe. Rdeče srce predstavlja –kot diskoloriran les na splošno- pravloma trudi mokrino. Mehanizem vlaženja utegne podoben vlaženju mokrega srca pri jelki in drugod (npr. rjavo srce pri topolu) (Torelli *et al.* 2007). »Nedolžne« površinske poškodbe, ki nastanejo zlasti pri poseku in spravilu slej ali prej povzročijo razkroj tkiv, ki so starejša »od dneva« oškodovanja (modelni koncept CODIT!)



Slika XXX. Bukev (*Fagus sylvatica*) Diskolorirani les (»rdeče srce«), ki se je združil z razkrojem, ki ga je povzročila površinska poškodba nastala pri gradnji prometnice. (Orig.).



Slika XXX. Bukev (*Fagus sylvatica*): tipični učinki 4 leta starih površinskih (odstranitev skorje) in globinskih poškodb (vrtanje) v prsni višini (1.3 m). Odstranitev skorje sproži nastanek zelo učinkovitega zaščitnega lesa na površini, medtem ko vrtanje povzroči dodatno diskoloracijo (2) ob že prisotnem rdečem srcu (4) in razkroj (3). Nazorno se vidi, da je kompartmentalizacijski potencial lesa na periferiji drevesa zelo močan, v starejši, manj vitralni, beljavi pa šibak. Učinki vrtanja so podobni odlomu veje. (Orig.)

Iz sledov preraslih mest odlomov vej pri peridermalnih drevesih (mpr. bukev) ali pri drevesih, ki še ne tvorijo lubja (ritidoma) je mogoče sklepati na velikost in globino odloma veje (slepice). *Kitajski brki* (angl. *anglemark*, nem. *Chinesenbart*) so lokasta guba skorje, ki se sloči nad mestom odloma pri drevesih vrstah z gladko skorjo, zlasti pri bukvi (cf. Torelli 2000). Sâmo mesto odloma veje označuje brazgotina - *pečat* (nem. Siegel). Pod njim se nahaja *slepica*- slepa grča. Pri bukvi, ki nima lubja, ostanejo kitajsk brki in pečat

Višina brk (cm)	2	6	10	14	18	22	26	30	34	36
37,8										

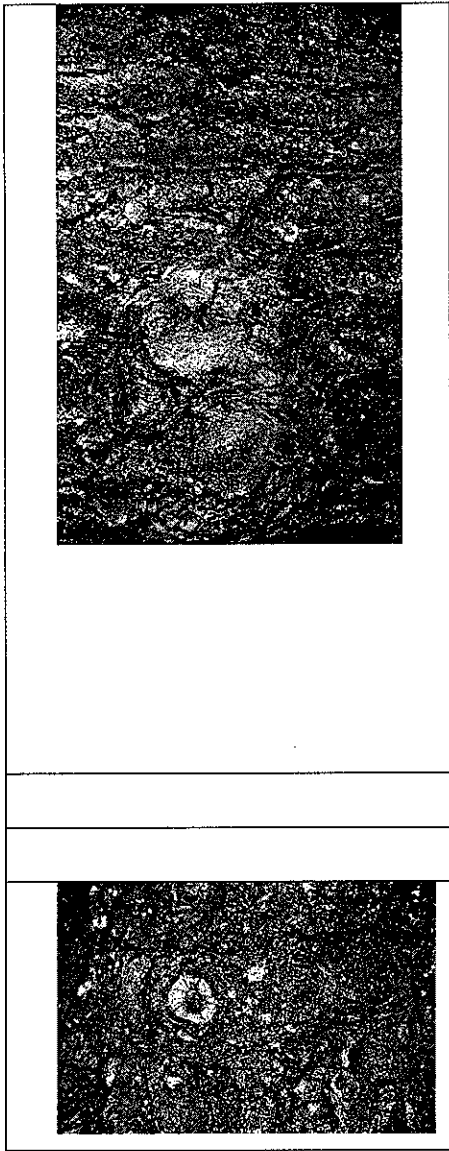
Po istem viru obstaja zveza med višino pečata in debelino odlomljene veje:

Višina pečata (cm)	1,5	3,5	5,5	7,5	9,5	11,5
Debelina veje (cm)	1	2	3	4	5	6

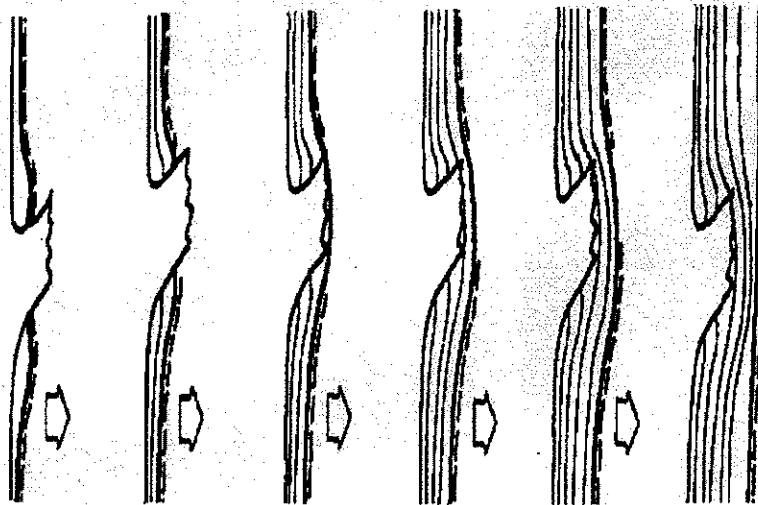
Višina pečata je praviloma približno dvakrat večja od premera veje. Z debelitvijo drevesa se pečat razteguje v vodoravni smeri (istočasno se naklon brk zmanjšuje). Zmanjševanje višine pečata je v primerjavi s širjenjem v vodoravni smeri precej manjše. Iz višine in širine pečata je mogoče sklepati tudi na globino slepice, vendar je zveza šibka. Če je razmerje med višino in širino pečata 1:4 ali več, potem naj bilo odlomljeno mesto v notranji polovici debelnega premera.

Opomba: Pri drevesih z luskasto skorjo (npr. hrasti, jesen, jelša, topol) je situacija povsem drugačna. Pri teh vrstah sledi skorja debelinski rasti na drugačen način. Prvi (površinski) felogen površinsko ne raste, niti v skorji ne nastaja ekspanzijsko tkivo, pač pa drevo vsakih nekaj let pod prvim peridermom, tvori nove, globinske periderme v obliki krajših lokov. Ti prekinajo dotok hrane v tkiva nad njim, ki zato odmro. Odmrlo skorjo, praviloma temnejše barve, nad najmlajšim (tj. najglobjim) peridermom imenujemo *mrtvo* ali *zunanj*o skorjo *lubje* ali *ritidom*.

Sledi odpadlih vej pri vrstah z lubjem imenujemo *rože* (angl. *rose*; nem. *Rose*, *Rosette* ali *Röschen*, *Taler* ali *Ochsenauge*. (cf. Erteld 1957, Erteld, Matte, Achtelberg 1962, Torelli 2001a). Rože predstavljajo krožne brazgotine (nem. Rundnartben), ki glede na način nastanka ustrezajo »pečatom« oz. »bradavicam« pod »krotnimi« brazgotinami pri peridermalni bukvi. Slika XXXX prikazuje nastanek »rože«, sl. 2 pa začetek preraščanja odžagane veje z nabrekli kalusa in ranitvenega lesa. Na sl.3 je mlada roža. XXXX Tik pod površino kaslusnega tkiva je nastal felogen in pod njim nov kambij, ki se je združil s stari ob rani (npr. Esau 1969). Kambij je tvoril navznoter sekundarni ksilem (»#les«) in navzven sekundarni flome (»ličje«). Nastal je tudi že prvi globinski felogen oz. periderm in lubje nad njim, ki je zvezdasto razpokalo. Sl. 3 kaže starejšo rožo in sl. 4 še starejšo, ki odpadlo vejo označuje le še grčast izrastek. Sledi odpadlih vej ostanejo vidne tudi do 150 let. Rože nastanejo tudi na mestih, kjer smo odstranili epikormske pognjske, ki so odgnali iz »spečih« in adventivnih popkov. Iz konfiguracije lahko dokaj zanesljivo sklepamo na debelino veje in globino odloma (Schulz 1954, Erteld, Achtelberg 1955). Debla z velikimi rožami niso primerna za izdelavo furnirja. Na furnirskih listih pomeni roža mesto s krožnim ali vrtinčastim potekom vlaken. Lahko nastanejo tudi luknje.



Slika XXX. Razvoj rože pri gradnu (Torelli 2001a) (Orig.)

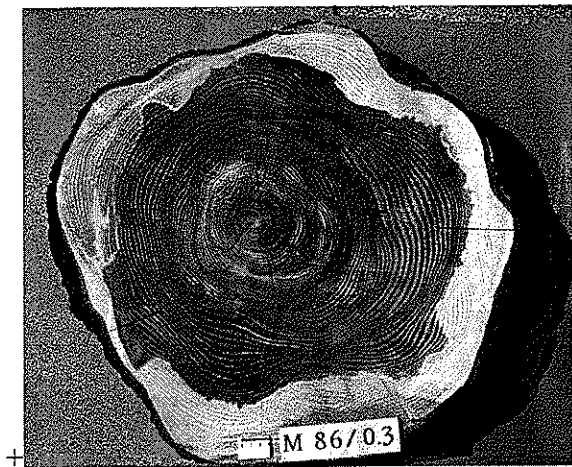


Slika XXXX,- Nastanek rože (cf. Torelli 2001a)

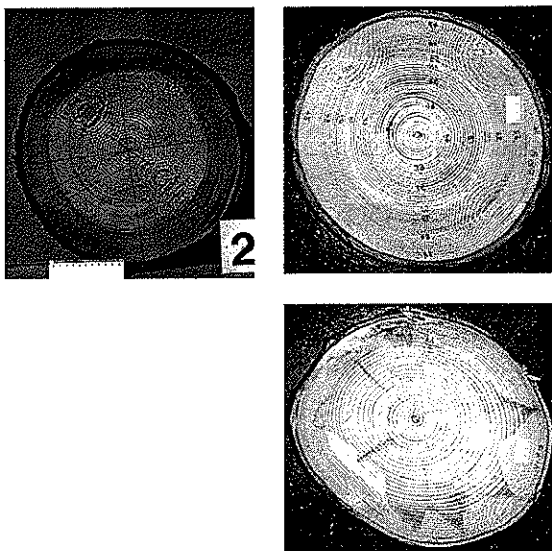
5.2 Jelka (*Abies alba* Mill.)

Jelka ima podobne starostne težave kot smreka. Tudi njena jedrovina je zaradi nizke vsebnosti in šibke toksičnosti polifenolnih jedrovinskih snovi dokaj neodporna. Praktično nemogoče je najti odraslo jelko brez bakterijsko in glivno okuzženega mokrega srca (Torelli *et al.* 2007a). Okužbe potekajo preko odmirajočih starejših korenin in štrcljev starejših vej skoti katere mimo beljave v jedrovino poteka kolonizacija in atmosferska voda. Kot pri smreki se tudi pri jelki okužbe prenašajo tudi preko koreninskih fuzij starejših vej. Koreninske fuzije so pri jelki na krasu še posebej pogoste. Situacija za spojitev korenin sosednjih dreves je še posebej ugodna v skeletnih tleh, kjer se korenine zlahka zagozdijo. Fuzija med matičnim drevesom in mladjem omogoča preživetje v močnem zasenčenju !! (Torelli neobj.) Jelovina je kritično nagnjena k kolesivosti zaradi tangencialnih parenhimatiziranih šibkih mest nastalih po površinskih poškodbah in ob »pomoči« sproščujočih se radialnih nateznih rastijskih napetosti in nihanja drevja v vetru. Pokanje je zlasti pogosto na lokaciji mokrega srca zaradi bakterijske korozije srednjih lamel (cf. Torelli *et al.* 2007). Danes skorajda ni mogoče najti jelke brez diskoloriranega lesa katerega vlažnost pa ni visoka, zato je ime »mokro srce« zanj problematično. Situacija je nenavadna in kaže na možnost, da predstavlja mokro srce vodni rezervoar, ki pa se je izsušil v vse pogostejših trdovratnih poletnih sušah !? Pomenljivo je naše opažanje (Torelli *et al.* 2007), da kljub sušam prirastek jelke ni prizadet. Nezmanjšani prirastek kljub dolgotrajnim sušam vsekakor govori o koristni vlogi mokrega srca kot vodnega depoja. V tem je bistvena razlika od situacije »umiranja jelke« v osemdesetih letih prejšnjega stoletja (cf. Torelli *et al.* 1986, Torelli *et al.* 1999). Za vlaženje mokrega srca je več možnosti: bakterijski metabolizem, kapilarnost, koreninski tlak, ozmotski transport, penetracija skozi vejne štrclje (cf. Torelli *et al.* 2007). Vsekakor pa je jelka izjemno občutljiva na mehanska poškodovanja. Zavedati se je treba, da v smislu modelnega koncepta CODIT dokazljivo propadejo vsa tkiva starejša od dneva poškodovanja (slika).

Omenimo, da se lahko iniciirane razpoke v stoječem drevju pokažejo šele med tehničnim sušenjem, ko nastajajo sušulne napetosti. (slike)



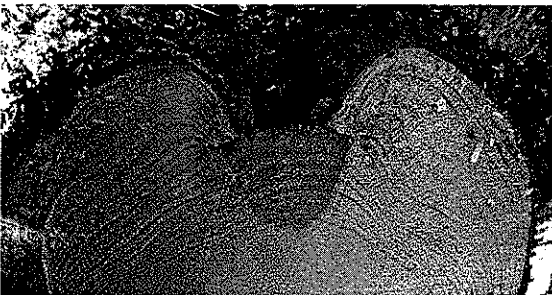
Slika XXX.- Jelka (*Abies alba*). Tipično mokro srce, ki delno že radiira v beljavo (jedrovinsko + beljavsko mokro srce). (Orig.)



Slika XXX.- Jelka (*Abies alba*): debelni prerez s suho neobarvano jedrovino, normalno mokro srce na lokaciji (suhe) jedrovine in »abnormalno«, »beljavsko« mokro srce, ki se iz jedrovine širi v beljavo. (Orig.)



Slika XXX.- Jelka (*Abies alba*): razvoj stare površinske poškodbe; razkroj in kolesivost. (Orig.)



Slika XXX: Jelka (*Abies alba*). Dramatični učinek »majhne« površinske poškodbe nastale pri spravilu. Na mestu, kjer je bila odstranjena skorja, je nastal zaščitni les, ki pa je že »popustil«. Diskoloracija z mokrino stožčasto prodira proti debelni sredici. Bočno širjenje omejujejo strženski trakovi. Prevalitev rane in stabilizacija njenih učinkov ni bila uspešna(Orig.)



Slika XXX.- Jelka (*Abies alba*). Dvojna kolesivost . Obe površinski rani sta uspešno preraščeni. Lepo se vidi, kako je površinska poškodba inicirala tangencialno razpoko oz. nepopolno kolesivost. (Orig.)

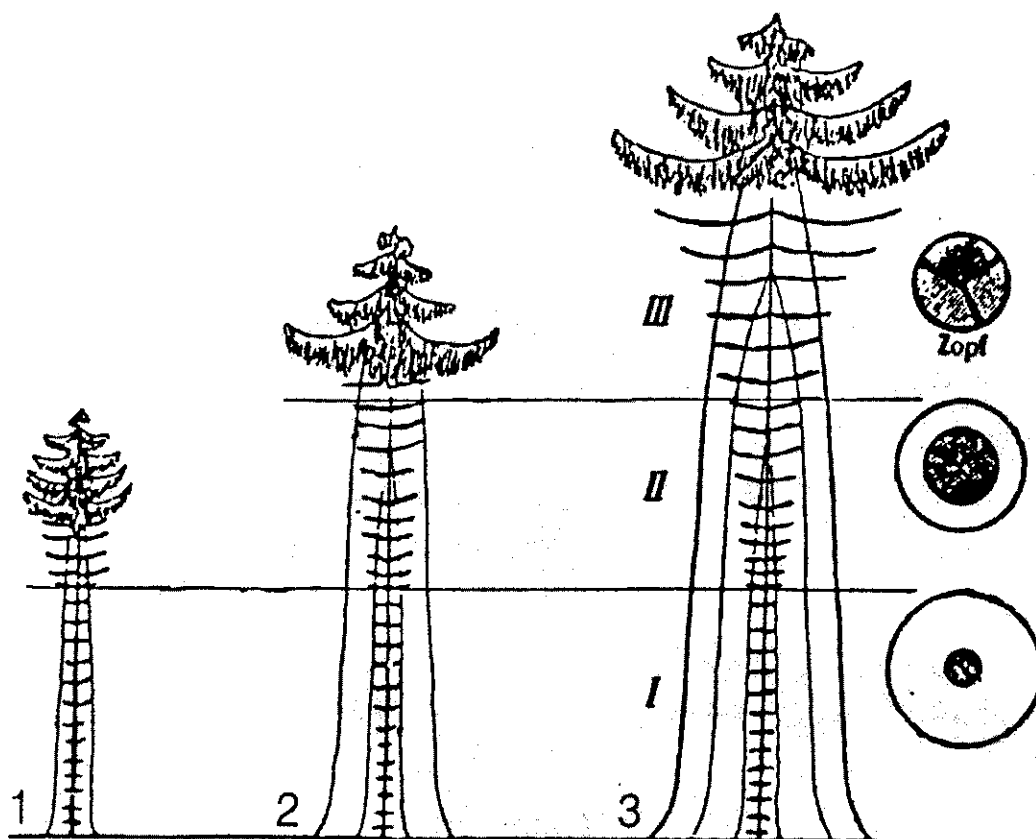


Slika XXX.- Jelka (*Abies alba*). Izvotlitev drevesnega korena po »majhni« površinski rani nastali pri spravilu (spodaj desno!). Poškodna je omogočila razkroj in kolesivost ter slednjič popoln razkroj tkiva, ki je nastal pred poškodovanjem v smislu modelnega koncepta CODIT. (Orig.)



Slika XXXX.- Jelka (*Abies alba*): dvojna kolesivost na lokaciji mehansko oslabiljenega lesa zaradi bakterijske korozije srednje lamele. (Orig.)

Veje oz. njihovi ostanki prav tako bistveno vplivajo na kvaliteto lesa. Vejni štrclji, ki jih je v starejšem spodnjem delu preraslo deblo in vidni štrclji ter odmrle veje v zgornjem, mlajšem delu tvorijo obrnjen stožec (SLIKA). Naravno odmiranje vej je dolg proces in vključuje formiranje *zašitne cono* (angl. *protection zone*; nem. *Schutzzone*) na bazi veje z biocidnimi smovmi na polifenolski osnovi pri listavcih in terpenski osnovi pri iglavcih. Ko veja listavca odmre, nastane prva kemična meja nekaj centimetrov stran od debla. Do tukaj lahko prodro razkrojni organizmi in tukaj je mesto bodočega odloma mehansko oslabiljene trohnjene veje (»slepica«). Nastane razmeroma dolg štrclj. Kasneje lahko v smeri debla nastane še več mej. Najgloblja ima obliko obrnjenega stožca. Pri iglavcih se zaščitna smola odlaga v bazalnem delu vejne sredice še ko je veja živa. Odmrta veja se odlomi na mestu, do koder sega smolna impregnacija vejne sredice! Obrasli vejni štrclji so vir izpadnih grč (angl. *loose, encased, black knot*; nem. *Schwarzast, loser /ausfallener Ast, nicht verwachsener Ast, Durchfallast*).



Slika XXX.- Čiščenje vej in nastanek grč pri iglavcu. Cona grč predstavlja obrnjen stožec: (kronološko najstarejše) najtanjše in najkrajše odmrle veje na bazi drevesa se nahajajo v juvenilni sredici. Akropetalno postajajo veje vse debelejše in odmrli vejni štrclji vse daljši izpadne grče. (Holzlexikon 1988 1. del, s. 61)

Zasmoljenost vejne baze omogoča neproblematično obvejevanje živih in mrtvih vej pri iglavcih ne glede na debelino veje. Ker je zaščitna cona bodočega odloma veje pri listavcih lokalizirana na obodu vejnega ovatnika (angl. *branch collar*, nem *Astkragen*) rez veje tik ob deblu ni mogoč. Listavcev zato ne obvejemo. (Obvejevanje listavcev izvajajo arboristi pri urbanem drevju in sodi med najbolj zahtevne posege) Pri odlomu živih vej (npr. nestrokovno podiranje, snegolom, vetrolom) listavcev zaščitna cona ne nastane. Tedaj predstavlja odlom veje globoko rano in odprta vrata za kolonizacijo, infekcijo in razkroj. Pri bukvi npr. odlom žive veje brez zaščitne cone omogoči vdor atmosferskega kisika v predhodno dehidrirano sredico (»sušino«) in encimsko rjavenje (»rdeče srce«), ki mu slej ali prej sledi infekcija in razkroj. V redkejših primerih rdeče srce ni okuženo in predstavlja dekorativno posebnost in je uporabno za najrazličnejše izdelke. Večinoma pa je rdeče srce okuženo s sledovi razkroja ali pa povsem izvotljeno in predstavlja najhujšo specifično napako bukovine. Nevarni« pa so tudi štrclji starejših vej npr. jelki., potem ko jih beljava preraste. Ob veji lahko prodira atmosferska voda (in okužba) v jedrovino (»moko srce«). Veje in grče so na bazi nekdanje veje zaradi tvorbe reakcijskega lesa ekscentrične rasti eliptične.



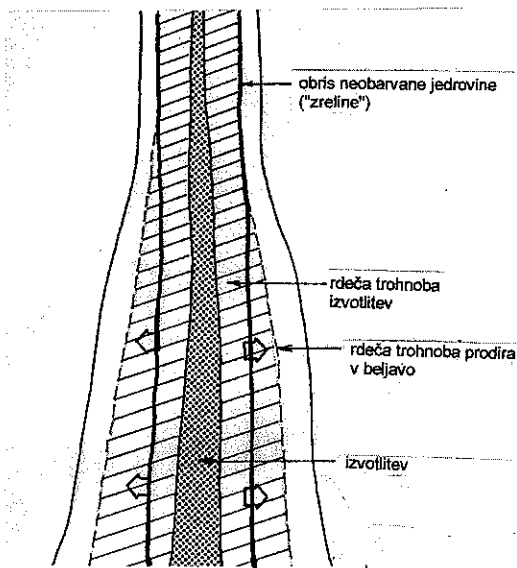
Slika XXX. Jelka (*Abies alba*). Zgoraj: odmrli del starejše veje že sega skozi beljavo; možnost kolonizacije in dotoka padavinske vode v neobarvano jedrovino ob veji. Spodaj: odmrli del starejše veje sega skozi beljavo; okužba in dotekanje padavinske vode. (Orig.)



Slika XXX.- Jelka (*Abies alba*): dotekanje vode skozi odmlo vejo, ki sega skozi beljavo v neobarvano jedrovino; eden od virov vode za »mokro srce«. (Orig.)

5.3 Smreka (*Picea abies* (L.) Karsten).

S starostjo se povečuje obseg neobarvane jedrovine, ki pa ja zaradi majhne količine jedrovinskih snovi in njihove majhne toksičnosti slabo odporna. V njej se zlahka razširi »rdeča trhonoba«, ki v razvitem stadiju (izvotlitev) prodira tudi v beljavo in zaradi homeostaze povzroči stekleničasto odebelitev korena drevesa. (Torelli 2002b, originalna interpretacija). Rdeča trhonoba (*Heterobasidion annosum*, sin. *Fomes annosum*) se širi v sosednjo drevje preko koreninskih fuzij starejših vej (cca 3 cm). Le takšne korenine so dovolj toge, da pri medsebojnem drgnjenju pri nihanju debel v vetru povzročijo kontakt kambijev iz zraslost korenin (prim. Rayner in Boddy 1988, s. 363.)

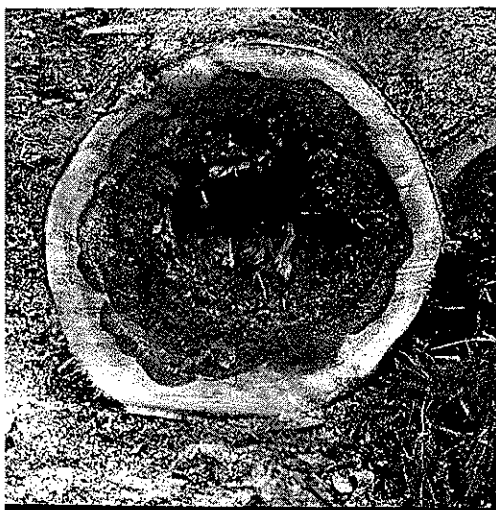


Slika XX: Smreka (*Picea abies*) : stekleničasta odebelitev korena drevesa zaradi prodiranja rdeče trohnobe iz jedrovine v beljavo.

Zaradi eliminiranja beljave ostaja več hrane oz. energije kambiju za večji debelinski prirastek. (Torelli 2002b)



Slika XXX. Smreka (*Picea abies*): Razkrojena sredica zaradi rdeče trohnobe z ohranjenimi, s smolo prepojenimi bazalnimi deli vej. (Orig.)



Slika XXX.- Smreka (*Picea abies*): Razkrojena debelna sredica zaradi rdeče trohnobe, ki mestoma že prodira vbeljavo. (Orig.)

Zaradi koncentracije smole na bazi vej (»smolni stožec«), je mesto morebitnega odloba zatesnjeno, kar omogoča varno obvejevanje tanjših vej. Zgodnje obvejevanje živih vej preprečuje nastanek izpadnih grč in povečuje kvaliteto lesa. Zaradi prepojenosti vejnih baz s smolo, ostajajo dokaj dolgi štrclji odmrlih vej še dolgo na deblu in so vir neželenih izpadnih grč!« Starejše odlomljene veje segajo skozi beljavo v slabo zaščiteno jedrovino in omogočajo okužbo in dotok vode.

6. POVZETEK

Starostne spremembe kot so ontogeneza, juvenilni les in prehod v zreli/adultni les, rastne posebnosti (spiralna rast, grče, reakcijski les), ojedritev, dehidracija debelne sredice, posredno pa tudi rodovitnost rastišča in cenotski status, določajo tehnološko in uporabnostno vrednost lesa. Načelno sta beljava zaradi visoke vlažnosti in in jedrovina zaradi biocidnih jedrovinskih snovi v celičnih stenah bolj ali manj zavarovani pred glivno kolonizacijo in razkrojem. Na njun prostorsko-časovni razvoj po poškodovanju vplivajo poleg načina in obsega poškodovanja in lesnih lastnosti, še vrsta in virulenca škodljivcev, kompartmentalizacijski potencial in lesna vlažnost. Omenimo, da je vlažnost dehidrirane sredice pri bukvi ter vlažnost smrekove in jelove jedrovine nad varovalno vlažnostjo (pribl. 20%) in zato niso varne pred okužbo in razkrojem. Stroka praviloma podcenjuje učinek poškodb na degradacijo kvalitete lesa, ker mnogokrat ne pozna ali ne želi priznati dramatičnega razvoja njihovih degradacijskih učinkov. S staranjem se povečuje obseg in delež mrtvih tkiv ter možnost poškodovanj, slabi pa tudi kompartmentalizacijski potencial živega lesa. Vpliv poškodb pri višji starosti je mnogo večji od poškodb nastalih v zgodnjem obdobju.

Gojitvena praksa in skrbno izogibanje poškodbam pri spravilu (površinske poškodbe) in podiranju (odlomi vej-globinske poškodbe) ter gradnji gozdnih prometnic lahko veliko prispevajo k kvaliteti lesa. Nepoškodovani gozdovi producirajo kvaliteten les z možnostjo vrednejše uporabe. S kvalitetnim lesom se lahko zoperstavimo zaskrbljujočemu škodljivemu prodoru »umazanih« »konkurenčnih« materialov (plasti, kovine) pri

tradicionalno uveljavljenih rabah (pohištvo, stavbno pohištvo, v gradbeništvo). Nepoškodovani gozdovi in načrtno uveljavljanje »zdrave« rabe lesa kot surovine in energenta, bistveno prispevajo k blaženju podnebnih sprememb

Podan je pregled ontogenetskih, senescenčnih in starostnih sprememb v drevesu. Opisan je njihov možni vpliv na lastnosti in kvaliteto lesa s poudarkom odziva živega drevesa na površinske in globoke poškodbe. Med ontogenetske spremembe štejemo npr. prehod iz primarne zgradbe rastline v sekundarno in postopen prehod iz mladostnega (juvenilnega) lesa v »normalnega« zrelega (adultnega) lesa, ki jo spremlja med drugim spremembna mikrofibrilarnega kota in značilna reorientacija osnih elementov (»rasti«). Tukaj ločimo razmeroma kratkotrajne razvojne senescenčne procese od staranja (čeprav lingvistično pomenita eno in isto!). S senescenco označujemo notranje nadzorovane procese, ki potekajo na nivoju posameznih celic (lesni trahearni elementi: vlakna (traheide, vlaknaste traheide, libriformska vlakna), trahejni členi), tkiv oz. tkivnih kompleksov (beljava), organov (list, cvetni deli) in delov drevesa (veje). Trahearni elementi odmro že po nekaj tednih po zaključeni diferenciaciji in zunajkambijski rasti. Prevajalno vlogo lahko prevzamejo le mrtvi elementi brez protoplastov, medtem ko parenhimske celice ob progresivnem centripetalnemu padanju vitalnosti (staranju), živijo, dokler so del beljave: pri vrstah, ki ojedrijo, nekaj let in pri vrstah, ki ne ojedrijo (bukev, javor) oz. pri vrstah z upočasnjeno ojedritvijo (npr. beli gaber, glej tab. 1), tudi preko sto let! Senescenca je aktiven proces, ki potrebuje energijo in je intimno povezana z različnimi fazami razvoja rastline. V nalogi je opisano centripetalno zmanjševanje vitalnosti beljavi in odmrtje parenhima v jedrovini ali drastični padec zaradi dehidracije pri vrstah, ki ne ojedrijo.

Za razliko od senescence, predstavlja staranje širok spekter pasivnih in nereguliranih degenerativnih procesov, ki jih sprožajo predvsem zunanji dejavniki, tj. vsakršna poškodovanja in škodljivi vplivi. Med starostne spremembe sodijo vse spremembe, ki nastanejo po doseganju spolne zrelosti oz. ko drevo začne cveteti in fruktificirati. Poleg splošnega pešanja nastopijo škodljivi učinki okolja, (»wear and tear«), vključno s posledicami gozdnih operacij: površinske nastale zaradi gradnje gozdnih prometnic, podiranja podiranja in izvleka.

Nastanek drevesa kot »odprtega« sistema je rezultat usklajenega delovanja apikalnih in lateralnih meristemov. V primerjavi s celotno življensko dobo drevesa, so živa tkiva in organi razmeroma kratkoživi in podvrženi razmeroma hitri senescenci in periodični obnovi. Eliminacija senescentnih tkiv in organov je v vlogi vzdrževanja homeostaze znotraj drevesa, ki vzdržuje ravnovesje med poganjki, koreninami in beljavo. Odstranjevanje oz. eliminacija senescentnih organov in tkiv poteka na dva načina: (a) z abscisijo v jasno identificiranih regijah, abscisijskih conah (npr. listi, skorja, veje, korenine, trihomi) ali (b) v dinamičnem procesu ojedritve ali dehidracije debelne sredice brez pojava abscisijskih con. Senescenca in smrt, ki ju spremlja recikliranje hranil, sta pomembni za splošno ekonomijo drevesa.

Z naraščajočo starostjo in dimenzij drevesa, so eliminirani mrtvi deli debelne sredice vse bolj podvrženi poškodbam, infekciji in posledično degradaciji kvalitete lesa.

Naj na tem mestu še enkrat opozorimo na nepričakovano škodljiv razvoj »neznatnih« poškodb na kvaliteto lesa.

7. Literatura (z zvedico označe ne referenc, ki se nanašajo na pričujočo nalogo)

(Dodajte še nekaj svojih referenc)

Addicott, F.T. 1991. Abscission: shedding of parts.V: A.S. Raghavendra (izd.), Physiology of trees:273-300. John Willey & Sons, Inc.

Andrews, J.A., Siccama, T.G., Vogt, K.A. 1999.The effect of soil nutrient availability on ertranslocation of Ca, Mg and K from senescing sapwood in Atlanic white cedar. Plant Soil 208:117-123.

Arking, R. 1998. Biology of aging. Sinauer Associates, Inc. Publ., Sunderland, Massachusetts USA.

Bamber, R.K., Fukazawa, K. 1986. Sapwood and heratwood: A review. Forestry Abstr. 46:567-580.

Bannan, M.W. 1966. Spiral grain and anticlinal divisions in the cambium of conifers. Can. J. Bot. 44:1515-1538.

Bauch, J., Seehahn, G., Endeward, R. 1982. Characterisation of sapwood and heartwood in *Terminalia superba* Engl. et Diels. Holzforsachung 36:257-263.

Bosshard, H.H. 1965. Aspects of the aging process in cambium and xylem. Holzforschung 19:65-69.

Bosshard, H.H. 1966. Aspekte derAlterung in Waldbäumen. Schweiz Z. Forstw.117:168-175.

Bosshard, H.H. 1984. Holzkunde. II: Zur biologie, Physik and Chemie des Holzes, 2. izd. Birkhäuser Verlag, Basel,Boston,Stuttgart.

Brown, C.L., Sax, K. 1962. The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. American Journal of Botany 49(7):683-691.

Carlson, W.C., Harrington, C.A. 1987. Cross-sectional area relationship in root systems of loblolly and shortleaf pine. Can. J. For. Res. 17:556-558.

Carrodus, B.B. 1971. Carbon dioxide and the formation of heartwood. New Phytol. 70:939-943.

Comfort, A. 1960. Discussion section. I. definition and universality of aging. Ss. 3-13 v B.L. strehler (izd.) The biology of aging. AIBS. Washington, DC.

Connor, K.F., Lanner, R.M. 1990. Effects of tree age on secondary xylem and phloem anatomy in stems of Great Basin bristlecone pine (*Pinus longaeva*). American journal of Botany 77(8):1070-1077.

*Deckmyn, G., Mali, B., Kraigher, H., Torelli, N. de Beeck, M. Op., Seulemans, R. 2008. Using the process-based stand model ANAFORE including Bayesian optimisation to predict wood quality and quantity and their uncertainty in Slovenian beech. *Silva Fennica* (v tisku).

Dietrichs, H.H.1 1964. Das Verhalten von kohlenhydraten bei der Holzverkernung. Holzforschung 18:14-24.

Dujesiefken, D., Liese, W. 2006. Die Wundreaktionen von Bäumen – CODIT heute. Jahrbuch der Baumpflege: 21-39.