

Vpliv razvoja, staranja in poškodovanj drevesa na lastnosti in kvaliteto lesa

Influence of tree development, ageing and injury on wood properties and quality

Velikemu arboristu Alexu L. Shigo-u v spomin.

Niko TORELLI*

Senectus insanabilis morbus est (Starost je neozdravljiva bolezen.)

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

Izvleček:

Torelli, N.: Vpliv razvoja, staranja in poškodovanj drevesa na lastnosti in kvaliteto lesa. *Gozdarski vestnik*, 64/2006, št. 9. V slovenščini, z izvlečkom in povzetkom v angleščini, cit. lit. 44. Lektura angleškega besedila izvlečka in prevod povzetka Jana Oštir.

Podan je pregled ontogenetskih, senescenčnih in starostnih sprememb v drevesih. Opisan je njihov možni vpliv na lastnosti in kvaliteto lesa s poudarkom odziva živega drevesa na površinske in globoke poškodbe. Nastanek drevesa kot »odprtega« sistema je rezultat usklajenega delovanja apikalnih in lateralnih meristemov. V primerjavi s celotno življenjsko dobo drevesa, so tkiva in organi kratkoživi in podvrženi razmeroma hitri senescenci in periodični obnovi. Eliminacija senescentnih tkiv in organov je v vlogi vzdrževanja homeostaze znotraj drevesa, ki zagotavlja ravnovesje med poganjki, koreninami in beljavo. Eliminacija senescentnih organov in tkiv poteka (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 celic, tkiv ali organov, ki ju spremlja recikliranje hranil, sta pomembni za splošno ekonomijo drevesa. Z naraščajočo starostjo in dimenzijami drevesa, so eliminirani mrtvi deli debelne sredice vse bolj podvrženi poškodbam, infekciji in posledično degradaciji kvalitete lesa.

Ključne besede: drevo, ontogenija, homeostaza, senescenca, staranje, kvaliteta lesa

Abstract:

Torelli, N.: Influence of tree development, ageing and injury on wood properties and quality. *Gozdarski vestnik*, Vol. 64/2006, No. 9. In Slovene, with abstract and summary in English, lit. quot. 44. Abstract translated into English by the author. English language editing by Jana Oštir. Summary translated into English by Jana Oštir.

An overview of ontogenetic, senescence and ageing alterations in trees is given. Their possible effect on wood quality with emphasis on the response of the living tree to superficial and deep wounds is described. The formation of the tree as an "open" system results from concerted activities of apical and lateral meristems. 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 process of heartwood-formation and dehydration without abscission zones in the stem core. Senescence and death accompanied by nutrient recycling are important in the general economy of the tree. With increasing age and tree dimensions the eliminated dead stem core becomes more and more liable to wounding and infection resulting in loss of wood quality.

Key words: tree, ontogeny, homeostasis, senescence, ageing, wood quality

1 UVOD

V najširšem pomenu besede lahko staranje označimo kot vsoto vseh sprememb, ki se zgodijo organizmu v času življenja.

Kohn (1978) podrobneje loči med razvojnimi in starostnimi spremembami, ko po teleoloških kriterijih interpretira razvoj kot »zgodnje pro-

cese, ki krepijo funkcijsko sposobnost sistema, medtem, ko se staranje sestoji iz kasnejših procesov, ki zmanjšujejo sposobnost delovanja, ali pa nanj nimajo vpliva«. Kasneje je Masoro (1995)

* prof. dr. dr. h.c. N. T., Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana, Slovenija

definiral staranje kot »s časom napredujoče degenerativne spremembe v postmaturacijskem obdobju, ko se povečuje ranljivost in z njo zmanjšuje sposobnost organizma za preživetje« (prim. Torelli 2004).

Frolkis (1982, iz Arking 1998) označuje »staranje kot naraven razvojni biološki proces, ki omejuje adaptivne možnosti organizma, povečuje verjetnost smrti, skrajšuje življenjsko dobo in pospešuje starostno patologijo« (prim. Torelli 2004). Omenjene definicije resda veljajo za živali in človeka, vendar se jih da smiselno aplicirati tudi na lesne rastline. Pri tem je treba upoštevati, da je drevo »odprt«, generirajoč sistem pri katerem se delež živih tkiv v primerjavi z mrtvimi sčasoma zmanjšuje. Odrasle živali imajo le malo tkiv, ki se lahko delijo. Pri višje organiziranih živalih regeneracija organov ali delov telesa ni mogoča. Zato je živalski organizem »zaprt« sistem. Drevo s sistemom apikalnih in lateralnih meristemov periodično obnavlja organe in tkiva: liste, koreninski sistem in povezujoča vaskularna tkiva. Višje rastline so zaradi majhne specializiranosti v primerjavi z živalmi bolj plastične in imajo veliko sposobnost regeneracije. Če naj bi meristemska aktivnost sčasoma slabela (kot trdijo nekateri avtorji), potem bi se utegnila rastlina v visoki starosti spremeniti v »zaprt« sistem (Passecker 1962).

Iz praktičnih razlogov tukaj ločim (zgolj lingvistično identična izraza, prim. Torelli 2004) senescenco od staranja. 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 (Nooden in Thompson 1985). 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.

2 DREVO

Odraslo drevo je kompartmentalizirana in abscisirajoča lesna trajnica s homeostazno uravnoteženimi tremi poglavitnimi deli drevesa: listnim aparatom, aktivnim sistemom drobnih korenin in živim parenhimom beljave (*abscisija* iz lat. *abscedo -cessi -cessum* »odstraniti«, »odrezati«; *homeostaza* fiziološka stabilnost, sposobnost organizma, da kljub zunanjim spremembam vzdržuje ravnovesje svojih funkcij; iz gr. *hómoios* »podoben« in gr. *histánai* »postaviti«) (prim. Waring in Schlesinger 1985, Carlson in Harrington 1987, Torelli 2003). Zato je drevo kot odprt generirajoč sistem razvil širok spekter načinov eliminiranja senescentnih odsluženih tkiv in organov kot načina za vzdrževanje dinamičnega ravnovesja med strukturami in procesi (homeostaza). 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). Analogna sta tudi *zaščitni sloj* v vejah listavcev in *smolni stožec* v vejah iglavcev. Pred eliminacijo se tkiva in organi starajo, stara pa se tudi drevo kot celota.

3 ONTOGENEZA

Razvoj individualnega organizma od embrija do spolno zrele (tukaj) lesne rastline označujemo kot ontogenijo oz. ontogenezo. V začetnem mladostnem (juvenilnem) obdobju, ki traja do spolne zrelosti, les postopoma pridobi »normalno« zgradbo in lastnosti »normalnega«, zrelega (adultnega) lesa. Z zgodnjim življenjskim obdobjem je povezano tudi značilno spreminjanje orientacije rasti.

3.1 Mladostni/zreli les (prim. npr. Torelli et al. 1998)

Mladostni in zreli les predstavljata dve različni populaciji celic v istem drevesu. Zreli les ima značilnosti »normalnega« lesa, medtem ko ima mladostni les kot rezultat delitvene aktivnosti mladega kambija in zaradi bližine apikalnih in listnih meristemov (dobra oskrbljenost z avksinom IAA, indol očetna kislina), krajša vlakna, tanjše stene, abnormalno velik mikrofibrilarni kot in zaradi odsotnosti tipičnega kasnega lesa, nižjo gostoto. Posledica velikega mikrofibrilarnega kota je velik aksialni skrček., ki lahko povzroči nezaželeno veženje 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. Kambij tvori vse daljša vlakna, dokler slednjič ne dosežejo »normalnih« dimenzij zrelega lesa, medtem, ko se mikrofibrilarni kot in aksialni skrček lesa postopoma zmanjšujeta. Zanimivo je, da pojav zrelega lesa približno sovпада s prvim cvetenjem in fruktifikacijo. Mladostnega lesa 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 (»svetlobojnih«) 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*). Obe kategoriji mladostnega lesa predstavljata tehnološko izrazito manjvreden del drevesa. (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 sredico s strženom, ima pa tudi slabšalni pomen, če imamo v mislih tehnološko manjvredne lastnosti mladostnega lesa v sredici).

Mladostna sredica je obremenjena še z drugimi »napakami«. Reakcijski les, kot aktivno usmerjevalno tkivo z »abnormalno« strukturo, nastaja praviloma v fazi hitre višinske rasti, ko so v borbi za svetlobo potrebne pogoste preusmeritve drevesne osi. Zato ga je praviloma največ v mladostnem lesu (razen v pobočjih in na robu sestojev pri drevju z izrazito asimetrično krošnjo, kjer se normalno tvori tudi kasneje). Reakcijski les se vselej nahaja na lokaciji debelne krivine; tukaj je deblo tudi ekscentrično (prim. npr. Torelli 2002a).

S starostjo se kopičijo tudi rastne napetosti, ki lahko pri starejšem in debelejšem drevju povzročijo mehanske tlačne porušitve v sredici (»krhko« srce, angl. *brittle heart*, nem. *Sprödkernigkeit*, *Sprödfaserigkeit*), pri podiranju in razžagovanju pa zaradi sproščanja napetosti, pokanje lesa v obliki srčnih in krožnih razpok (»kolesivost«, angl. *ring shake*, nem. *Ringriß*). Tudi grč je v sredici največ. Če k temu prištejemo še izrazito nagnjenost sredice k »diskoloriranju« (prebarvanju), infekciji, kolonizaciji in razkroju po poškodbah, potem predstavlja mladostni les tehnološko manj vreden del drevesa.

3.2 »Rast« - potek aksialnih elementov (prim. npr. Krošl in Torelli 1997).

Za zgodnje življenjsko obdobje je značilno tudi spreminjanje poteka 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. 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.

4 SENESCENCA

Senescenca je aktiven proces in ni preprosto smrt ali odmiranje (nekroza), ki jo lahko povzročijo strupi in številni škodljivi zunanji dejavniki, temveč predstavlja temeljni razvojni proces s številnimi funkcijami v rastlinski ontogeniji. Senescenca tudi ni preludij smrti, temveč prej učinkovito preživetveno sredstvo, saj jo praviloma spremlja recikliranje hranil znotraj rastline. To omogoča preživetje drevesu na manj rodovitnih rastiščih, ne da bi vedno znova črpalo določana hranila iz tal. Tako so pri več vrstah dokazali recikliranje hranil iz jedrovine v beljavo. Proces je zelo podoben resorpciji hranil iz senescirajočih listov (Bamber in Fukazawa 1985).

V tipičnih primerih se senescenca zaključí z abscisijo, tj. s fizično ločitvijo organa ali tkiva. Lep primer so listi, ki v procesu senescence pred odstranitvijo v *abscisijski coni* formirajo *ločitveno* (angl. *separation layer*, nem. *Trennschicht*) in *zaščitno plast* (angl. *protective layer*, nem. *Schutzschicht*) (prim. Addicott 1991). Odmiranje skorje spremlja tvorba *periderma* s suberiziranim *feleomom*, ki tudi predstavlja nekakšno abscisijsko cono z ločitveno in zaščitno plastjo. Dinamičen, homeostazno uravnotežen proces ojedritve je prav tako aspekt senescence. Jedrovina ni izpostavljena izsuševanju in kolonizaciji, zato poteka eliminacija brez ločitvene in zaščitne plasti. (Torelli neobj.).

Tudi vgrajevanje rastnih (notranjih) napetosti (angl. *growth stresses*, nem. *Wuchsspannungen*) lahko v širšem kontekstu interpretiramo hkrati kot senescenčni in starostni fenomen (prim. Torelli 1998). V zadnji fazi diferenciacije vlaken v kambijevi coni se v les vgrajujejo aksialne rastne napetosti: na drevesnem obodu natezne napetosti in v sredici tlačne, ki se s staranjem in večanjem premera

kumulativno povečujejo. Zaradi anizotropne zgradbe lesa se aksialne napetosti značilno distribuirajo v tangencialni in radialni smeri: periferija debla je v tangencialni smeri obremenjena na tlak in sredica na nateg v radialni smeri. Drevo predstavlja v bistvu prednapet nosilec. Ob podiranju in razžaganju se vgrajene napetosti sproščajo in povzročijo značilna veženja in pokanje. Radialne srčne razpoke so posledica sproščanja nateznih tangencialnih napetosti na lokaciji mehansko šibkih parenhimskih trakov. Zaradi tlačnih tangencialnih napetosti srčne razpoke ne segajo do kambija. Kolesivost nastane zaradi sproščanja radialnih nateznih napetosti na mestu šibke tangencialno potekajoče parenhimske barierne cone (stena št. 4, CODIT) nastale po površinskem poškodovanju. Verjetna se zdi tudi hipoteza, da lahko krožne razpoke nastanejo zaradi vzajemnega vpliva radialnih prečnih in vzdolžnih strižnih napetosti, ki nastanejo v deblu zaradi upogibnih obremenitev (veter, sneg). Sveže deske se značilno vežijo »lok«, »sablja«.

5 HOMEOSTAZA V DREVESU

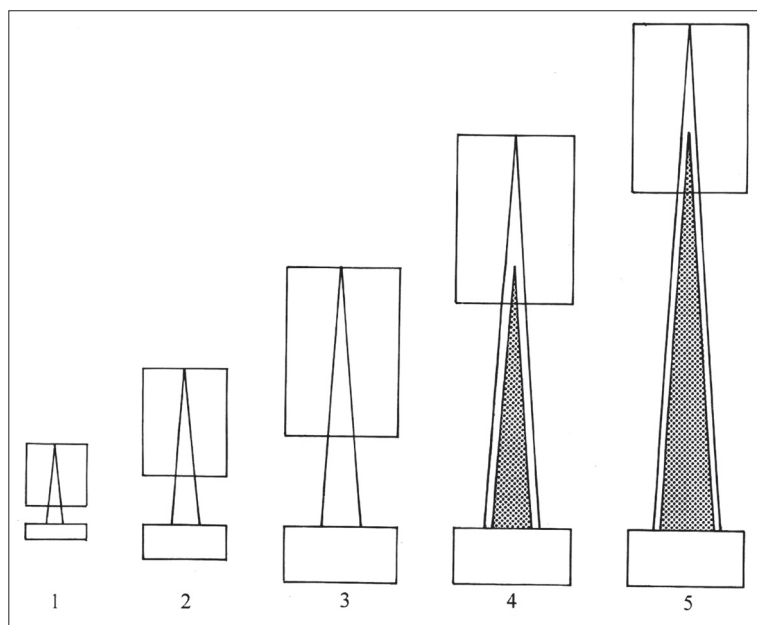
V smislu hipoteze *sredica-plašč* (angl. *core-skin hypothesis* nem. *Kern-Mantel Hypothese*, (sl. 1) si lahko drevo predstavljamo kot sestavljeno tvorbo iz prekrivajočih se letnih prirastnih ksilemskih (in floemskih) plasti. Mlajše (zunanje) prirastne plasti predstavljajo *plašč*, ki prerašča odmrle letne prirastne

plasti - *sredico*. Dokler je deblo majhno in krošnja velika, so vse parenhimske celice sekundarnega ksilema in floema debla in vej žive. Celotno mlado drevo predstavlja *dinamično maso*. S staranjem začno tkiva v sredici odmirati in prehajati v *statično maso* drevesa (Merrill in Cowling 1966, Hardwick, R.C. 1987).

Z rastjo oz. starostjo se razmerje med plaščem in sredico oz. med dinamično in statično maso spreminja. To je posledica vzpostavljanja dinamičnega ravnovesja med listno površino, aktivnim delom koreninskega sistema in beljavo (homeostaza). Energijsko gledano, je pri mladem drevesu s 100 % dinamično maso razmerje med razpoložljivo energijo - in potrebno za vzdrževanje dinamične mase, v prid razpoložljivi energiji. S starostjo se tudi razmerje med obema tipoma energije menja. Ko se razmerje približuje razmerju 1:1 se začne uveljavljati homeostazno eliminiranje lesa in s tem povečevati količina statične mase drevesa (prim Shigo 1991, s. 264).

Eliminiranje nepotrebne lesa (»nekoristni jedci«) poteka bodisi programirano z ojedritvijo, bodisi preprosto z dehidracijo. Lesne trajnice so generirajoči sistemi. Z aktivnostjo lokaliziranih *listnih, apikalnih in lateralnih meristemov* vsako leto na novih prostorskih pozicijah razvijejo novo listno površino, veje, ksilemski in floemski vaskularni sistem, sistem drobnih koreninic (z mikorizo) in reprodukcijske organe.

Slika 1: Hipoteza sredica-plašč: velikost krošnje oz. njena listna površina in velikost aktivnega koreninskega sistema 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) odmrejo in so ob globinskem poškodovanju podvržena razkroju (Torelli 2003).



Listna površina se od določene starosti naprej ne povečuje, temveč zmanjšuje. Razmerje med listno površino in deblom je tako vse manjše in mrtvih eliminiranih tkiv je vse več. Če bi morala enaka listna površina iz leta v leto vzdrževati vse večjo količino živih tkiv, bi rast in fruktifikacija slednjič zastali (prim. Jacobs 1955, Larcher 1975, s.140). Listna površina ne bi proizvedla dovolj hrane oz. energije niti za *vzdrževalno respiracijo* (angl. *maintenance respiration*, Thornley 1976) vseh živih celic. Neizogibna posledica je uravnoteženo eliminiranje starejših tkiv in organov z abscisijo ali brez nje. Addicott (1991) navaja 24 drevesnih delov, ki se lahko abscisirajo. Med drugim navaja tudi transformacijo žive skorje v mrtvo (»ritidomizacija«), pri čemer ne navaja ojedritve in dehidracije. Slednji bi lahko šteli za netipično abscisijo brez ločitvene in zaščitne plasti. Kljub temu sta ojedritev in izsuševanje funkcionalno analogni ostalim abscisijam z vlogo vzpostavljanja ravnovesja med živimi in odmrli tkivi. Razložimo to nekoliko podrobneje! Rastoča rastlina je v bistvu kompleks tekmujočih organov. Njihova rast oz. preživetje je odvisno od načina razdeljevanja hranil med tekmujočimi ponori (npr. 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.

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!

Oglejmo si homeostazo s praktične plati. Drevesa z večjo krošnjo imajo širšo beljavo in obratno. V literaturi je dovolj primerov, ki to potrjujejo, zato jih posebej ne navajamo. Na drugi strani pa to tudi pomeni, da z obvejevanjem povzročimo redukcijo beljave. Podatki obstajajo predvsem za iglavce. Pri rdečem boru (*Pinus sylvestris* L.) je 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 in Hellqvist 1991). Iz površine preseka beljave je mogoče sklepati na biomaso krošnje (npr. Snell in 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 sestoju. V rasti

utesnjena ali prevladana drevesa imajo vselej manjšo beljavo v primerjavi z vladajočimi in sovladajočimi drevesi. Drevo lahko torej prilagaja razmerje med poganjki in koreninami ter obojih z beljavo. 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.

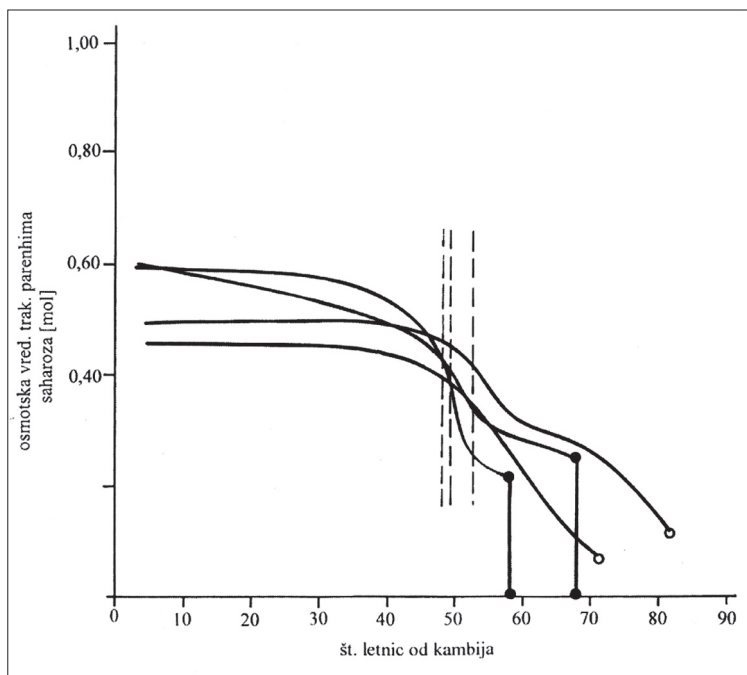
Velikosti beljave očitno ne določajo samo vodo-prevodne potrebe, temveč predvsem skladiščne potrebe drevesa. Njen hidroaktivni del lahko zavzema le del beljave. Lep primer so *venčastoporozne vrste* z zelo zmogljivim trahejnim sistemom, kjer praviloma prevaja vodo le zadnja letna prirastna plast (oz. 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 zunanjih prirastnih plasti oz. branik (= »hidroaktivna« beljava) Pri odraslih bukvah je Müller (1949) ugotovil, da prevaja le 13-24 zunanjih branik. Embolirana *sušina* (z deležem kapilarne vode pod 35%) vode ne prevaja. Glede na močno zmanjšano vitalnost (Nečesany 1966, sl. 2a), je tudi skladiščna kapaciteta sušine močno zmanjšana in postaja v funkcionalnem smislu vse bolj podobna odmrli jedrovini. Predstavlja tudi predstopnjo morebitnega nastanka »rdečega srca«, ki je - kot jedrovina - mrtvo. Sušina je funkcionalno analogna jedrovini (Torelli neobj.).

6 STARANJE

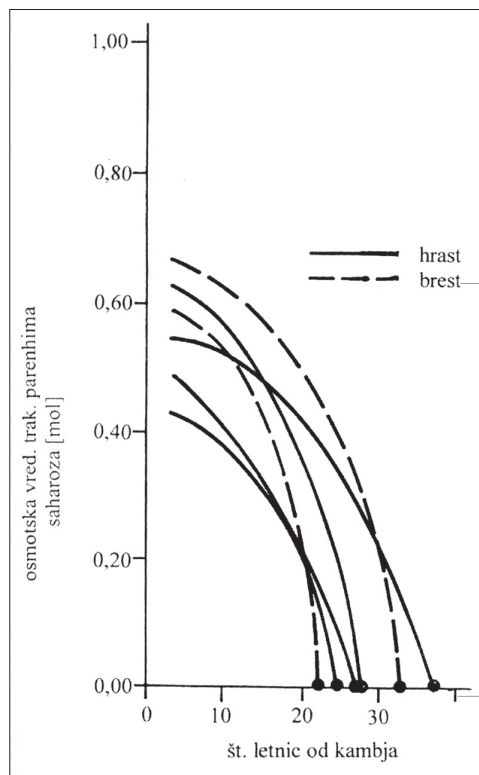
Za razliko od senescence, predstavlja staranje širok spekter pasivnih in nereguliranih degenerativnih procesov, ki jih sprožajo predvsem zunanji dejavniki, tj. vsakršna poškodovanja in škodljivi vplivi (angl. *wear and tear*, »obrabna in trganje«), pa tudi naraščajoče transportne težave v večajočem se drevesu. Za razliko od senescence, ki je končna faza nekega razvoja, staranje ni razvojni proces (Nooden 1988).

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 kalivost. 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,

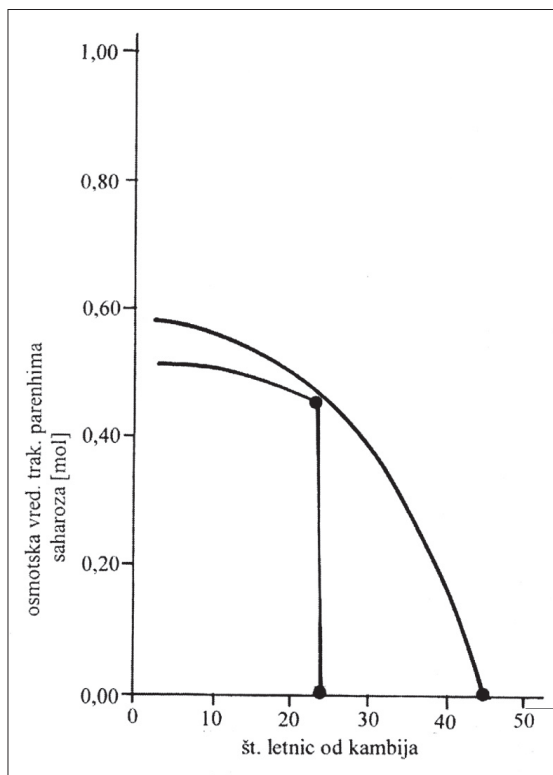
Slika 2: Starostno zmanjševanje ozmotske vrednosti parenhima kot kazalnika vitalnosti in njegovo dodatno zmanjšanje zaradi dehidracije ali izničenje na meji s črnjavo ali diskoloriranim lesom.
a. Bukev (*Fagus sylvatica* L.): drevesi z rdečim srcem in drevesi brez rdečega srca s sušino, črtkano označene meje sušine; **b.** Dob (*Quercus robur* L.) in vez (*Ulmus effusa* L.) s črnjavo: vitalnost parenhima strmo pada do meje s črnjavo; **c.** Cer (*Quercus cerris* L.), drevo s črnjavo in drevo z drastičnim padcem vitalnosti na mejo s diskoloriranimi lesom (risbe po Nečesaniju 1966, 1968).



Slika 2 a



Slika 2 b



Slika 2 c

če bi zaslugo za to pripisali le meristemom. (Nooden in Thompson 1985).

Z meritvami vitalnosti, izražene npr. z ozmotsko vrednostjo, je mogoče dokazati centripetalno staranje parenhimskih celic v beljavi in njihovo odmrtnje v prehodni coni pred jedrovino in na meji z diskoloriranim lesom oz. njihovo skokovito zmanjšanje v dehidrirani sredici vrst, ki ne ojedrijo (bukev). Pri vrstah, ki ne ojedrijo in so brez diskoloriranega lesa oz. »srca« (bukev, javor), vitalnost parenhima tudi ob strženu povsem ne upade. Če pa vsebujejo diskolorirani les, potem na njegovi meji parenhim odmre. Zelo zanimiv je primer cera z zelo široko beljavo, kjer lahko hkrati opazujemo črnjavo in diskolorirani les v beljavi (Nečesany 1968) (sl. 2c).

Dehidracija je (pri bukvi) predpogoj za nastanek diskoloracije (prim. Torelli 2001). Dehidrirana sredica je povsem naraven, homeostazno usmerjan pojav pri vrstah, ki ne ojedrijo. Diskoloracije večinoma obdajajo suhe cone, ki nakazujejo dinamično (homeostazno uravnavano?) vzročno zvezo med dehidracijo in degradacijskimi pojavi. Odlom starejše veje brez predhodno nastale zaščitne plasti, omogoči vdor kisika in oksidativno obarvanje debelne sredice, prej ali slej pa tudi infekcijo in kolonizacijo z mikroorganizmi in razkroj. Zato je potrebna previdnost pri podiranju drevja, kajti zaradi neprevidnosti nastale rane so izjemno huda poškodba za drevo.

K staranju drevesa kot celote, prispevajo številni vzroki, npr.:

1. Splošno pešanje 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 zmanjšanje vegetativne rasti prispeva k pešanju celotne rastline. Kloni preživijo, ker lahko obnovijo ali nadomestijo posamezne dele, še posebej asimilacijske organe. Pojav imenujemo rejuvenilizacija.
2. 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 Noodena 1988a).
4. Pojav napredujoče kavitacije in embolije v trahearnih elementih ksilema. Pojava sta nepo-

sredna posledica suše ali velikosti drevesa. 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.
9. Abiotske in biotske spremembe homeostazno eliminiranih tkiv zaradi poškodb v koreninskem sistemu in v krošnjah.

Poudarimo, da je treba strogo razlikovati starost drevesa kot celote od senescenci podvrženih organov in tkiv, listov, drobnih koreninic, lesa in skorje. *Pinus aristata* resda lahko doseže starost do 5000 let, pri čemer pa beljava, ki vsebuje žive celice, ni starejša od nekaj desetletij.

Poškodbe jedrovine in neojedrele debelne sredice

Z vidika rabe lesa je pomembna nadaljnja usoda eliminiranih ojedrelih ali neojedrelih dehidriranih debelnih sredic. V preglednici št. 1 je prikazana terminologija sekundarnih pojavov v drevesni sredici, ki bistveno odločajo o naravni odpornosti lesa in drugih lastnostih lesa v živem drevesu in po poseku drevesa.

Najdlje se razkroju upirajo intenzivno ojedrele črnjave (npr. dob, graden, macesen). Le nizka vlažnost ščiti sušine vrst, ki ne ojedrijo (bukev, jelša, topol) in neobarvani jedrovini jelke in smreke z malo toksičnih polifenolnih jedrovinskih snovi (Torelli et al. 2006). Te vrste so s starostjo in povečevanjem dimenzij po odlomu starejših vej in odmrtnju korenin vse bolj podvržene infekciji, kolonizaciji in biološkemu razkroju. Omenimo *rdečo trohno* v bazalnem delu pri smreki, kjer so poleg *trohno* (Heterobasidium sp.) lahko udeležene še druge glive npr. *štorovka* (*Armillaria mellea*) in *krvaveča slojevka* (*Stereum sanguinolentum*). V razviti obliki lahko trohno beži prodrejo v beljavo, kar se na zunaj manifestira v ste-

Preglednica 1: Terminologija ojedritvenih pojavov (po Bosshardu 1966 iz Torellija 2003)

»Stara« terminologija	Primer	»Nova« terminologija
»beljavci« angl. <i>sapwood trees</i> nem. <i>Splintholzbäume</i>	<i>Alnus</i> spp., <i>Carpinus 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> nem. <i>Reifholzbäume</i>	<i>Abies</i> spp., <i>Picea</i> spp.	drevesa s svetlo jedrovino angl. <i>trees with light 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</i> spp., <i>Pinus</i> spp.	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 unregelmässiger Kernholzbildung</i>	<i>Fraxinus</i> spp., <i>Fagus</i> spp.	drevesa s fakultativno obarvano jedrovino* angl. <i>trees with facultatively colored heartwood</i> nem. <i>Bäume mit fakultativer Farbkernholzbildung</i>

*Pri bukvi in jelši, je vsaj teoretično, ojedritev verjetna, vendar domnevno v zelo visoki starosti, ki pa je drevo v nepoškodovanem stanju komaj kdaj doseže! Vsekakor poteka staranje parenhima pri obeh vrstah zelo počasi.

kleničasti obliki spodnjega dela debla (homeostaza, prim. Torelli 2002b). Jezikasto, v beljavo prodirajoče abnormalno ali patološko mokro srce pri jelki, utegne biti podobno »abnormalni« rdeči trohnobi pri smreki, pri čemer pa ni znana etiologija mokrine in vloga bakterij pri njenem nastanku. Zaradi pogostih koreninskih fuzij se infekcija in kolonizacija hitro prenaša z drevesa na drevo.

Mokro srce se pojavlja tudi pri topolu, očitno kot posledica poškodovanj. Mokra srca vsebujejo očetno, propionsko in masleno kislino in amoniak (listavci), ki so presnovni produkti bakterij (vonj!). Rdeče srce pri bukvi, rdeča trohnoba pri smreki in mokro srce pri jelki so njihove najhujše specifične napake.

S starostjo se povečuje tudi možnost poškodb skorje in beljave, ki so največkrat antropogenega izvora (posek, izvlek, gradnja prometnic). Degradacija lesa zaradi njih je odvisna od intenzivnosti poškodb in kompartmentalizacijskega potenciala posamezne vrste ali osebka (Shigo 1977, 1991).

Jedrovino varujejo nizkomolekularne toksične snovi, ki so se odložile v celičnih stenah. Zaradi njih

so jedrovine tudi dimenzijsko bolj stabilne od lesa beljave ali dehidriranih sredic vrst, ki ne ojedrijo. Zaradi neugledne barve in neodpornosti veljajo »srca« večinoma za dekorativno napako.

Na drugi strani pa utegnejo imeti eliminirane sredice 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. Odmrla 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? (sl. 3, Torelli 2002b). Sicer pa Larcher (1975, s. 140) meni, da predstavlja rastoča lesna masa z vidika fotosinteznega budžeta nedostopen kapital, ki se tekoče odteguje drevsnemu 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

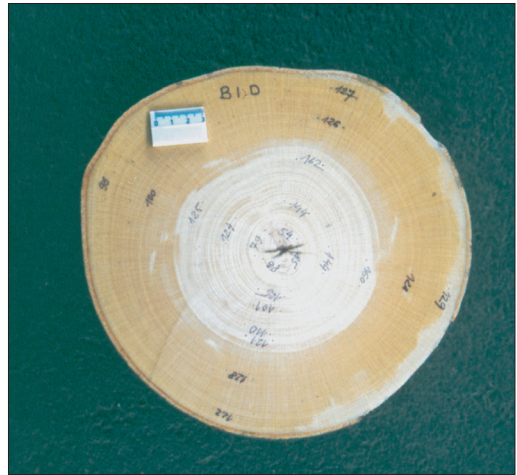


Slika 3: Divji kostanj (*Aesculus hippocastanum* L.): adventivne korenine v razkrajajoči se sredici. (Orig.)

(1994) sta pregledala 1.200 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).

Odlom še živih vej še posebej pri listavcih, brez predhodno nastale zaščitne plasti v veji ob deblu, omogoča vdor kisika, aeracijo, diskoloracijo in kolonizacijo mikroorganizmov v debelno sredico ter njen razkroj. Zlasti škodljiv je odlom starejših debelih vej, ki segajo globoko v sredico in kjer v sredici brez živih celic ne more nastati zaščitna plast. Zaradi kopičenja smole v vejni bazi, je odlom veje pri iglavcih manj problematičen. Pri iglavcih je zato mogoče varno obvejevanje!

Slika 4 - a. Sušina pri bukvi brez »rdečega srca«; b. Rdeče srce pri bukvi in učinki globoke poškodbe; c.»Rjavo srce« pri jelki, ki jo obkroža suha cona; č. Zelo redke posnetek obširne diskoloracije pri belem gabru, nastale po hudi površinski poškodbi; d. »Srce« pri javorju, obkroženo s suho cono; e. Diskolorirani les (rjavo mokro srce) pri belem topolu nastal zaradi poškodbe s strelo: tkivo, nastalo po poškodbi neobarvano; f. Patološko (abnormalno) mokro srce pri jelki; g. Intenzivno obarvana črnjava in svetlejši diskolorirani les, ki ga je povzročila poškodba z mačeto pri srednjeameriškem čikozapoteju (*Manilkara zapota* /L./ v. Royen); h. Posledice razmeroma majhne površinske poškodbe pri jelki: v pazduhah poškodbe barierna cona, stožčasto diskoloracijo v lesu omejujejo trakovi, ki predstavljajo stene št. 3 (CODIT); le-te omejujejo širjenje diskoloracije v tangencialni smeri; i. Rdeča trohnoba na bazi smreke; j. Rdeča trohnoba pri smreki, s smolo zaščiteni bazalni deli vej nepoškodovani in strohnjeni neobarvani jedrovini (kot napere pri kolesu!); k. Nastanek stekleničaste oblike bazalnega dela smrekovega debla: rdeča trohnoba prodira v beljavo (TORELLI 2002b) (Vse orig.).



Slika 4 a



Slika 4 b



Slika 4 c



Slika 4 d



Slika 4 e



Slika 4 f

7 POVRŠINSKE POŠKODBE

Največkrat so antropogenega (izdelava gozdnih prometnic, izvlek) značaja. Stojéče (živo) drevo preprečuje oz. omejuje kolonizacijo oz. razkroj na način kot to opisuje (a) teorija kompartmentalizacije ali (b) teorija sukcesije (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, Kompartimentalizacija razkroja v živem drevesu; Shigo s sodelavci (1977), npr. Torelli

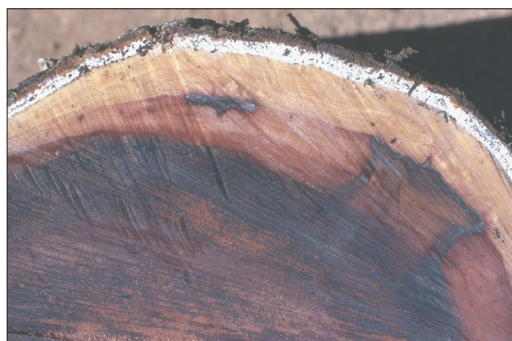
1995) in (2) Shainova predstava (1967), ki loči med »bariernimi« conami in reakcijskimi conami. Koncept CODIT opisuje bariere kot »stene« in loči (v vrstnem redu naraščajoče odpornosti proti glivam), stene 1, 2, 3, in 4. Steno 1 predstavlja v lesu listavcev okluzija trahej s tilami in/ali gumoznimi snovmi, v lesu iglavcev pa aspiracija obokanih pikenj. Stena 1 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.



Slika 4 f



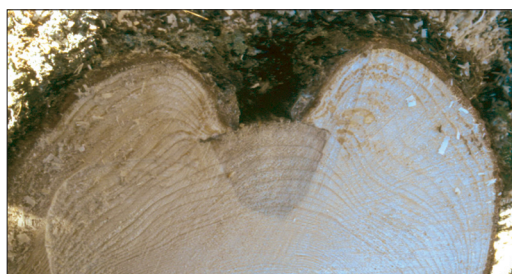
Slika 4 i



Slika 4 g



Slika 4 j

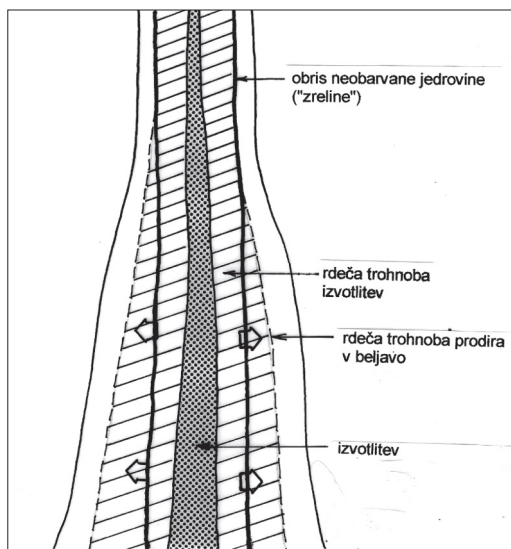


Slika 4 h

Stena 4, imenovana tudi barierna cona, je ključni element CODIT in jo oblikuje kambij. Vidno razmejuje diskolorirane in razkrajajoče se dele lesa, ki so nastali pred ranitvijo, od zdravega lesa, nastalega po ranitvi (prim. npr. Torelli 1995). Pomeni, da so v pogledu degradacije kvalitete lesa kritične predvsem poškodbe v višji starosti, saj model predpostavlja, da bodo glive v sukcesiji prerasle in v končni fazi razgradile celotno »drevo«, kakršno je obstajalo pred ranitvijo!

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



Slika 4 k

kompleksnem procesu razkroja lesa (cf. Rayner in Boddy 1998).

8 EPILOG

Ontogeneza, specifična lesna anatomija, rastne posebnosti (grče, reakcijski les), ojedritev, dehidracija debelne sredice, posredno pa tudi rodovitnost rastišča in cenotski status, določajo tehnološko in uporabnostno kvaliteto lesa. Načelno sta beljava zaradi visoke vlažnosti in jedrovina zaradi biocidnih jedrovinskih snovi v celičnih stenah bolj ali manj zavarovani pred kolonizacijo in razkrojem. Na njun prostorsko-časovni razvoj po poškodovanju vplivajo poleg načina in obsega poškodovanja in lesnih lastnosti, še vrsta in virulenca škodljivcev in kompartmentalizacijski potencial lesa. Stroka praviloma podcenjuje učinek poškodb na degradacijo kvalitete lesa, ker mnogokrat ne pozna ali ne želi priznati dramatičnega razvoja njihovih učinkov. S staranjem se povečuje obseg in delež mrtvih tkiv ter možnost poškodovanj, slabi pa tudi kompartmentalizacijski potencial živega lesa.

Gojitvena praksa in skrbno izogibanje poškodbam pri gozdnih operacijah lahko veliko prispevajo k kvaliteti lesa. Nepoškodovani gozdovi proizvajajo kvaliteten les z možnostjo vrednejše uporabe, tudi v več uporabnostnih ciklih. S kvalitetnim lesom se lahko zoperstavimo zaskrbljujočemu škodljivemu prodoru »umazanih« »konkurenčnih« materialov (plastika, kovine) pri že zdavnaj uveljavljenih rabah

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

Napisano velja za živo/stoječe drevo. Bistveno prispeva k kvaliteti lesa še »pravi« čas poseka, hitro spravilo, razžagovanje in sušenje.

Končano zadnjega dne Evropskega tedna mobilnosti s poudarkom na podnebnih spremembah.

9 SUMMARY

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

Ontogenetic alterations include, e.g., the transition from the primary plant body to the secondary plant body and the gradual transition from juvenile wood to "normal" adult wood, accompanied by a change in microfibrillar angle and a typical reorientation of axial elements (»grain«).

We distinguish between short-term developmental senescent processes and between ageing (though they mean the same linguistically). Senescence denotes internal regulated processes taking place on the level of individual cells, (wood tracheary elements: fibres (tracheids, fibre tracheids, libriform fibres), vessel elements, tissues and tissue complexes (sapwood), of organs (leaf, floral parts) and parts of trees (branches). Tracheary elements die off as early as a couple of weeks after the completed differentiation and extracambial growth. Only dead elements with no protoplasts can assume the conducting function, while parenchyma cells, experiencing a progressive centripetal decrease of vitality, live as long as they are part of the sapwood: in heart-wood forming tree species this being a couple of years, and in species which do not form heart-wood (beech, maple) or in trees with retarded formation of heartwood, e.g. hornbeam (see Table 1), this being as long as over 100 hundred years! Senescence is an active process requiring energy and is intimately linked to different phases of plant development. Unlike senescence, ageing represents a wide spectrum of passive and non-regulated degenerative processes triggered mostly by external factors, e.g. all injuries and harmful influences. Age alterations include all changes which arise as a tree reaches sexual maturity or starts to flower and fructify. Apart from general

weakening adverse environmental influences appear ("wear and tear"), including the consequences of forest operations: superficial and external due to the construction of forest roads, felling and skidding.

The formation of the tree as an "open" system results from concerted activities of apical and lateral meristems. 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 process of heartwood-formation and dehydration without abscission zones in the stem core. Senescence and death accompanied by nutrient recycling are important in the general economy of the tree.

With increasing age and tree dimensions the eliminated dead stem core becomes more and more liable to wounding and infection resulting in loss of wood quality.

Let us once more draw attention to the unexpected harmful effect of slight and minor injuries on wood quality.

9 VIRI

- ADDICOTT, F.T. 1991. Abscission: shedding of parts. V: A.S. Raghavendra (izd.), *Physiology of trees*:273-300. John Willey & Sons, Inc.
- ARKING, R. 1998. *Biology of aging*. Sinauer Associates, Inc. Publ., Sunderland, Massachusetts USA.
- BAMBER, R.K., FUKAZAWA, K. 1986. Sapwood and heartwood: A review. *Forestry Abstr.* 46:567-580.
- BOSSHARD, H.H. 1865. Aspects of the aging process in cambium and xylem. *Holzforschung* 19:65-69.
- BOSSHARD, H.H. 1984. *Holzkunde. II: Zur biologie, Physik und Chemie des Holzes*, 2. izd. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Stuttgart.
- BRINAR, M. 1970. *Gozdarski slovar. Zveza inženirjev in tehnikov gozdarstva in industrije za predelavo lesa Slovenije*. Ljubljana.
- BURGER, H. 1947. Holz, Blattmenge und Zuwachs, VIII Mitteilug: Die Eiche. *Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw.* 25: 211.
- 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.
- HARDWICK, R.C. 1987. The nitrogen content of plants and the self-pruning rule of plant ecology: a test of the core-skin hypothesis. *Annals of Botany* 60:439-446.
- IAWA 1964. Committee on nomenclature. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur.
- JACOBS, M.R. 1955. Growth habits of the eucalyptus. *Aust. Forest. Timber Bur.* 1-262.
- KOHN, R.R. 1978. *Principles of mammalian aging*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- KROŠL, M., TORELLI, N. 1997. Spiralna rast pri iglavcih. *Les* (12):368-371.
- LANGSTROM, B., HELLQVIST, C. 1991. Effects of different pruning regimes on growth and sapwood area of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 44:239-254.
- LARCHER, W. 1975. *Physiological plant ecology* 2. izd. Springer-Verlag, Berlin etc.
- MASORO, E.J. 1995. *Aging: current concepts* V: E.J. Masoro (izd.), *Handbook of physiology*, Pogl. 11: Aging. Oxford University Press, New York.
- MATTHECK in BRELOER, H. 1994. *The body language of trees: a handbook of failure analysis. Research for amenity trees*, No..HMSO, London.
- MATTHECK, C. 1995. Biomechanical optimum in woody stems. S. 75-90. V B.L. Gartner, izd. *Plant stems. Physiology and functional morphology*. CA, Academic Press, Inc., San Diego.
- MÖLLER, C. M. MÜLLER, D., NIELSEN, J. 1954. Graphic representation of dry matter production of European beech. *Det. Forstl. Forsogsv. Danmark.* 21:327-335
- MÜLLER, D. 1949. Arbeitsteilung im Buchenholz. *Physiologia plantarum* 2:197-199.
- NEČESANY, V. 1966. Die Vitalitätsveränderung der Parenchymzellen als physiologische Grundlage der Kernholzbildung. *Holzforschung und Holzverwertung* 18:61-65.
- NEČESANY, V. 1968. The biophysical characteristics of two types of heartwood formation in *Quercus cerris* L. *Holzforschung und Holzverwertung* 20:49-52.
- NOODEN, L.D. 1988a. Whole plant senescence. V: L.D. Nooden, A.C. Leopold (izd.), *Senescence and aging in plants* 391-439. Academic Press inc., Harcourt Brace Jovanovich, itd.
- NOODEN, L.D. 1988b. *Postlude and prospects*. V: L.D. Nooden, A.C. Leopold (izd.), *Senescence and aging in plants* 499-517. Academic Press inc., Harcourt Brace Jovanovich, itd.
- NOODÉN, L. D., THOMPSON, J.E. 1985. Aging and senescence in plants. V: C.E. Finch, E.L. Schneider (izd.), *Handbook of the biology of aging*: 105-127. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
- PANSHIN, A.J., ZEEUW, Carl de 1980. *Textbook of wood technology*, 4. izd. McGraw-Hill Book Company.

- PASSECKER, F. 1962. Das Alterungsproblem bei der höheren Pflanzen. Forschungen und Fortschritte 26:293-298, 330-334.
- RAYNER, A.D.M., BODDY, L. 1988. Fungal decomposition of wood. John Wiley&Sons, Chichester, etc.
- SAUTER, J.J. 1966. Über die jahresperiodischen Wassergehaltsänderungen und Wasserverschiebungen im Kern- und Splintholz von Populus. Holzforschung 20:137-142.
- SHAIN, L. 1979. Dynamic responses of differentiated sapwood to injury an infection. Phytopathology 69:1143-1147.
- SHIGO, A.L. 1977. Compartmentalization of decay in trees. Agric. Inf. Bull. (U.S.D.A.), št. 405.
- SHIGO, A.L. 1991. Modern arboriculture. Shigo and Trees, Associates, 4 Denbow Road, Durham, NH.
- SNELL, J.A.K., BROWN, J.K. 1978. Comparison of tree biomass estimators. Forest Science 24:455-457.
- TORELLI, N. 1998. Zunajkambijska rast celic v lesu dvokaličnic. Les 50:293-298.
- TORELLI, N. 2001. Odziv drevja na globoke in površinske poškodbe na primeru Bukve (*Fagus sylvatica* L.). Gozd. Vestn. 59:85-94.
- TORELLI, N. 2002a. Reakcijski les in njegova mehanika. Les 54:140-147.
- TORELLI, N. 2002b. Gospodarjenje z debelim lesom/ drevjem v Sloveniji – biološka interpretacija. Les 54:325-330.
- TORELLI, N. 2003. Ojedritev –vloga in proces. Les 55:368-379.
- TORELLI, N. 2004. Senescenca, staranje in dolgoživost dreves. Les 56:52-57.
- TORELLI, N. 2004. Senescenca in staranje v drevesih. V: Brus, Robert (ur.) Staro in debelo drfevje v gozdu: Zbornik referatov XXII. Gozdarskih studijskih dnevoj, 25.-26. mar. 2004, str. 1-18.
- TORELLI, N., TRAJKOVIĆ, J, SERTIĆ, V 2006. Influence of phenolic compounds in heartwood of silver fir (*Abies alba* Mill.) on the equilibrium moisture content. Holz Roh-Werkst. (v tisku).
- WANGERMANN, E. 1965. Longevity and ageing in plants and plant organs. V: W. Ruhland (izd.), Handbuch der Pflanzenphysiologie XV(2):1026-1057. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- WARING, R.H., SCHLESINGER, W.H. 1985. Forest ecosystems: concepts and management. Academic Press, Orlando, Florida.
- WHITE, J. 1979. The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Syst. 10:109-145.
- ZIEGLER, H. 1968. Biologische Aspekte der Kernholzbildung. Holz als Roh- und Werkstoff 26:61-68.