

Kakšne informacije se skrivajo v zgradbi skorje (floema)?

What Information is Stored in the Structure of Bark (Phloem)?

Jožica GRIČAR¹

Izvleček:

Gričar, J.: Kakšne informacije se skrivajo v zgradbi skorje (floema)?; *Gozdarski vestnik*, 75/2017, št. 5-6. V slovenščini z izvlečkom in povzetkom v angleščini, cit. lit. 51. Jezikovni pregled angleškega besedila Breda Misja, jezikovni pregled slovenskega besedila Marjetka Šivic.

V prispevku so predstavljene najnovejše anatomske raziskave v skorji. Našteti so glavni razlogi manjšega zanimanja za raziskave zgradbe skorje v primerjavi z lesom. Opisana je sezonska dinamika nastanka floema pri drevesih iz zmernega in sredozemskega podnebja ter vpliv okoljskih razmer na strukturo floemskih branik. Prikazana je povezava med širino floemskih in lesnih prirastkov pri drevesih različnih vitalnosti. Na koncu je omenjen še vpliv različnih procesov, ki potekajo v skorji, na meritve dendrometrov.

Ključne besede: skorja, zmerne klima, sredozemska klima, letni prirastek, les, anatomija, iglavci, listavci

Abstract:

Gričar, J.: What Information is Stored in the Structure of Bark (Phloem)?; *Gozdarski vestnik (Professional Journal of Forestry)*, 75/2017, vol 5-6. In Slovenian, abstract and summary in English, lit. quot. 51. Proofreading of the English text by Breda Misja, proofreading of the Slovenian text Marjetka Šivic.

In the paper, most recent anatomical studies in bark are presented. Main reasons for smaller interests in bark-anatomy studies compared to wood are listed. Seasonal dynamics of phloem formation in trees from temperate and Mediterranean climate as well as influence of environmental conditions on the structure of phloem increments are described. Link between phloem and wood increments in trees of different vitality is shown. Finally, impact of numerous secondary changes, occurring in the bark, on dendrometer measurements is discussed.

Key words: bark, temperate climate, Mediterranean climate, annual increment, wood, anatomy, conifers, broad-leaved trees

1 UVOD

1 INTRODUCTION

Podnebne spremembe in s tem povezanimi pogostejši in intenzivnejši ekstremni vremenski dogodki, kot so suše, vročinski valovi, pozebe in poplave, bodo nedvomno vplivali na vitalnost dreves, produkcijo in kakovost lesa v Sloveniji v prihodnjih letih (UN-ECE, 2012; IPCC, 2014). Sezonska dinamika nastanka lesa in podrobne lesno-anatomske analize so zelo primerno orodje za ocenjevanje odziva in prilagoditve debelinske rasti dreves na okoljske razmere. Na časovni razvoj in morfološke značilnosti lesnih celic namreč vplivajo razmere pred nastankom celic in v trenutku njihovega nastanka. Tako opredeljujejo njihovo mehansko in prevodno vlogo v drevesu in neposredno vplivajo na njegovo dolgoročno preživetje (Fonti in sod., 2010; Sass-Klaassen in sod., 2016). V primerjavi z lesom so skorjina tkiva bistveno manj raziskana in le redko vključena v

ekofiziološke in dendrokološke študije, četudi opravljajo številne naloge, ki so ključne za rast drevesa, kot denimo transport produktov fotosinteze iz listov do tkiv, v katerih potekajo celične delitve ali diferenciacija (Jyske in Hölltä, 2015). V drevesu sta glavni funkciji lesa in floema povsem različni, vendar tesno povezani preko trakov (Spicer, 2014), zato nekateri avtorji predlagajo, da bi ju obravnavali kot enoten prevodni sistem (Pfausch in sod., 2015).

Najpomembnejši razlogi za manjše zanimanje za raziskave skorje v primerjavi z lesom so: (i) manjši delež skorje v drevju in posledično manjša komercialna raba; (ii) zapletena zgradba in (iii) sekundarne spremembe, ki onemogočajo dolgoročne dendrokronološke analize. Skorje je le

¹ Doc. dr. J. G., Gozdarski inštitut Slovenije, Oddelek za prirastoslovje in gojenje gozda. Večna pot 2, SI-1000 Ljubljana, Slovenija, jozica.gricar@gozdis.si

okoli 10 do 20 % debla oziroma 20 do 35 % drevesa (deblo, veje in korenine skupaj) (Dermastia, 2007), zato je največkrat stranski in gospodarsko manj pomemben del drevesa. Zaradi sekundarnih sprememb floemskih celic v starejšem delu skorje je morfologija celic tako spremenjena, da tkiva niso primerna za dendrokronološke študije in so anatomske analize celic praviloma omejene na najmlajšo floemsko braniko (Gričar in sod., 2015a). Poleg tega njena raznolika kemijska zgradba otežuje optimalno predelavo in uporabo skorje (Srivastava, 1964; Martin in Christ, 1970). Anatomska in kemijska zgradba skorje sta namreč odvisni tudi od starosti tkiv, zato se v drevesu in med drevesnimi vrstami zelo razlikujeta.

Namen prispevka je predstaviti najnovejše floemsko-anatomske raziskave z osredotočenjem na naslednja vprašanja: i) kateri okoljski signali vplivajo na strukturo floema; ii) ali so povezave med širinami in strukturo floemskega in lesnega prirastka koristne pri določanju stresnih kazalnikov rasti dreves ter iii) ali lahko floemsko-anatomske informacije prispevajo k boljšemu razumevanju debelinske rasti dreves in njihovemu odzivu na okoljske spremembe. Predstavljene študije so bile opravljene na iglavcih in listavcih iz zmerne, gorskega in sredozemskega podnebne pasu.

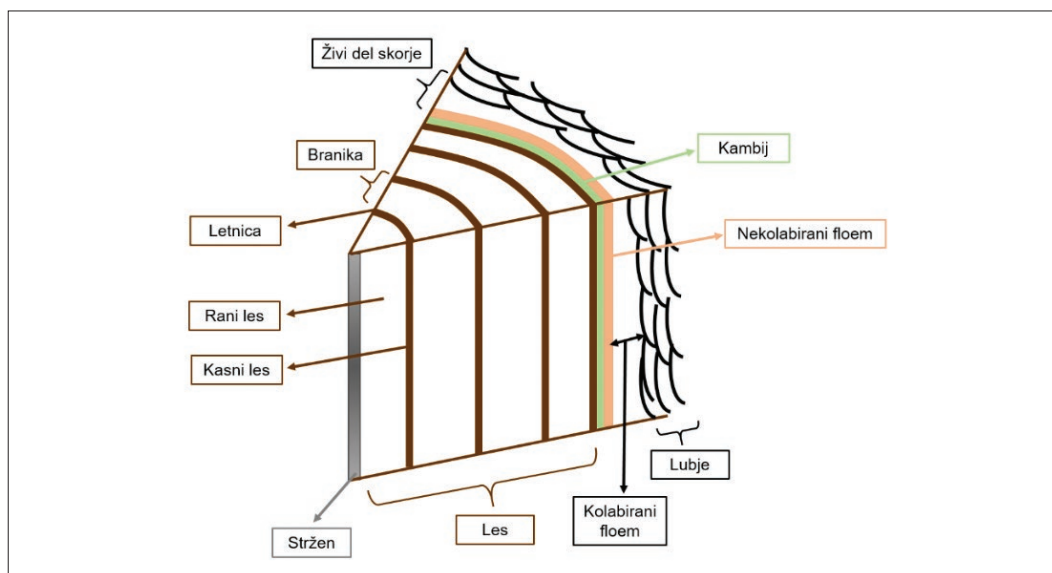
2 ZGRADBA SKORJE

2 BARK STRUCTURE

2.1 Tkiva debla

2.1 Stem tissues

Skorja nastane z debelinsko rastjo dreves in zajema vsa tkiva zunaj vaskularnega kambija (v nadaljevanju kambij) (slika 1). Na sliki 1 so tkiva v deblu drevesa od stržena navzven. Največji je delež lesa, ki je sestavljen iz letnih prirastnih plasti (branik), ki jih razmejujejo navidezne črte, t.i. letnice. Branike so iz redkejšega in svetlejšega ranega lesa, ki nastaja spomladi, ter temnejšega in gostejšega kasnega lesa, ki nastaja poleti. Kambij je med lesom in skorjo ter ustvarja celice lesa na notranjo stran in celice ličja (sekundarnega floema) na zunanjo. Sicer so tkiva v skorji produkt dveh sekundarnih oziroma stranskih meristemov. Poleg kambija sta prisotna še plutni kambij (felogen), ki tvori celice plute (felema), in feloderma, ki skupaj tvorita periderm (sekundarno krovno tkivo) (npr. Torelli, 1990; Trockenbrodt, 1990). Skorjo delimo na živi del (ličje), ki obsega vsa tkiva med kambijem in najmlajšim (najglobljim) peridermom, ter na zunanji, mrtvi del ali lubje (ritidom), kamor spadajo vsa tkiva zunaj najmlajšega periderma (slika 2) (Evert in Eichhorn, 2013).



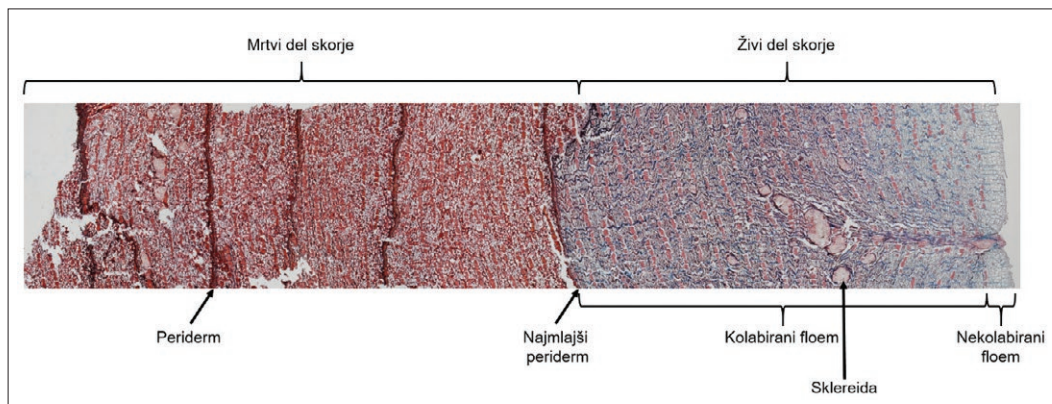
Slika 1: Ilustracija drevesnih tkiv od stržena navzven
Figure 1: Illustration of tree tissues from pith outwards

2.2 Sekundarni floem

2.2 Secondary phloem

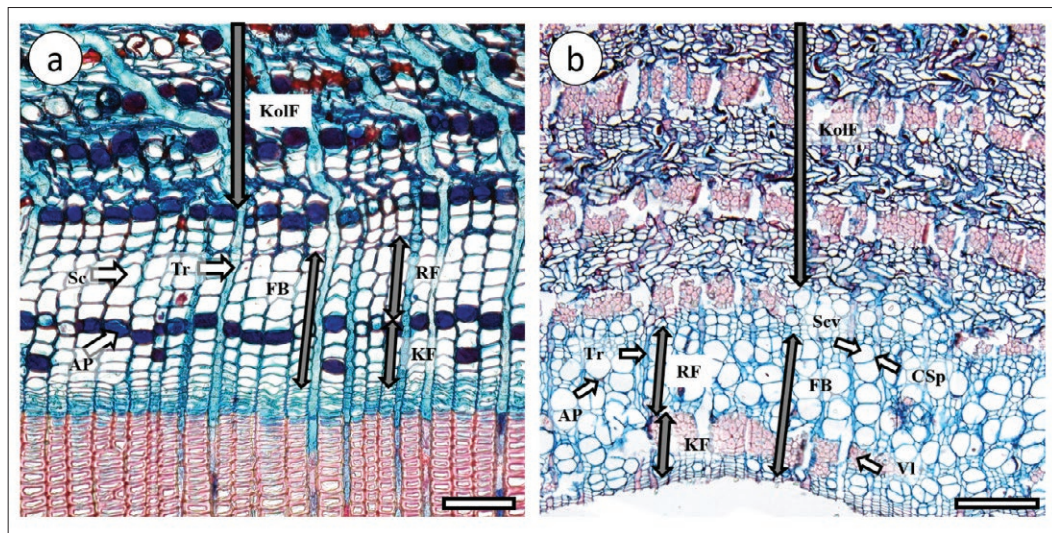
Podobno kot v lesu je tudi zgradba sekundarnega floema listavcev v primerjavi z iglavci manj urejena in zato bolj zapletena (slika 3, 4). Mlajši del sekundarnega floema iglavcev je sestavljen pretežno iz celic, ki so usmerjene vzdolž debla (aksialna smer): sitaste celice, Strassburgerjeve celice, parenhim in redkeje tudi vlakna (slika

3a). Pri listavcih so aksialno usmerjeni naslednji vrste celic: sitaste cevi, ki so povezane s celicami spremljevalkami, parenhim in vlakna, ki lahko pri nekaterih vrstah tudi manjkajo (npr. pri buki in javorju) (slika 3b). Trakovi, ki so radialno usmerjeni (v smeri polmera na prečnem prerezu debla), so pri obeh skupinah sestavljeni iz parenhimskih celic. Po živih sitastih elementih poteka prevajanje produktov fotosinteze iz krošnje navzdol po deblu



Slika 2: Zgradba skorje pri gradnu (*Quercus petraea*) (foto: Š. Jagodic)

Figure 2: Bark structure in sessile oak (*Quercus petraea*) (photo: Š. Jagodic)



Slika 3: Zgradba floema pri (a) navadni jelki (*Abies alba*) in (b) gradnu (*Quercus petraea*) (foto: Š. Jagodic). KolF – kolabiran floem, FB – floemski branika, RF – rani floem, KF – kasni floem, Sc – sitasta celica, Scv – sitasta cev, CSp – celica spremljevalka, AP – aksialni parenhim, VI – vlakna, Tr – trak. Daljica = 200 μ m

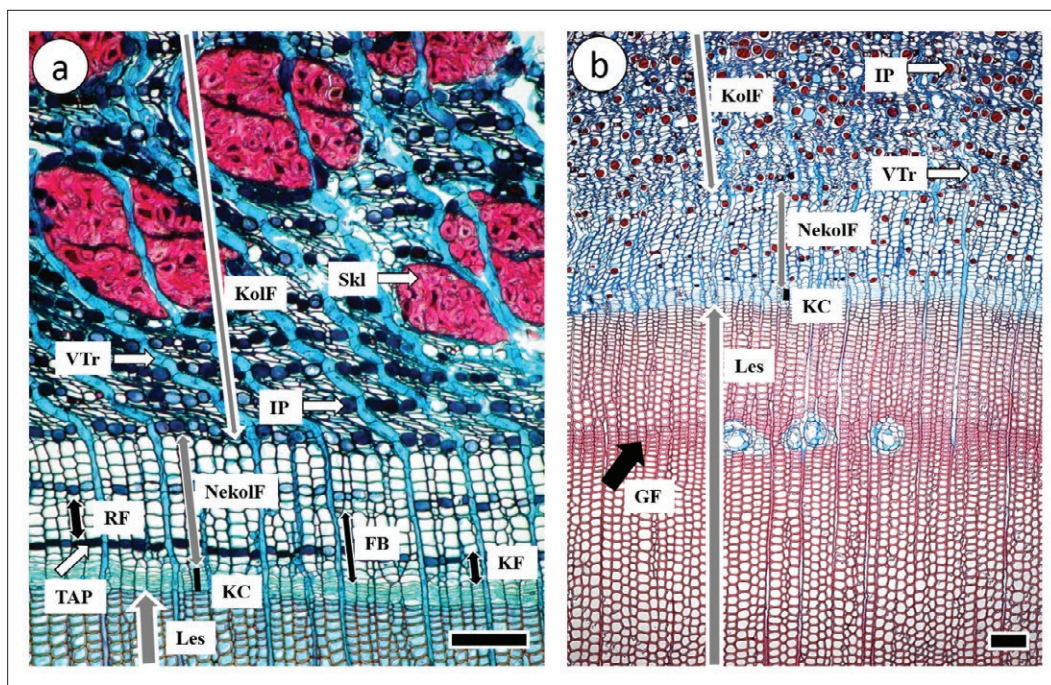
Figure 3: Phloem structure in (a) silver fir (*Abies alba*) and (b) sessile oak (*Quercus petraea*) (photo: Š. Jagodic). KolF – collapsed phloem, FB – phloem growth ring, RF – early phloem, KF – late phloem, Sc – sieve cell, Scv – sieve tube, CSp – companion cell, AP – axial parenchyma, VI – fibres, Tr – ray. Scale bar = 200 μ m

do korenin (bazipetalna smer). Ker so sitasti elementi brez nekaterih ključnih organelov, so povezani s Strassburgerjevimi celicami (iglavci) oziroma celicami spremljevalkami (listavci), ki jim omogočajo preživetje. Temeljna naloga aksialnih in trakovnih parenhimskih celic je prevajanje in skladiščenje hrane in vode. vlakna povečujejo trdoto in trdnost skorje (Čufar, 2006).

Glavna naloga najmlajšega floema je torej prevajanje produktov fotosinteze v bazipetalni smeri. Sitasti elementi prevajajo produkte fotosinteze eno ali dve rastni sezoni, nato kolabirajo (se sesedejo) (Alfieri in Evert, 1973). Tako ločimo: (i) mlajši, prevodni oziroma nekolabirani ter (ii) starejši, skladiščni (neprevodni) oziroma kolabirani del sekundarnega floema (slika 4). Sekundarni floem je, razen mlajših rastlin ali najmlajših delov starejših dreves, sestavljen iz bolj ali manj različnih

prirastnih plasti. Ker so tkiva v skorji izpostavljena razmeroma hitrim spremembam starejšega tkiva (t.i. sekundarne spremembe), kot je kolaps sitastih cevi, nastanek dilatirane tkiva, nastanek sklereid ali rast parenhimskih celic, je mogoče različno prepoznati le strukturo najmlajšega dela floema (slika 3, 4) (Gričar in Čufar, 2008; Gričar in sod., 2015a).

Po kolapsu sitastih elementov, aksialne in trakovne parenhimske celice, ki so del starejše žive skorje, pogosto dodatno zrastejo (t.i. inflacija) in sklerificirajo (debelitev in lignifikacija celičnih sten) (Prislan in sod., 2012) (slika 4a, 5). Zaradi kolapsa sitastih elementov floemski trakovi kolabirajo in se zamaknejo (slika 4). V starejšem floemu se lahko kopičijo različne snovi, zlasti kristali in fenolne spojine. Da skorja sledi debelinski rasti debla in vej, se lahko razvije dilatirano tkivo.



Slika 4: Zgradba floema pri (a) pri navadni jelki (*Abies alba*) in (b) alepskem boru (*Pinus halepensis*) (foto: K. Čufar). NekoLF – nekolabirani floem, KolF – kolabirani floem, FB – floemski branika, RF – rani floem, KF – kasni floem, TAP – tangencialni pas aksialnega parenhima, Skl – gnezda sklereid, VTr – zveržen trak, IP – povečan aksialni parenhim, KC – kambij, Les – les, GF – gostotna fluktuacija v lesu. Daljica = 200 µm

Figure 4: Phloem structure in (a) in silver fir (*Abies alba*) and (b) Aleppo pine (*Pinus halepensis*) (photo: K. Čufar). NekoLF – non-collapsed phloem, TAP – tangential band of axial parenchyma, KolF – collapsed phloem, FB – phloem growth ring, RF – early phloem, KF – late floem, Skl – sclereid nest, VTr – distorted ray, IP – inflation of axial parenchyma, KC – cambium, Les – wood, GF – intra-annual density fluctuation. Scale bar = 200 µm

Dilatacija poteka tako, da se parenhimske celice traku tangencialno razširijo, še pogosteje pa se njihovo število poveča z delitvami (slika 5a) (Torelli, 1983).

3 KSILO- IN FLOEMOGENEZA

3 XYLO- AND PHLOEMOGENESIS

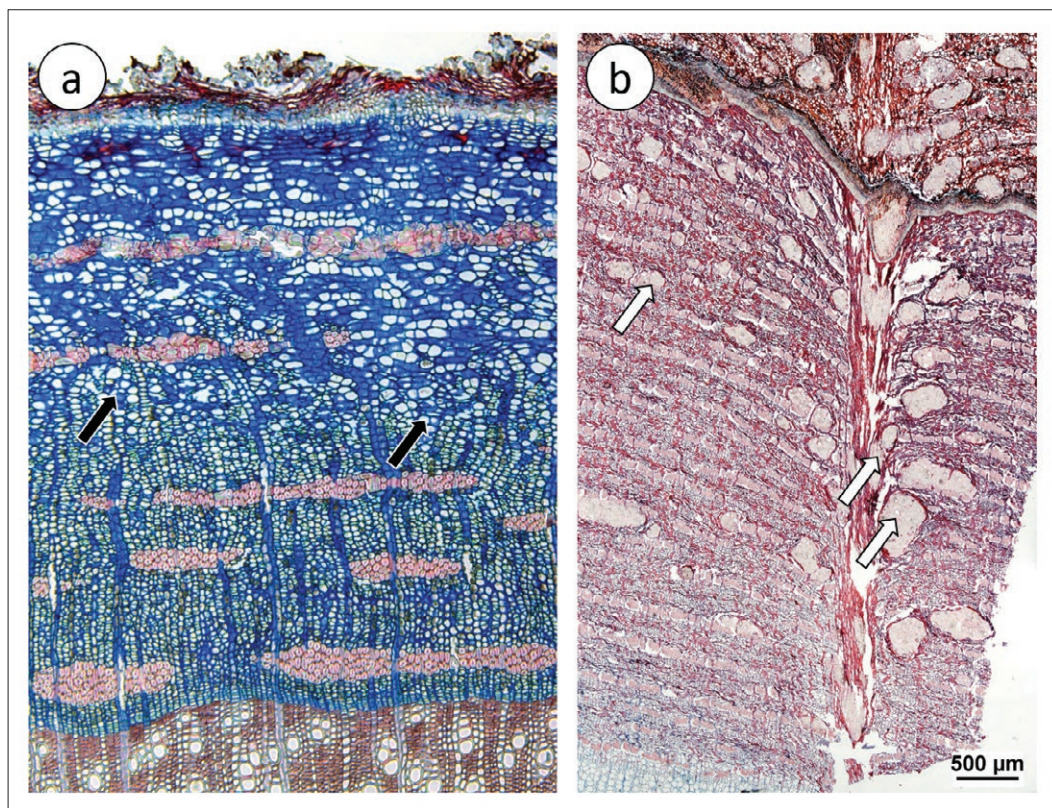
Les in floem nastaneta v zapletenih procesih, ki se začnejo s celičnimi delitvami v kambiju, sledi proces diferenciacije, ki jo lahko razdelimo na več zaporednih faz: (a) determinacija, kjer se določi, v kateri tip celice se bo razvil kambijev derivat, (b) rast celice in (c) debelitev celične stene. Pri sklerenhimskih celicah sledita še (d) lignifikacija celične stene in (e) programirana celična smrt (slika 6). Ksilo- in floemogeneza vodita do specializacije celic z vidika kemijske zgradbe, morfoloških značilnosti in funkcije. Delitve v kambiju in rast

celic določajo širino letnega debelinskega prirastka (debelinsko rast dreves), debelitev sekundarne celične stene (in lignifikacija) pa akumulacijo biomase v celične stene (letni prirastek biomase) (Plomion in sod., 2001; Gričar, 2007), pri čemer akumulacija biomase zaostaja približno en mesec za debelinsko rastjo iglavcev v različnih biomih (Cuny in sod., 2015).

4 DELOVANJE KAMBIJA IN NASTANEK LESA V RAZLIČNIH OKOLJIH

4 CAMBIAL RHYTHM AND XYLEM FORMATION IN DIFFERENT ENVIRONMENTS

Rast in razvoj dreves nadzorujejo številni notranji (geni, hormoni) in zunanji (okolje, človek) dejavniki. Za drevesne vrste zmernega in hladnega pasu



Slika 5: Sekundarne spremembe v starejšem floemu: (a) dilatacijsko tkivo pri navadni oljki (*Olea europea*), označeno s črnimi puščicama, in (b) sklereide pri gradnu (*Quercus petraea*), označene z belimi puščicami (foto: Š. Jagodic)
 Figure 5: Secondary changes in older phloem: (a) dilatation tissue in common olive (*Olea europea*) marked with black arrows, and (b) sclereids in sessile oak (*Quercus petraea*) marked with white arrows (photo: Š. Jagodic)

je značilno ciklično delovanje kambija (aktivnost in mirovanje), ki je na splošno povezano z menjavanjem hladnih in toplih obdobj. Zimsko obdobje mirovanja (dormanca) kambija, ko celične delitve ne potekajo, je posledica številnih strukturnih sprememb celičnih organelov in je pomembna prilagoditev lesnatih rastlin, da preživijo v podnebnju z nizkimi zimskimi temperaturami. Meristematska aktivnost se navadno začne ob ugodnih vremenskih razmerah spomladi (marec–maj) s celičnimi delitvami in konča pozno poleti (julij–september) (npr. Lachaud in sod., 1999; Gričar et al. 2014a). Periodično delovanje kambija in celične diferenciacije se odraža v razločnih letnicah med sosednjimi prirastnimi plastmi (branicami) zaradi morfološki razlik celic ranega in kasnega lesa (Schmitt in sod., 2016).

Obdobje kambijeve celične produkcije je pri vrstah iz sredozemskega pasu precej manj predvidljivo. Za sredozemsko podnebje so značilna vroča in suha poletja ter mile in vlažne zime. Ker dolgotrajne nizke temperature za to okolje niso značilne, kambijeve celice ne odražajo tipičnega dormantnega stanja (Prislan in sod., 2016). Zato je obdobje delovanja kambija zelo nestalno in lahko delitve ali diferenciacija celic potekajo tudi v zimskih mesecih, če so temperature ugodne. V poletnih mesecih je delovanje kambija v glavnem povezano z zadostno količino vode, kar se kaže v svojevrstni strukturi lesnih branik; npr. v primeru suše in visokih temperatur so prirastne plasti

izrazito zmanjšane ali celo lokalno izostanejo (t.i. manjkajoče branike) (Novak in sod., 2016). V braniki se lahko pojavijo spremembe v gostotnem profilu, če so jeseni ugodne razmere za ponovno delovanje kambija (slika 4b) (Cherubini in sod., 2003; de Luis in sod., 2007). V obdobju zmanjšane kambijeve aktivnosti, npr. ob suši poleti, celične delitve lahko še vedno potekajo, vendar zelo počasi (de Luis in sod., 2007). Četudi kambij ne tvori novih lesnih celic v zimskih mesecih, pa lahko proces diferenciacije še vedno poteka (Barnett, 1971; De Micco in sod., 2016).

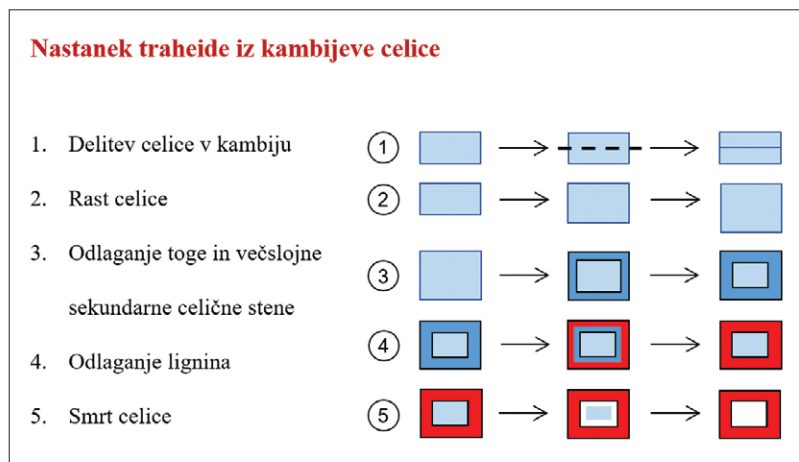
5 VPLIV PODNEBJA NA NASTANEK IN STRUKTURO FLOEMA

5 EFFECT OF CLIMATE ON FORMATION AND STRUCTURE OF PHLOEM

5.1 Nastanek in struktura floema v zmernem podnebnju

5.1 Formation and structure of phloem in temperate climate

Sezonska dinamika nastanka branike lesa in floema se razlikuje. Pri drevesih zmerne in gorskega podnebj se spomladi, 2 do 5 tednov pred kambijevo celično produkcijo, nediferencirane celice, ki so na zunanjem robu kambija, začnejo oblikovati v sitaste elemente (slika 7, 8) (Alfieri in Evert, 1973). Kambijeve celična



Slika 6: Shematski prikaz razvoja traheide iz kambijeve celice pri iglavcih

Figure 6: Schematic illustration of tracheid development from cambial derivative in conifers

produkcija se začne in konča na lesni in floemski strani sočasno, vendar se intenzivnost delitev razlikuje. Obdobje največje celične produkcije nastane na floemski strani približno en mesec prej kot na strani lesa. Prehod iz ranega v kasni floem pri listavcih in iglavcih zmernega in gorskega podnebja zasledimo v obdobju od sredine maja do začetka junija in praviloma nastane pred prehodom ranega v kasni les (npr. Prislan in sod., 2013; Gričar in sod., 2014a). Diferenciacije sitastih elementov, ki zajema rast in debelitev celične stene, s svetlobnim mikroskopom ni mogoče zanesljivo slediti, kot je to mogoče pri lesu (Gričar in Čufar, 2008). Celice ranega floema včasih kolabirajo že ob koncu tekoče rastne sezone (Prislan in sod., 2013), medtem ko celice kasnega floema delujejo toliko časa, dokler se (v naslednji rastni sezoni) novo nastali floemski derivati popolnoma ne oblikujejo, tj. nekje do začetka junija v prihodnji rastni sezoni (Srivastava, 1964).

Pri vrstah iz zmernega pasu je v najmlajšem, nekolabiranem floemu navadno mogoče prepoznati letne prirastne plasti (branike) zaradi morfoloških razlik celic ranega in kasnega floema (Gričar in Čufar, 2008). Sitaste celice ranega

floema pri iglavcih imajo večje radialne dimenzije in tanjše celične stene v primerjavi s kasnim floemom. Izmenične plasti kasnega in ranega floema predstavljajo letnice. Tangencialne celične stene inicialnih celic ranega floema, ki mejijo na potlačene celice kasnega floema, nastale v predhodni rastni sezoni, so vedno nekoliko zaobljene (slika 3a, 4a). Enoredni, bolj ali manj sklenjeni tangencialni pasovi aksialnih parenhimskih celic ločijo celice ranega in kasnega floema pri iglavcih iz družine Pinaceae. Ti pasovi so zaradi temno obarvane vsebine v celičnih lumnih zelo dobro vidni in navkljub dostikrat napačnemu vtisu ne predstavljajo letnic. Pri širših floemskih prirastkih (nad 10 celic) se v kasnem lesu lahko pojavi še drugi, nesklenjen tangencialni pas aksialnega parenhima (Gričar in Čufar, 2008). Tudi pri listavcih so velikosti sitastih cevi ranega floema večje kot v kasnem. Prehod iz ranega v kasni floem je pri nekaterih vrstah (npr. hrast, domači kostanj) prepoznaven zaradi prisotnosti floemskih vlaken (Gričar in sod., 2014b), pri drugih vrstah (npr. bukev, javor) pa zaradi manjših velikosti sitastih cevi kasnega floema in povečanega deleža aksialnega parenhima (Prislan in sod., 2012).

Nastanek inicialne sitaste celice ranega floema

1. Diferenciacija celice brez predhodne delitve v kambiju



Nastanek sitaste celice

1. Delitev celice v kambiju



2. Rast celice



3. Debelitev celične stene



Slika 7: Shematski prikaz nastanka (inicialne) sitaste celice ranega floema pri iglavcu iz zmernega ali hladnega pasu
Figure 7: Schematic illustration of the formation of (initial) early phloem sieve cell of a conifer from temperate or cold climates

5.2 Nastanek in struktura floema v sredozemskem podnebnju

5.2 Formation and structure of phloem in Mediterranean climate

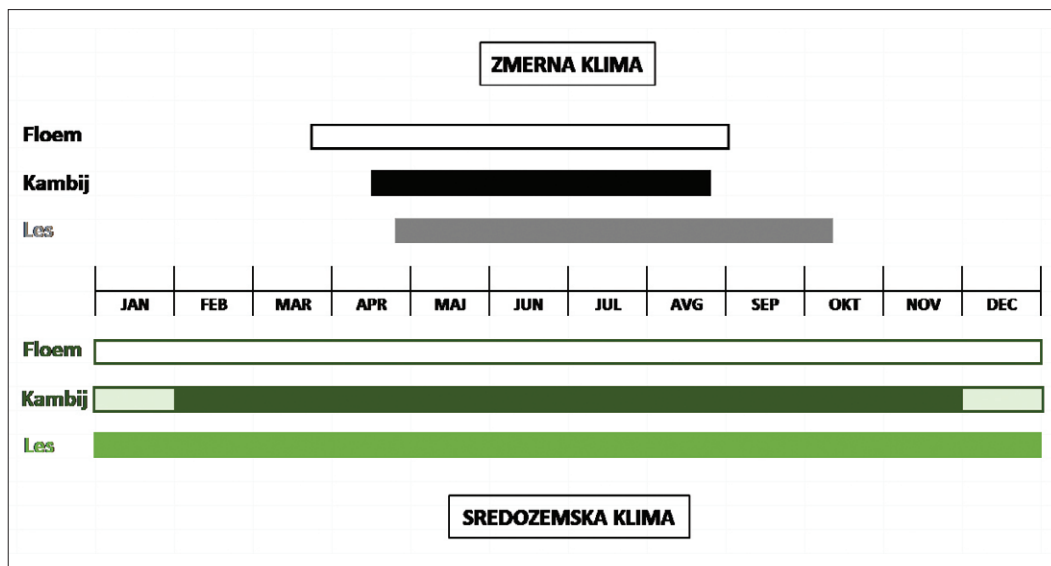
Povsem drugačno je kambijevo delovanje dreves v Sredozemlju (slika 8). Kambijeva celična produkcija na lesni in floemski strani ni usklajena, kot je to značilno za drevesa, ki rastejo v zmerem ali borealnem podnebnju. Kot je bilo že prej omenjeno, debelinska rast dreves sredozemskih dreves ni podvržena tipičnemu mirovanju kambija v zimskem času (Prislan in sod., 2016). Četudi v tem obdobju ne poteka nastanek novih celic lesa, pa se to lahko dogaja na floemski strani (Barnett, 1971). Neciklično nastajanje floema se kaže tudi v specifični zgradbi floemskih prirastkov, kjer ni jasnih letnic, saj se morfologija celic, nastalih v različnih obdobjih leta, ne razlikuje med seboj (Gričar in sod., 2016). Ravno tako ni tipičnih tangencialnih pasov aksialnega parenhima, ki razmejujejo rani in kasni floem pri iglavcih iz družine Pinaceae (Slika 4b). Lahko prepoznamo le

kolabirani in nekolabirani floem. Zato ne moremo proučevati sezonske dinamike nastanka floema v drevesih, ki rastejo v Sredozemlju. Izostanek izrazitih letnih ciklov kambijevega delovanja in celične diferenciacije kaže, da na debelinsko rast dreves poleg drevesnih in vrstnih posebnosti v veliki meri vplivajo tudi okoljske razmere, zlasti temperatura ter količina in porazdelitev padavin (Gričar in sod., 2016; Prislan in sod., 2016).

6 VPLIV OKOLJSKIH RAZMER NA STRUKTURO FLOEMSKIH BRANIK – POMEN VEČLETNIH PODATKOV

6 IMPACT OF ENVIRONMENTAL CONDITIONS ON THE STRUCTURE OF PHLOEM INCREMENTS – IMPORTANCE OF LONG-TERM DATA

Raziskave sezonske dinamike debelinske rasti dreves terjajo večletna zbiranja podatkov v kratkih časovnih intervalih v rastni sezoni. Da bi pridobili podatke o odzivu različnih drevesnih vrst na



Slika 8: Shematski prikaz obdobji nastajanja floemske in lesne branike ter delovanje kambija pri drevesih v zmerem (primer: navadna smreka v Ljubljani) in sredozemskem podnebnju (primer: alepski bor z obale Španije). Svetlozelena barva v januarju in decembru pri kambiju dreves iz sredozemskega podnebnja označuje obdobje, ko je kambij lahko aktiven, ni pa nujno, kar je odvisno predvsem od temperature.

Figure 8: Schematic illustration of periods of phloem and wood formation and cambial cell production in temperate (example: Norway spruce in Ljubljana) and Mediterranean climate (example: Aleppo pine from the Spanish coastal area). Light green colour in January and December for the cambium in trees from Mediterranean climatic zone denotes the period, when the cambium can be active. This predominantly depends on temperature.

okoljske razmere na globalni ravni, raziskovalci iz različnih laboratorijev po svetu intenzivno sodelujemo, izmenjujemo znanje in združujemo podatke v skupno bazo (Rossi in sod., 2008, 2013, 2016; Cuny in sod., 2015). Na tak način bo v prihodnje mogoče izdelati modele dinamike nastanka lesa, s katerimi bomo lahko ocenili gozdno produkcijo in lastnosti lesa v različnih podnebnih scenarijih.

Ker pa je kambij bifacialen meristem (tj. proizvaja celice lesa v centripetalni in celice floema v centrifugalni smeri), študije nastanka lesa razkrivajo le del informacij o kambijevi celični produktivnosti. V preteklosti so domnevali, da na nastanek floema vplivajo predvsem notranji dejavniki (npr. Larson, 1994), vendar pa naše nedavno ugotovljene razlike v dinamiki nastanka in strukturi floema pri navadni smreki z različnih rastišč dokazujejo, da so ti procesi vsaj deloma podvrženi lokalnim okoljskim razmeram (temperatura, padavine) (Gričar in sod., 2014a, 2015b).

V letih 2009–2011 smo primerjali anatomske značilnosti lesnih in floemskih celic pri navadni smreki s treh rastišč v zmernem podnebnju: dve v Sloveniji (Panška reka, PA – 400 m n.m., Menina planina, ME – 1200 m n.m.) in eno na Češkem (Rájec Němčice, RN – 650 m n.m.). Rastišča se razlikujejo v temperaturi (letno povprečje: PA – 10,3°C, ME – 7,4°C in RN – 8,1°C). Poleg tega se slovenski in češko rastišče razlikujejo tudi v količini padavin (letno povprečje: PA – 1384 mm, ME – 1355 mm in RN – 661 mm). Ugotovili smo, da so značilnosti lesnih in floemskih celic odvisne od rastiščnih razmer, saj so se razlikovale med rastišči, ne pa med leti na posameznem rastišču (Gričar in sod., 2015b). Rezultati kažejo, da je tudi floemska struktura prilagojena za optimalno delovanje dreves v lokalnih razmerah, pri čemer sta širina in struktura ranega floema manj variabilni v primerjavi s kasnim floemom. V našem primeru je bil rani floem na vseh treh rastiščih sestavljen iz 3 do 5 slojev sitastih celic, medtem ko se je število celic v kasnem floemu razlikovalo (PA – 6 do 8 slojev, ME – 4 do 6 slojev in RN – 1 do 4 slojev). Na češkem rastišču z najmanjšo količino padavin je bil kasni floem izrazito ožji kot na slovenskih rastiščih. Razlike lahko pripišemo veliki plastičnosti debelinske rasti drevesnih vrst v različnih okoljih glede kambijevega delovanja

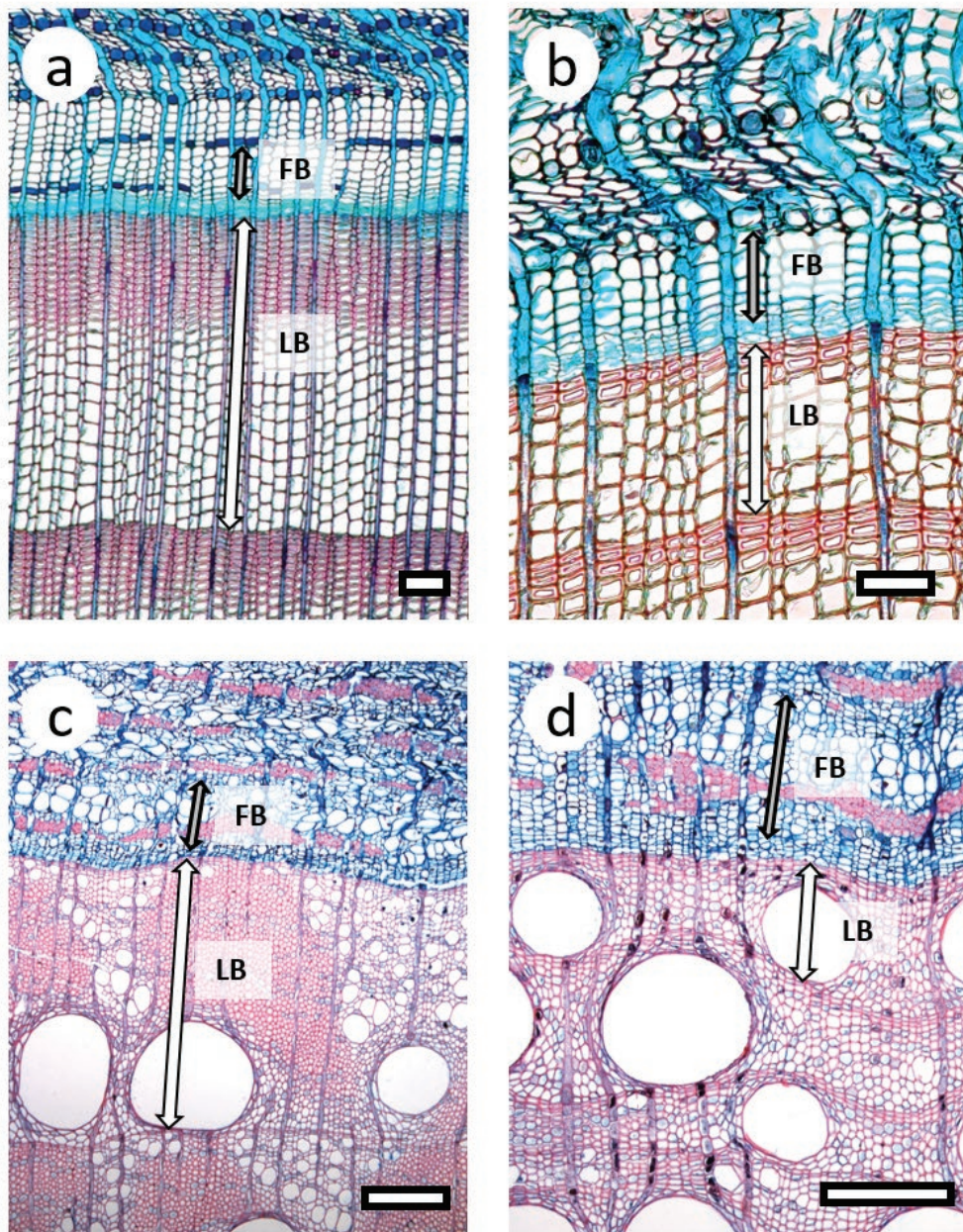
in celične diferenciacije (Prislan in sod., 2013; Gričar in sod., 2016). Primarna funkcija obeh delov floemske branike se nekoliko razlikuje: večji sitasti elementi ranega floema so pomembni za prevajanje produktov fotosinteze, medtem ko kasni floem vsebuje veliko aksialnega parenhima, ki je pomemben za skladiščenje produktov fotosinteze. Stabilnejša struktura ranega floema tako nakazuje, da je z vidika delovanja drevesa pomembnejša in ima tako njegov nastanek prednost pred kasnim floemom (Gričar in sod., 2015b). Časovna dinamika debelinske rasti dreves lahko služi kot kazalec za prilagoditev dreves na lokalne razmere. V tem pomenu so poleg zgradbe lesa pomembni tudi podatki o strukturi floema, saj se sezonska dinamika nastanka lesa in floema razlikuje, zato morfološke značilnosti lesnih in floemskih celic vsebujejo različne okoljske informacije (Gričar in sod., 2015b).

7 ZGRADBA SEKUNDARNIH TKIV V DEBLU DREVES KOT KAZALNIK VITALNOSTI DREVES

7 STRUCTURE OF SECONDARY TISSUES IN TREE STEM AS INDICATOR OF TREE VITALITY

Vitalni gozdni sestoji so temelj nastanka kakovostne hlodovine. Vitalnost posameznih dreves je med glavnimi kazalniki zdravstvenega stanja gozdnih sestojev in je ni mogoče izmeriti neposredno. Največkrat jo ugotavljamo na podlagi vizualne ocene stanja krošnje in debelinskega ali višinskega prirastka (UNE-ECE, 2012). Naše prejšnje raziskave pri navadni jelki in dobu so pokazale, da so pomemben odraz vitalnosti drevesa povezave med širinami kambija ter lesnih in floemskih prirastkov (slika 9) (Gričar in sod., 2009, 2014b).

Kambijeva celična produkcija je v normalnih razmerah intenzivnejša na lesni kot na floemski strani, kar pojasni znatno nesorazmerje v širini floemskih in lesnih prirastkov (Panshin in de Zeeuw, 1980; Kozłowsky in Pallardy, 1997). Vendar pa se razmerje obrne v fiziološko stresnih razmerah, ko je floemski prirastek lahko celo širši od lesnega, ki lokalno lahko celo izostane (pojav manjkajočih branik). Pri navadni jelki, denimo, lahko razmerje floem: les variira od 1 : 0,75 do 1



Slika 9: Spremenljivost v strukturi in širini lesnih in floemskih letnih prirastkov pri (a, b) navadni jelki (*Abies alba*) in (c, d) dobu (*Quercus robur*) (foto: Š. Jagodic). FB – floemska branika, LB – lesna branika. Daljica = 100 μm (a, b) in 250 μm (c, d)

Figure 9: Structure of wood and phloem rings of different widths in (a, b) silver fir (*Abies alba*) and pedunculate oak (*Quercus robur*) (photo: Š. Jagodic). FB – phloem growth ring, LB – wood growth ring. Scale bars = 100 μm (a, b) and 250 μm (c, d)

: 17 celic (Gričar in sod., 2009). V lesu so lokalno manjkajoče branike v neugodnih rastnih razmerah pogost pojav, medtem ko na floemski strani brez izjeme vsako rastno sezono nastane nekaj celic. To je ključno za preživetje drevesa, saj sitasti elementi prevajajo produkte fotosinteze le eno ali dve rastni sezoni, zato je vsakoletno oblikovanje prevodnega sistema nujno. Spremenljivost širine floemskih prirastkov je bistveno manjše kot lesa. Spodnja meja je pogojena z minimalnim številom celic za zadostno prevajanje produktov fotosinteze. Tudi zgornja meja je omejena na določeno širino, ki znaša pri odrasli jelki ali smreki 12 do 15 slojev celic (Gričar in sod., 2009, 2015b) in pri dobi 500 μm (Gričar in sod., 2014b), pri čemer je širina in struktura ranega floema manj spremenljiva v primerjavi s kasnim floemom. Zgornji in spodnji meji sta v veliki meri povezani z drevesno vrsto in starostjo drevesa (Larson, 1994).

Vitalnost drevesa oziroma produktivnost kambija je mogoče presoditi tudi na podlagi števila celic v mirujočem kambiju. Kambij vitalnih dreves je praviloma širši od manj vitalnih in odraža produkcijsko sposobnost kambija, da tvori nove celice lesa in floema. Število celic v mirujočem kambiju pri različno vitalnih jelkah variira med 3 in 11 sloji celic, pri dobi pa med 2 in 8 sloji (Gričar in sod., 2009, 2014b). Povezave med širinami kambija ter lesnih in floemskih prirastkov so tako odvisne od drevesne vrste in starosti drevesa (Larson, 1994), kar je treba pri tovrstnih primerjavah upoštevati.

8 VPLIV NASTANKA FLOEMA IN SEKUDARNIH SPREMEMB V SKORJI NA PODATKE DENDROMETROV – KAJ V RESNICI MERIMO?

8 IMPACT OF WOOD FORMATION AND SECONDARY CHANGES IN BARK STRUCTURE ON DENDROMETER DATA -WHAT DO WE REALLY MEASURE?

Širini lesne in floemske branike predstavljata vsoto letnega debelinskega prirastka drevesa. Širini lesnega in floemskega prirastka se ne večata linearno, kar pomeni, da se z večjo kambijevo produktivnostjo asimptotično večja delež lesa v letnem debelinskem prirastku. Delež floemskega

prirastka je torej v obratni zvezi z letno širino debelinskega prirastka. Tako lahko lesne branike pri dobi, široke do 0,3 mm, predstavljajo manj kot 50 % letnega debelinskega prirastka, tiste, ki so široke 1,5 do 2,5 mm 85 %, tiste, ki so širše od 2,5 mm, pa predstavljajo več kot 90 % letnega debelinskega prirastka (Gričar in sod. 2014b). Podobno pri bukvi z Menine planine (1200 m n.m.) s povprečno širino lesnega prirastka 1,2 mm floemski prirastek predstavlja 19 % letnega debelinskega prirastka, pri bukvi s Panške reke (400 m n.m.) s povprečno širino lesnega prirastka 2,7 mm pa le 9 % (Prislan in sod., 2013). Navedeni podatki kažejo, da je potrebna previdnost pri beleženju lesne produkcije ali letnega lesnega prirastka z uporabo dendrometrov, ki jih šestokrat uporabljamo za tovrstne študije (npr. Deslauriers in sod., 2003; Zweifel in sod., 2006, Zweifel, 2016). Dendrometrski podatki poleg debelinske rasti dreves zajemajo še številne druge procese v deblu: ciklične spremembe krčenja in nabrekanja debla, ki so povezane z vsebnostjo vode, ter sekundarne spremembe, ki potekajo v starejšem delu floema. Medtem ko cikličnih sprememb, povezanih z vsebnostjo vode, navadno ne upoštevamo in izločimo iz meritev, pa so skorjina tkiva povsem spregledana. V koliki meri procesi v skorji vplivajo na podatke dendrometrov, ni veliko znanega. Zlasti je to problematično pri vrstah, kjer je produkcija lesa majhna, obenem pa sta produkcija floema in sočasna aktivnost peridermov zelo intenzivni (npr. manj vitalni hrasti ali pa macesni na zgornji gozdni meji). Ker so te spremembe sezonsko, vrstno in starostno specifične, je zelo težko oceniti ali posplošiti obseg njihovega vpliva na spremembe v merah debel, se jih pa moramo zavedati in upoštevati pri interpretaciji podatkov, pridobljenih z dendrometrskimi meritvami.

9 ZAKLJUČEK 9 CONCLUSION

Časovna dinamika debelinske rasti dreves ter struktura lesa in floema lahko služita kot kazalnika za prilagoditev dreves na lokalne razmere, vendar so povezave med okoljskimi dejavniki in debelinsko rastjo dreves z vključevanjem floema slabo raziskane. Tega se raziskovalci zavedamo, kar

pričajo številne najnovejši publikacije (npr. Jyske in Hölttä, 2015; Pfautsch in sod., 2015). Poleg tega nam sodobna zmogljiva računalniška strojna in programska oprema za obdelavo in analizo slike omogočata hitre in avtomatske histometrične analize tkiv. Zato bomo v prihodnje uspešno analizirali tudi kolabirani del floema, ki je v tem trenutku popolnoma prezrt, a vsebuje pomembne informacije o prejšnji kambijevi produkciji floemskih celic. Poznavanje nastanka in strukture lesa in floema je ključno za oceno prilagodljivosti različnih drevesnih vrst v spremenjenih podnebnih razmerah, kar bo vplivalo na zgradbo in biotsko raznovrstnost gozdov v prihodnosti.

V primerjavi z lesom je skorja manj zanimiva za komercialno rabo in je dostikrat odpadek. Navkljub izzivom pa skorja ostaja potencialna surovina kot bioenergent ali za nove proizvode (biomateriale) in raznovrstne oblike izkoriščanja v različnih industrijskih panogah (npr. lesno-predelovalni, medicinski, farmacevtski, tekstilni, živilski) (Gričar, 2011), kar potrjujejo številne raziskave (npr. Obernberger in sod., 2006; Guedje in sod., 2007; Xing in sod., 2007; Jyske in sod., 2015). Po drugi strani bi podrobnejši podatki o procesih v skorji (priraščanje in sekundarne spremembe), ki vplivajo na njeno debelino, omogočili izdelavo natančnejših modelov za oceno debeline skorje za posamezne drevesne vrste in regije, ki bi služili za boljšo oceno lesne zaloge (premera debla brez skorje) ali razpoložljive hlodovine na trgu, kjer se delež skorje praviloma ne upošteva (Stängle in sod., 2016). Obenem bi bili tovrstni podatki koristni za oceno količine skorje kot razpoložljive surovine za prej omenjene industrije (Doruska et al. 2009).

10 POVZETEK

V primerjavi z lesom so skorjina tkiva bistveno manj raziskana, četudi opravljajo številne naloge, ki so ključne za rast in preživetje drevesa, kot denimo transport produktov fotosinteze iz listov do tkiv, kjer potekata rast in skladiščenje. Namen prispevka je predstaviti najnovejše floemsko-anatomske raziskave z osredotočenjem na naslednja vprašanja: i) kateri signali vplivajo na strukturo floema; ii) ali so zveze med širinami in strukturo

floemskega in lesnega prirastka koristne pri določanju občutljivih stresnih kazalnikov rasti dreves ter iii) ali lahko floemsko-anatomske informacije prispevajo k boljšemu razumevanju debelinske rasti dreves in njihovem odzivu na okoljske spremembe. Predstavljene študije so bile opravljene na iglavcih in listavcih iz zmernega in sredozemskega podnebnega pasu.

Les in floem nastaneta v zapletenih procesih, ki se začnejo s celičnimi delitvami v kambiju. Za drevesne vrste zmernega in hladnega pasu je značilno ciklično delovanje kambija (aktivnost in mirovanje), ki se odraža v različnih prirastnih plasteh (branikah), ki so posledica morfoloških razlik med celicami, nastalimi na začetku in koncu rastne sezone (rani in kasni les). Obdobje kambijeve celične produkcije je pri vrstah iz sredozemskega pasu precej manj predvidljivo, ker v kambiju ni pravega obdobja mirovanja, kar se kaže v svojevrstni strukturi lesnih branik. Nastajanje floema v krajih s sredozemskim podnebjem je najverjetneje neprekinjeno, kar se kaže v specifični zgradbi floema, kjer ni jasnih prirastnih plasti, saj se morfologija celic, nastalih v različnih obdobjih leta, med seboj ne razlikuje.

Časovna dinamika debelinske rasti dreves ter struktura lesa in floema lahko služita kot kazalnik za prilagoditev dreves na lokalne okoljske razmere. V tem pomenu so pomembni tudi podatki o strukturi floema, saj se sezonska dinamika nastanka lesa in floema razlikuje, zato morfološke značilnosti lesnih in floemskih celic vsebujejo različne okoljske informacije.

Kambijeva celična produkcija je v normalnih razmerah intenzivnejša na lesni kot na floemski strani, vendar pa se razmerje obrne v fiziološko stresnih razmerah, ko je floemski letni prirastek lahko celo širši od lesnega, ki lokalno lahko celo izostane. Širina kambija ter lesnih in floemskih prirastkov ter njihova razmerja odražajo vitalnosti drevesa. Širini lesne in floemske branike predstavljata vsoto letnega debelinskega prirastka drevesa. Ker se širini lesnega in floemskega prirastka ne večata linearno, se z večjo kambijevo produktivnostjo asimptotično večja delež lesa v letnem debelinskem prirastku. To je treba upoštevati tudi pri interpretaciji dendrometričnih meritev. Poleg tega ni veliko znanega, v koliki

meri procesi in sekundarne spremembe v skorji vplivajo na podatke dendrometrov.

Poznavanje nastanka in strukture lesa ter floema je ključno za oceno prilagodljivosti različnih drevesnih vrst v spremenjenih podnebni razmerah, kar bo vplivalo na zgradbo in biotsko raznovrstnost gozdov v prihodnosti.

10 SUMMARY

Structure and formation of phloem have generally earned less attention than the wood. However, unlike wood formation, annual formation of phloem is crucial for tree survival as it maintains the translocation pathways for photosynthates from leaves to the tissues where growth and storage occur. In the paper, most recent anatomical studies in bark are presented. The following questions were addressed: Which signals affect the structure of phloem? Do phloem structure and relationship between phloem and wood increments have potential to be used as sensitive stress indicators? Would information on phloem contribute to a more thorough understanding of radial growth of trees and their response to environmental changes? Examples of phloem in different tree species will be shown to discuss these questions.

Formation of wood and phloem tissues is initiated in the vascular cambium. In temperate zones, the vascular cambium of trees undergoes periodic annual cycles of activity and dormancy. The periodicity of cambial activity is characterized by clear annual growth ring boundaries due to changes in the morphology of earlywood and latewood cells, and by winter dormancy. In Mediterranean climate, cambium does not exhibit a regular dormancy period and shows a great variability in meristematic activity, which is reflected in the specific wood structure in trees from this region. In addition, there is no typical annual periodicity in cambial production of phloem cells, presumably due to continuous year-long cell production and the absence of true cambium dormancy, at least on the phloem side, under mild winter conditions.

The spatial-temporal patterns of wood and phloem formations differ. Variations in the structure of wood and phloem increments are

mainly observed at the site level rather than on a temporal scale. Intra-annual wood and phloem formation analyses are therefore crucial for a better understanding of the mechanisms underlying the environmental response of wood and phloem anatomy of different tree species.

Cambial cell production is normally more intense on the wood than on the phloem side. However, during unfavorable growth conditions, when radial growth is reduced, phloem formation is priority of the tree; consequently, the ratio between wood and phloem becomes progressively smaller. Analysis of the width and structure of wood and phloem increments, the number of dormant cambial cells and their inter-relationships can provide additional information on the vitality of trees. With increased cambial cell productivity, the share of wood in the total annual radial increment increased following a curvilinear function. This needs to be taken into consideration in dendrometer data. In addition, little is known on the contribution of processes and secondary changes in bark on dendrometer measurement.

The information on formation and structure of wood and phloem is crucial for assessment of plasticity of different tree species in changing environmental conditions, which will affect the composition and biodiversity of forests in the future.

11 ZAHVALA

11 ACKNOWLEDGEMENT

Pripravo prispevka so omogočili Javna agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije, raziskovalni program P4-0107 in temeljni raziskovalni projekt J4-7203. Hvala uredniku in recenzentu za konstruktivne pripombe, ki so prispevale k izboljšanju prispevka.

12 LITERATURA

12 REFERENCES

- Alfieri F. J., Evert R. F. 1973. Structure and seasonal development of the secondary phloem in the Pinaceae. *Botanical Gazette*, 134: 17–25.
- Barnett J. 1971. Winter activity in the cambium of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 1: 208–222.

- Cherubini P., Gartner B. L., Tognetti R., Bräker O. U., Schoch W., Innes J. L. 2003. Identification, measurement and interpretation of tree rings in woody species from Mediterranean climates. *Biological Reviews*, 78: 119–148.
- Cuny H. E., Rathgeber C. B. K., Frank D., Fonti P., Mäkinen H., Prislán P., Rossi S., Martínez del Castillo E., Campelo F., Vavrčik H., Camarero J. J., Bryukhanova M. V., Jyske T., Gričar J., Gryc V., de Luis M., Vieira J., Čufar K., Kirilyanov A. V., Oberhuber W., Trembl V., Huang J.-G., Li X., Swidrak I., Deslauriers A., Liang E., Nöjd P., Gruber A., Nabais C., Morin H., Krause C., King G., Fournier M. 2015. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. *Nature Plants*, 1: 15160.
- Čufar K. 2006. Anatomija lesa. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 185 str.
- de Luis M., Gričar J., Čufar K., Raventós J. 2007. Seasonal dynamics of wood formation in from dry and semi-arid ecosystems in Spain. *IAWA Journal*, 28: 389–404.
- De Micco V., Balzano A., Čufar K., Aronne G., Gričar J., Merela M., Battipaglia G. 2016. Timing of false ring formation in *Pinus halepensis* and *Arbutus unedo* in southern Italy: outlook from an analysis of xylogenesis and tree-ring chronologies. *Frontiers in Plant Science*, 7: 705.
- Dermastia M. 2007. Pogled v rastline. Ljubljana, Nacionalni inštitut za biologijo: 237 str.
- Deslauriers A., Morin H., Urbinati C., Carrer M. 2003. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Quebec (Canada). *Trees – Structure and Function*, 17: 477–484.
- Doruska P. F., Patterson D., Hartley J., Hurd M., Hart T. 2009. Newer technologies and bioenergy bring focus back to bark factor equations. *Journal of Forestry*, 107: 38–43.
- Fonti P., von Arx G., García-González I., Eilmann B., Sass-Klaassen U., Gärtner H., Eckstein D. 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185: 42–53.
- Evert R. F., Eichhorn S. E. 2013. Raven biology of plants. New York, W.H. Freeman and Company Publishers/Palgrave Macmillan: 727 str.
- Gričar J. 2007. Ksilo- in floemogeneza pri beli jelki (*Abies alba* Mill.) in navadni smreki (*Picea abies* (L.) Karst.). Ljubljana, Studia Forestalia Slovenica, Gozdarski inštitut Slovenije, 131: 106 str.
- Gričar J., Čufar K. 2008. Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. *Russian Journal of Plant Physiology*, 55: 538–543.
- Gričar J., Krže L., Čufar K. 2009. Relationship among number of cells in xylem, phloem and dormant cambium in silver fir (*Abies alba* Mill.) trees of different vitality. *IAWA Journal*, 30: 121–133.
- Gričar J. 2011. Kemijska zgradba skorje in njena uporaba. *Les*, 63: 8–17.
- Gričar J., Prislán P., Gryc V., Vavrčik H., de Luis M., Čufar K. 2014a. Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and production of xylem and phloem cells in *Picea abies* from temperate environments. *Tree Physiology*, 34: 869–881.
- Gričar J., Jagodic Š., Šefc B., Trajković J., Eler K. 2014b. Can the structure of dormant cambium and the widths of phloem and xylem increments be used as indicators for tree vitality? *European Journal of Forest Research*, 133: 551–562.
- Gričar J., Jagodic Š., Prislán P. 2015a. Structure and subsequent seasonal changes in the bark of sessile oak (*Quercus petraea*). *Trees*, 29: 747–757.
- Gričar J., Prislán P., de Luis M., Gryc V., Hacuřova J., Vavrčik H., Čufar K. 2015b. Plasticity in variation of xylem and phloem cell characteristics of Norway spruce under different local conditions. *Frontiers in Plant Science*, 6: 730.
- Gričar J., Prislán P., de Luis M., Novak K., Longares L. A., Martínez del Castillo E., Čufar K. 2016. Lack of annual periodicity in cambial production of phloem in trees from Mediterranean areas. *IAWA Journal*, 37: 332–348.
- Guedje N. M., Zuidema P. A., Daring H., Foahom B., Lejoly J. 2007. Tree bark as a non-timber forest product: The effect of bark collection on population structure and dynamics of *Garcinia lucida* Vesque. *Forest Ecology and Management*, 240: 1–12.
- IPCC. 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (Core Writing Team, Pachauri, R. K, Meyer, L. A. ur.). Geneva, Switzerland IPCC: 151 str.
- Jyske T., Hölttä T. 2015. Comparison of phloem and xylem hydraulic architecture in *Picea abies* stems. *New Phytologist*, 205: 102–115.
- Jyske T. M., Suuronen J.-P., Pranovich A. V., Laakso T., Watanabe U., Kuroda K., Abe H. 2015. Seasonal variation in formation, structure, and chemical properties of phloem in *Picea abies* as studied by novel microtechniques. *Planta*, 242: 613–629.
- Kozlowsky T. T., Pallardy S. G. 1997. Growth control in woody plants. San Diego, California, Academic Press, Inc: 641 str.
- Lachaud S., Catusson A. M., Bonnemain J. L. 1999. Structure and functions of the vascular cambium. *Life Sciences*, 322: 633–650.

- Larson P. R. 1994. The vascular cambium: development and structure. Berlin-Heidelberg-New York, Springer-Verlag: 725 str.
- Martin R., Christ J. G. 1970. Elements of bark structure and terminology. Wood and Fiber, 2: 269–279.
- Novak K., de Luis M., Saz M. A., Longares L. A., Serrano Notivoli R., Raventós J., Čufar K., Gričar J., Di Filippo A., Piovesan G., Rathgeber C. B. K., Papadopoulos A., Smith K.T. 2016. Missing rings in *Pinus halepensis* – the missing link to relate the tree-ring record to extreme climatic events. Frontiers in Plant Science, 7: 727.
- Obernberger I., Brunner T., Bärnthaler G. 2006. Chemical properties of solid biofuels—significance and impact. Biomass and Bioenergy, 30: 973–982.
- Panshin A. J., de Zeeuw C. 1980. Textbook of wood technology. New York, McGraw-Hill: 722 str.
- Pfautsch S., Hölltä T., Mencuccini M. 2015. Hydraulic functioning of tree stems—fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance. Tree Physiology, 35: 706–722.
- Plomion C., Leprovost G., Stokes A. 2001. Wood formation in trees. Plant Physiology, 127: 1513–1523.
- Prislan P., Koch G., Schmitt U., Gričar J., Čufar K. 2012. Cellular and topochemical characteristics of secondary changes in bark tissues of beech (*Fagus sylvatica*). Holzforschung, 66: 131–138.
- Prislan P., Gričar J., de Luis M., Smith K. T., Čufar K. 2013. Phenological variation in xylem and phloem formation in *Fagus sylvatica* from two contrasting sites. Agricultural and Forest Meteorology, 180: 142–151.
- Prislan P., Gričar J., de Luis M., Novak K., Martinez del Castillo E., Schmitt U., Koch G., Štrus J., Mrak P., Žnidarič M. T., Čufar K. 2016. Annual cambial rhythm in *Pinus halepensis* and *Pinus sylvestris* as indicator for climate adaptation. Frontiers in Plant Science, 7: 1923.
- Rossi S., Deslauriers A., Gričar J., Seo J. W., Rathgeber C. B. K., Anfodillo T., Morin H., Levanič T., Oven P., Jalkanen R. 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. Global Ecology and Biogeography, 17: 696–707.
- Rossi S., Anfodillo T., Čufar K., Cuny H. E., Deslauriers A., Fonti P., Frank D., Gričar J., Gruber A., King G. M., Krause C., Morin H., Oberhuber W., Prislan P., Rathgeber C. B. K. 2013. A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere. Annals of Botany, 112: 1911–1920.
- Rossi S., Anfodillo T., Čufar K., Cuny H. E., Deslauriers A., Fonti P., Frank D., Gričar J., Gruber A., Huang J.-G., Jyske T., Kašpar J., King G., Krause C., Liang E., Mäkinen H., Morin H., Nöjd P., Oberhuber W., Prislan P., Rathgeber C. B. K., Saracino A., Swidrak I., Tremblé V. 2016. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. Global Change Biology, 22: 3804–3813.
- Sass-Klaassen U., Fonti P., Cherubini P., Gričar J., Robert E. M. R., Steppe K., Bräuning A. 2016. A tree-centered approach to assess impacts of extreme climatic events on forests. Frontiers in Plant Science, 7: 1069.
- Schmitt U., Koch G., Eckstein D., Seo J.-W., Prislan P., Gričar J., Čufar K., Stobbe H., Jalkanen R. 2016. The vascular cambium of trees and its involvement in defining xylem anatomy. V: Kim, Y. S. (ur.), Funada, R. (ur.), Singh, A. P. (ur.). Secondary xylem biology. Origins, Functions, and Applications. London, Elsevier, Academic Press, cop.: 3–22.
- Spicer R. 2014. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. Journal of Experimental Botany, 65: 1829–1848.
- Stängle S. M., Weiskittel A. R., Dormann C. F., Brüchert F. 2016. Measurement and prediction of bark thickness in *Picea abies*: assessment of accuracy, precision, and sample size requirements. Canadian Journal of Forest Research, 46: 39–47.
- UN-ECE 2012. The Condition of Forests in Europe: 2011 Executive Report. Hamburg, Germany, Institute for World Forestry: 337 str.
- Torelli N. 1983. Skorja – izvor, zgradba in terminologija. Les, 3–4: 53–56.
- Torelli N. 1990. Les in skorja. Ljubljana, Oddelek za lesarstvo, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani: 70 str.
- Trockenbrodt M. 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. IAWA Bulletin n.s., 11: 141–166.
- Xing C., Deng J., Zhang S. Y. 2007. Effect of thermo-mechanical refining on properties of MDF made from black spruce bark. Wood Science and Technology, 41: 329–338.
- Zweifel R., Zimmermann L., Zeugin F., Newbery D. M. 2006. Intra-annual radial growth and water relations of trees: implications towards a growth mechanism. Journal of Experimental Botany, 57: 1445–1459.
- Zweifel R. 2016. Radial stem variations – a source of tree physiological information not fully exploited yet. Plant, Cell & Environment, 39: 231–232.