

UDK: 630*811.5

Ojedritev - vloga in proces

Heartwood formation - function and process

avtor **Niko TORELLI**

izvleček/Abstract

Pregled literature o vlogi in tvorbi jedrovine. Predpostavlja se, da obstaja dinamično ravnovesje (homeostazno ravnovesje) med listno biomaso, beljavo in aktivnim koreninskim sistemom, vključno mikorizo. S staranjem in rastjo drevesa se postopoma zmanjšuje razmerje med listno biomaso ter rastočimi lesnimi in skorjinimi tkivi. V tej miselni zvezi je mogoče dinamičen proces ojedritve ali dehidracije debelne sredice interpretirati kot poseben vidik abscisije (analogen abscisiji skorje ali listov), ki vzdržje homeostazo v drevesu. Tako se zagotavlja ravnovesje med beljavo (in živo skorjo), poganjki in sistemom aktivnih koreninic. Predstavljeni in diskutirani so fiziološki in biokemični vidiki ter terminološki problemi ojedritve.

The literature on the function and formation of heartwood is reviewed. It is believed that a dynamic equilibrium (homeostatic balance) between leaf area, sapwood and active root system including mycorrhizae exists. In the life of a tree the proportion of leaf biomass to steadily accumulating woody and bark tissues gradually decreases with age and size. In this context the dynamic process of heartwood-formation and/or dehydration of the stem core in "sapwood trees" is interpreted as a special aspect of abscission (analogous to abscission of bark or leaves) which func-

tions to maintain homeostasis within a tree, keeping sapwood (and living bark) in balance with shoots and system of fine roots. Physiological, biochemical aspects and terminological problems of heartwood formation are presented and discussed.

Ključne besede: ojedritev, vloga, proces, homeostaza, abscisija, terminologija

Keywords: heartwood-formation, function, process, homeostasis, abscission, terminology

Homeostaza in abscisija

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

Zgradbena shema živali je povsem drugačna od rastlinske. Odrasel živalski organizem ima le malo tkiv sposobnih delitve. Pri najnaprednejših živalih regeneracija organov ali telesnih delov ni mogoča. Živali predstavljajo potemtakem zaprt sistem, rastline pa odprtega. Višje rastline so zaradi manjše specializiranosti bolj plastične in imajo zato večjo sposobnost regeneriranja kot višje živali (prim. npr. Lyr *et al.* 1992, str. 474).

Vemo, da se ob rastočem deblu in vejah listna površina od določene starosti naprej ne povečuje, temveč celo zmanjšuje. Razmerje med fotosintezirajočim in transpirirajočim listjem ter deblom, se progresivno zmanjšuje. Če bi morala enaka listna površina vsako leto obnoviti vsa tkiva in hkrati zagotoviti energijo za *vzdrževalno respiracijo* (angl.

maintenance respiration, Thornley 1976) za večajoče se rastlinsko telo, bi rast in fruktifikacija slednjič zastali (prim. Jacobs 1955, Larcher 1975, str. 140). Rešitev je edinole v rednem odstranjevanju (eliminiranju) ostarelih (senescentnih) tkiv in organov - *abscisija*. Addicott (1991) navaja 24 drevesnih delov, ki se lahko abscisirajo. Med drugim navaja tudi transformacijo žive skorje v mrtvo ("ritidomizacija"), ne omenja pa analogne transformacije *beljave v jedrovino* (= *ojedritev*) in progresivne dehidracije debelne sredice z enakim učinkom. *Ojedritve* resda ne spremlja tvorba *ločitvene* in *zaščitne* plasti (angl. *separation* and *protective layer*) kot npr. pri listu v območju *abscisijske cone*, vendar sta *ojedritev* in izsuševanje funkcionalno analogni drugim *abscisijam*: vzpostavljanje ravnovesja med živimi in odmrli tkivi. Razložimo to nekoliko podrobneje! Rastoča rastlina je v bistvu kompleks tekmujočih organov in tkiv.

Njihov uspeh je odvisen od načina razdeljevanja hranil med tekmujočimi ponori (npr. White 1979). Tekmovanje (kompeticija), kot se kaže v procesih in strukturah, skuša ohranjati dokaj konstantno razmerje v pogledu relativne velikosti raznih tkiv in organov. Primer: če postane listna površina prevelika glede na koreninski sistem, bo vodni stres upočasnil rast poganjkov in obratno: defoliacija bo zmanjšala rast korenin zaradi zmanjšane oskrbe s fotosintati.

Kot rezultat notranjega nadzora, kot ga uveljavljajo vodne razmere, oskrba z ogljikovimi hidrati, dušik, hormonalno ravnovesje, je vzpostavitev stabilnega ravnovesja med listno površino, beljavo in aktivnim koreninskim sistemom (Waring & Schlesinger 1985, s. 29-37, Carlson & Harington 1987). Zato je moralo drevo, kot odprti sistem, razviti širok spekter *abscisij*, tj. elimi-

nacije senescentnih (ostarelih) tkiv in organov kot sredstva za vzdrževanje ravnovesja med živimi tkivi v rastlini. Težnjo živih organizmov po vzdrževanju dinamičnega ravnovesja med strukturami v procesu imenujemo *homeostaza* (prim. Kozłowski *et al.* 1991, s. 59-60 in Addicott 1991, s. 274). Redno obnavljanje vaskularnih tkiv, listne površine in drobnih koreninic omogoča drevesu doseganje "neomejene" starosti in dimenzij, pri čemer starost živih tkiv le redko preseže nekaj desetletij! Periodično obnavljanje vitalnih vaskularnih tkiv, listne površine in aktivnega koreninskega sistema je hkrati tudi temelj izredno učinkovite preživetvene strategije lesnih trajnic.

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

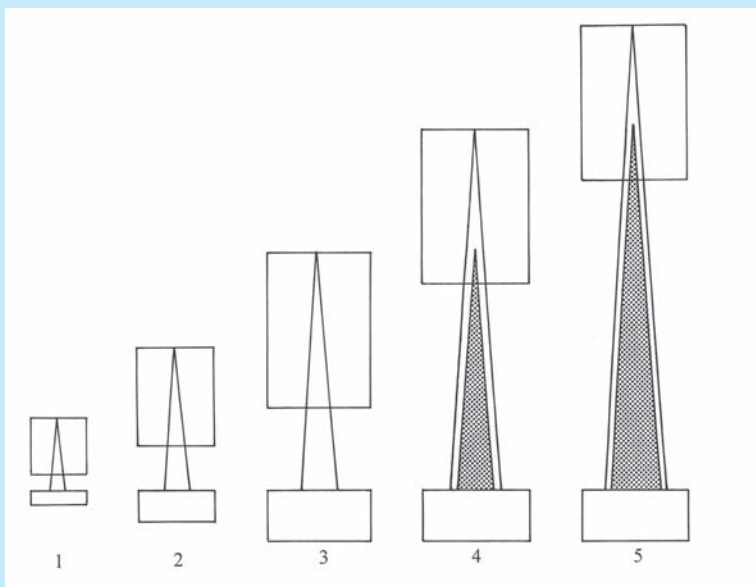
Večina drevja zadrži listje le nekaj mesecev. Golosemenke so v tem pogledu izjema. Aravkarija zadrži iglice do 25 let, *Pinus longaeva* pa celo več kot 30 let. Oba lista velbičije (*Welwitschia mirabilis*) nikoli ne odpadeta, čeprav utegne rastlina doseči starost tudi prek 1000 let. Večina listavcev zmerne-

pasu vsako leto odvrže svoje liste. Tudi veje so razmeroma kratkega veka in in se odstranjujejo bodisi *skladoptozo* ali pa v daljšem procesu interakcije biotskih in mehanskih dejavnikov ("čiščenje" vej, angl. *pruning*, nem. *Ästung*).

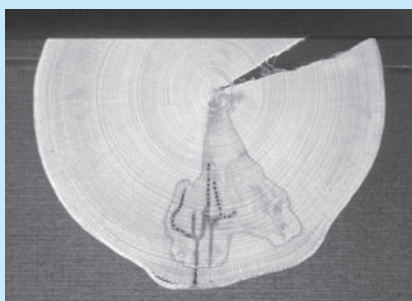
Aktivni del koreninskega sistema sestavljajo drobne koreninice. Njihovo odmiranje in rast je simultan proces. Letna zamenjava oz. obnova zajame med 30 in 90 % vseh koreninic. V tem pogledu obstajajo razlike. Pri zdravem drevju večina finih koreninic odmre zelo kmalu, pri jablani že po enem tednu, pri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

V smislu hipoteze *sredica-plašč* (angl. *core-skin hypothesis* nem. *Kern-Mantel Hypothese*, slika 1) si lahko drevo predstavljamo kot tvorbo, sestavljeno iz več dreves oz. posameznih letnih ksilemskih in floemskih prirastnih plasti, druga nad drugo. Nekoč je vsako delno drevo imelo svojo listno površino in sistem drobnih koreninic. Nekaj najmlajših "dreves" z živimi celicami predstavlja homeostazno uravnovešen *plašč*, ki prerašča odmrle starejša drevesa oz. plasti - *sredico*. Dokler je deblo drobno 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, prehajajoč v *statično maso* drevesa (Merrill & Cowling 1966, Hardwick, R.C. 1987). *Sredica* in *plašč* v bistvu predstavljata *jedrovino* in *beljavo*.

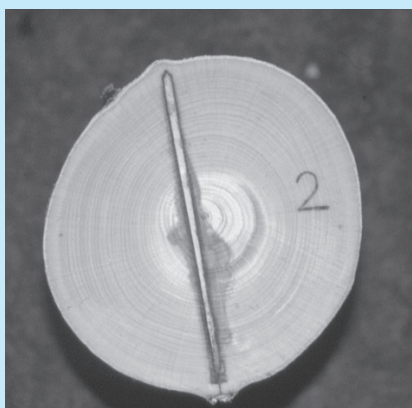
Z rastjo oz. starostjo se razmerje med *plaščem* in *sredico* oz. med *dinamično* in *statično maso* drevja spreminja. To je posledica *homeostaze* in spremljaajoče *abscisije*. Opisano situacijo lahko opišemo še energijsko. Pri mladem drevesu s 100 %-no *dinamično maso* je razmerje med razpoložljivo (potencialno) energijo in za vzdrževanje



□ Slika 1. Hipoteza sredica-plašč. Starostno spreminjanje razmerja med debelno sredico in plaščem. Listna biomasa in aktivni koreninski sistem se od določene starosti naprej ne povečujeta!



□ Slika 2. Bukev (*Fagus sylvatica* L.): povečana radialna rast po napadu bukovega lestvičarja (*Xyloterus* spp.).



□ Slika 3. Bukev (*Fagus sylvatica* L.): nadomeščanje beljave s povečano radialno rastjo po odstranitvi dela beljave z vrtnjem od zadaj.

dinamične mase potrebne (kinetične) energije izrazito v prid potencialni energiji. S starostjo se razmerje med obema tipoma energije menja. Ko se razmerje približuje razmerju 1:1, se začne uveljavljati abscisija (prim. Shigo 1991, s. 264)

Inherentna težnja k homeostazi pa hkrati omogoča tudi "reparaturo" neskladij znotraj krošnje, debla ali korenin po poškodovanju. Delna defoliacija ali obvejevanje (ob neprizadetem koreninskem sistemu) navadno povzroči pospešeno rast poganjkov ali pa aktiviranje zavrtih (supresiranih, "spečih") popkov in pojav epikormskih vej. Podobno velja za koreninski sistem. Notranja mehanska odstranitev ali razkroj beljave sproži njeno nadomeščanje s pospešeno radialno rastjo. "Prihranjena" energija za vzdrževalno respiracijo se investira v pospešeno radialno rast (sliki 2, 3).

Če si ogledamo homeostazo s praktične plati, sledi, da imajo drevesa z večjo krošnjo širšo beljavo in obratno. V literaturi je dovolj primerov, ki to potrjujejo, zato jih posebej ne objav-

ljam. Na drugi strani pa to tudi pomeni, da z obvejevanjem povzročimo redukcijo beljave. Podatki obstajajo predvsem za iglavce. Tako je pri rdečem boru (*Pinus sylvestris* L.) odstranitev različnih deležev listne biomase oz. krošnje povzročilo zmanjšanje površine preseka beljave in ustrezno povečanje črnjave. Homeostazno uravnavanje po štirih letih ni bilo zaključeno (Langstrom & Hellqvist 1991). Iz površine preseka beljave je mogoče sklepati na biomaso krošnje (npr. Snell & Brown 1978, Margolis *et al.* 1988, Whitehead *et al.* 1984). Iz tesne zveze med listno površino in površino preseka beljave sledi tudi, da je znotraj vrste širina beljave odvisna od cenotškega statusa ("socialnega položaja") drevesa v sestoji. 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 tudi s prevladujočimi svetlobnimi razmerami, vodo in dostopnimi hranili. Homeostazno ravnovesje med listno biomaso in beljavo nakazuje možnost vplivanja na obseg ojedritve. To utegne biti pomembno pri vrstah z dekorativnimi črnjavami.

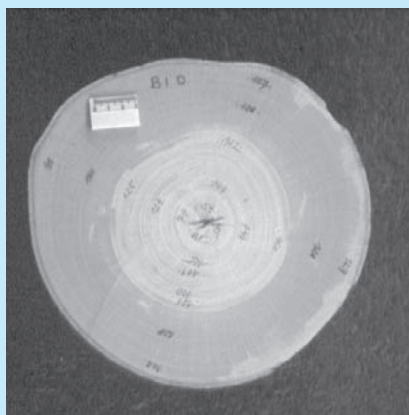
Širša beljava ne pomeni vselej tudi večjega števila prirastnih plasti oz. branik v beljavi. Tako beljava dominantnega hrasta, kljub večji širini šteje manj branik v primerjavi s prevladanimi osebki, ki imajo poleg tega še ožjo beljavo (Burger 1947). Iz tega je mogoče sklepati, da je volumen beljave pomembnejši.

Preseka beljave ne določajo vodopredne potrebe, temveč predvsem skladiščne potrebe drevesa. Zato hidroaktivni del beljave vselej ne zavzema celotne beljave. Lep primer so venčastoporodne vrste z zelo zmogljivim trahejnim sistemom, kjer praviloma

prevaja vodo le tekoča letna prirastna plast (oz. branika v prerezu). Tako loči Ziegler(1968) pri hrastu *prevodno beljavo* (angl. *conducting sapwood*, nem. *Leitsplintholz*) in s tilami okludirano *neprevodno beljavo* (angl. *storage sapwood*, nem. *Speichersplintholz*). Pri bukvi prevaja vodo le nekaj deset zunanjih prirastnih plasti oz. branik (= "hidroaktivna" *beljava*, slika). 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 (sliki 4, 5). Glede na močno zmanjšano vitalnost (Nečesany 1966, slika 24), je tudi skladiščna kapaciteta *sušine* močno zmanjšana in postaja v funkcionalnem smislu vse bolj podobna odmrli *jedrovini*. Hkrati je v sušini močno zmanjšana respiracija. Predstavlja tudi predstopnjo morebitne diskoloracije, ki je -kot jedrovina- mrtva. Na drugi strani pa se zdi, da je hidroaktivni del debela analogen beljavi jedrovinskih vrst, na katerega velikost prav tako homeostazno vplivajo dimenzije krošnje in debela (Torelli 2003, neobj.).

Kakšen namen ima odmrta debelna sredica ? Iz nihanja vlažnosti v mokrem *rjavem srcu* topolovine je Sauter (1966) domneval, da ima *mokro srce* vlogo vodnega rezervoarja. Stewart (1966) ji je med drugim pripisal vlogo deponije toksičnih substanc. Odmrta debelna sredica lahko predstavlja tudi zalogo hrane oz. energije. Morda ste že opazili adventivne korenine, ki rastejo v abscisiranu in razkrajajočo se debelno sredico (lipa, brest, kostanj). Drevo se hrani z lastno substanco! Avtokanibalizem ali samorecikliranje (slika 5)? Sicer pa Larcher (1975, str. 140) meni, da predstavlja rastoča lesna masa z vidika fotosinteznega budžeta nedostopen kapital, ki se tekoče odteguje drevesnemu metabolizmu.

Ali izvotlitev drevesa škoduje trdnosti drevesa, npr. v viharju? Mattheck

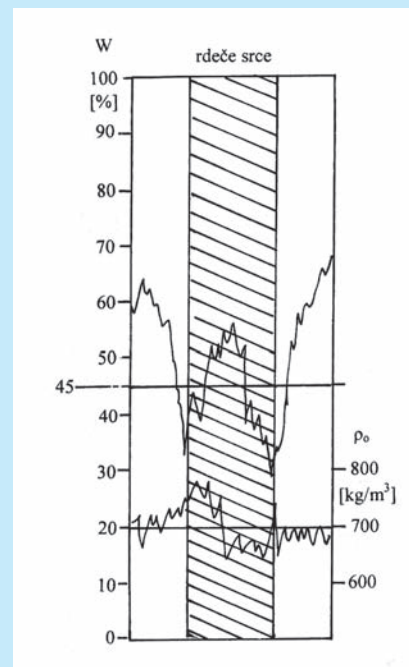


□ Slika 4. Bukev (*Fagus sylvatica* L.) Sušina (zrelina).

(1994, 1995) je pregledal 1200 dreves različnih vrst, ki jih je podrl veter. Ugotovil je, 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! Izvotlitev homeostazno abscisirane debelne sredice predstavlja potemtakem preživetveno prednost! Iz tega sledi, da s toksičnimi snovmi prepojena biološko odporna *črnjava* ne predstavlja posebne preživetvene prednosti za drevo, pač pa za rabo lesa.

Ojedritev in dehidracija - terminologija

Transformacija *beljave* v *jedrovino* - *ojedritev* (angl. *heartwood-formation*, nem. *Kernholzbildung*) je genetsko fiksiran proces in v fiziološkem in kemičnem pogledu vrstno specifičen. Pri vrstah, ki ne ojedrijo ("beljavci") prevzame vlogo eliminacije starejših tkiv in s tem optimalno dimenzioniranje beljave prevsem dehidracija. Rezultat je vidna *sušina* ali *zrelina* (angl. *ripewood*, nem. *Reifholz*) (sliki 4, 5). Analogen pojav je transformacija žive skorje v mrtvo skorjo (lubje ali



□ Slika 5. Bukev (*Fagus sylvatica* L.) Sušina - radialna razporeditev plinov in kapilarne vode (W) pri odrasli bukvi.



□ Slika 6. Divji kostanj (*Aesculus hippocastaneum* L.): "samorecikliranje" - adventivne korenine črpajo hrano iz razkrajajoče se debelne sredice.

ritidom), vendar gre tukaj za “tipično” abscisijo, ki jo spremlja nastanek sekundarnega meristema *felogena* in “abscisirajočega” suberiziranega *felema*.

Mednarodno združenje lesnih anatomov (IAWA 1964) je definiralo *jedrovino* kot “notranje plasti lesa v rastočem drevesu, kjer je parenhim odmrli, rezervne snovi (npr. škrob) v njem, pa so se odstranile ali transformirale v jedrovinske snovi”. Isti vir definira *beljavo* kot “(navadno) periferni del debela ali veje z živim parenhimom, ki vsebuje rezervne snovi (npr. škrob)”. Definicija ne obravnava *jedrovine* kot programiranega, genetsko fiksiranega procesa in pušča nekaj nejasnosti. Bosshard (1966) je v skladu s to definicijo pripravil “novo” terminologijo ojedritvenih pojavov (preglednica 1).

Tudi Bosshardova terminologija ne loči jedrovine od *diskoloriranega lesa*, ki nastane po poškodbah *beljave* (angl. *wound initiated discolored wood*, Shigo in Hillis, 1973). *Diskolorirani les* v debelih sredicah vrst, ki ne ojedrijo (buk, jesen, javor, lipa, topol), utegne biti zelo podoben *črnjavi*. Odtod tudi zavražajoči izrazi “neprava” ali “glivna” črnjava oziroma jedro (angl. *false heartwood*, nem. *Falschkern, Pilzkern*). *Diskolorirani les* v debelni sredici praksa

□ **Preglednica 1. Terminologija ojedritvenih pojavov (Bosshard 1966)**

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

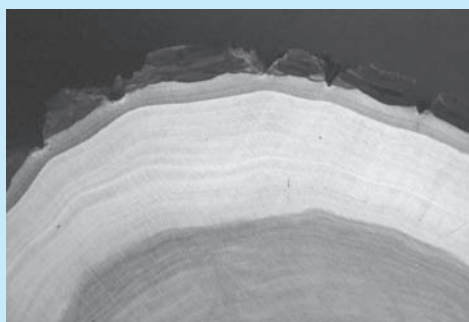
slikovito (in neškodljivo) označuje kot “srce”: *rdeče srce* pri bukvi in jelši, *rjavo srce* pri jesenu in topolu).

Diskolorirani les ima praviloma povišano vlažnost. Topolov *diskolorirani les* lahko zato lahko imenujemo *mokro srce* ali pa *rjavo srce* - odvisno o tega, katero lastnost želimo poudariti. Z *mokrim srcem* označujemo pri jelki *mokrino* (angl. *wetwood*, nem. *Naßkern*), ki se razvije na lokaciji suhe neobarvane *jedrovine*. Vprašanje je le, ali je praksa s srcem hotela označiti predvsem njegovo obarvanost (*rdeče*

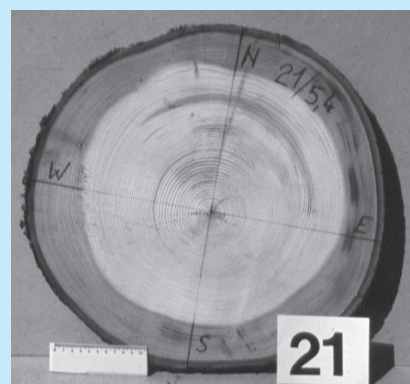
srce) ali pa njegovo visoko vlažnost (*mokro srce* pri jelki ali topolu). Uvedba izraza *diskolorirani les* vsaj začasno rešuje problem Bosshardovih ohlapnih kategorij *upočasnjena (zadržana) ojedritev* in *fakultativno obarvana jedrovina*. Tako šteje Bosshard (1982) jelšo med vrste *zupočasnjeno ojedritvijo*, ki priložnostno *tvori fakultativno obarvano jedrovino*. Beli gaber naj bi bila vrsta z *upočasnjeno ojedritvijo* in brez tvorbe *fakultativno obarvane jedrovine*. Buk, spet, naj bi bila vrsta s *fakultativno obarvano jedrovino*.



□ **Slika 7.** Afriški paduk (*Pterocarpus soyauxii* Taub.): *obarvana jedrovina* ali *črnjava*.



□ **Slika 8.** Navadni oreh (*Juglans regia* L.): *obarvana jedrovina* ali *črnjava*.

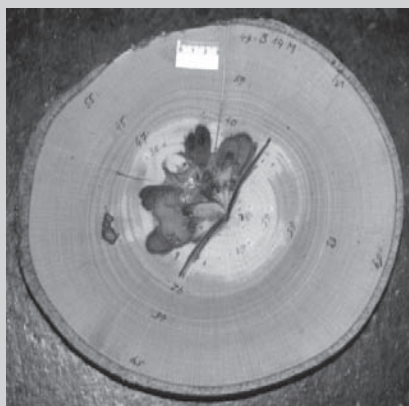


□ **Slika 9.** Navadna jelka (*Abies alba* Mill.): *neobarvana jedrovina*.

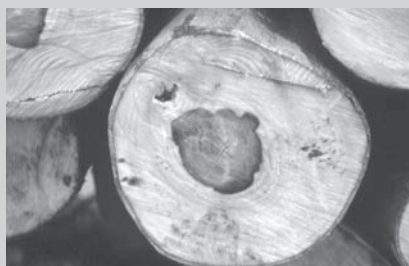
Črna jelša je v tem pogledu zelo podobna bukvi (prim. sliki 13, 14). Tvori *diskolorirani les (rdeče srce)*, ki ga -kot pri bukvi- obrobli *suha cona*. Posebno zanimiv je izjemno redek pojav *diskoloriranega lesa* pri belem gabru (slika 15). Glede na prikazane pojave v debelini sredici, bi lahko vse tri vrste po Bosshardu uvrstili v kategorijo vrst z *upočasnjeno ojedritvijo* in možnostjo nastanka *fakultativno obarvane jedrovine*. Vsekakor pa imajo vse tri vrste *diskolorirani les!*

Pri razvpitem *rdečem srcu* potemtakem ne gre za *obarvano jedrovino* ali *črnjavo*, temveč za *diskolorirani les*, ki ga je povzročilo encimsko rjavenje predhodno fiziološko dehidrirane sredice. *Rdeče srce* nastaja v dveh fazah, ki sta lahko časovno močno oddaljeni ali pa si tekoče sledita. Uvodna ali dehidracijska faza je povsem naraven fiziološki pojav in je odvisen od globine krošnje, višine in debeline debla, medtem ko je diskoloracijska faza izrazito fakultativna in je posledica vdora atmosferskega kisika v dehidrirano sredico (Torelli 1984).

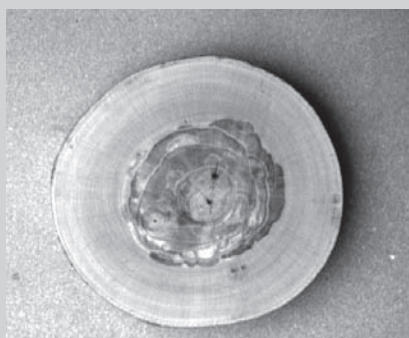
K ojedritveni terminologiji sodita še izraza *prehodna cona* (angl. *transition zone*) in *intermediarni les* (angl. *intermediate wood*). *Prehodna cona* med jedrovino in beljavo ali diskoloriranim lesom in beljavo je "ozka, svetlejša cona, ki obdaja nekatere jedrovine ali poškodovane regije, često z živimi celicami, navadno brez škroba, pogosto nepermeabilna za kapljevino, z vlažnostjo, nižjo od beljave in včasih od jedrovine" (Hillis 1987, str. 16). To cono včasih označujejo kot "belo cono" (npr. Nobuchi & Harada 1983), sicer pa splošno kot "suho cono". IAWA (1964) definira *intermediarni les* kot "notranje plasti beljave, ki barvno in na splošno predstavljajo prehod med beljavo in jedrovino". Pojem pogosto zamenjujejo s *prehodno cono*.



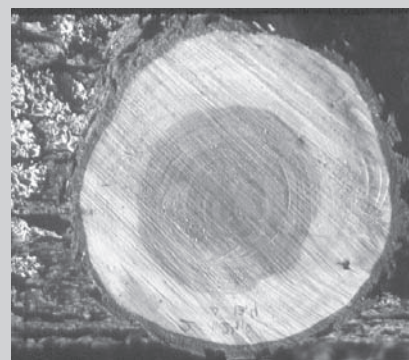
□ Slika 10. Bukev (*Fagus sylvatica* L.): diskoloracija (*rdeče srce*) nastane vselej na lokaciji *sušine*.



□ Slika 11. Bukev (*Fagus sylvatica* L.): *rdeče srce*.



□ Slika 12. Bukev (*Fagus sylvatica* L.) sestavljeno ali mozaično *rdeče srce*.



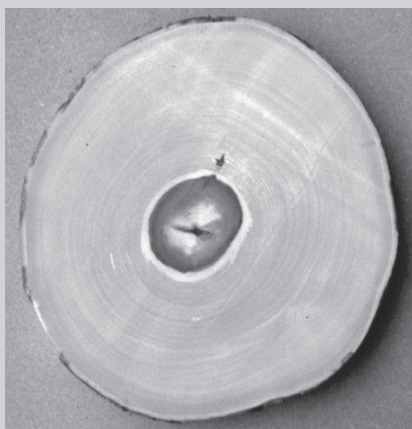
□ Slika 13. Črna jelša (*Alnus glutinosa* L./ Gaertn.): *rdeče srce*.



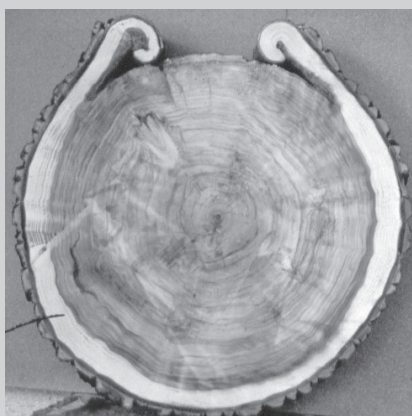
□ Slika 14. Črna jelša (*Alnus glutinosa* L./ Gaertn.): *rdeče srce s suho cono*.



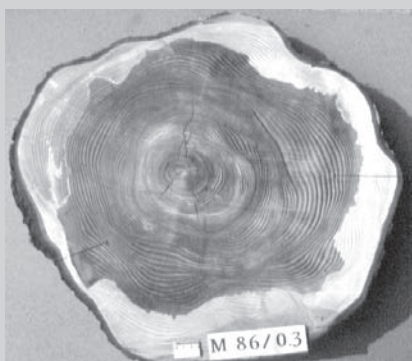
□ Slika 15. Beli gaber (*Carpinus betulus* L.): *diskolorirani les*.



□ Slika 16. Gorski javor (*Acer pseudoplatanus* L.): diskolorirani les s suho cono.



□ Slika 17. Beli topol (*Populus alba* L.): diskolorirani les, nastal po poškodbi s strelom.



□ Slika 18. Navadna jelka (*Abies alba* Mill.): mokro srce, lokalno s suho cono.

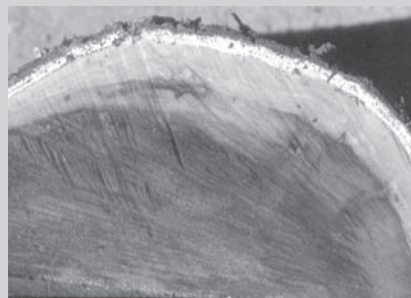
Fiziologija in biokemija ojedritve

Frey-Wyssling (1959) sta zabeležila postopno upadanje vitalnosti parenhimskih celic v centripetalni smeri. Hugentobler (1965) je beležil spremembo oblike jedra oz. vitkostnega indeksa jeder v centripetalni smeri. V bližini kambija so jedra velika in elipsoidna, nato postajajo vse bolj okrogla. Na meji z jedrovino postanejo piknotična in izginejo. Fahin in Arnon (1962) sta pri tamariski (*Tamarix aphylla*) zabeležila progresivno izginevanje škroba, ki mu je sledila inaktivacija parenhima in slednjič disintegracija jeder. Nečasany (1966) je z določljivo osmotske vrednosti po metodi mejne plazmolize ugotavljal značilno centripetalno zmanjševanje vitalnosti trakovnega parenhima pri vrstah s črnjavo in pri beljavicah brez diskoloracije in z diskoloracijo (slike 20, 21, 22, 23, 24). Tudi respiracija celic se progresivno zmanjšuje v centripetalni smeri (prim. npr. Kozłowski & Pallardy 1997, str. 146). Odprto ostaja vprašanje morebitnega povečanja aktivnosti celic v prehodni coni.

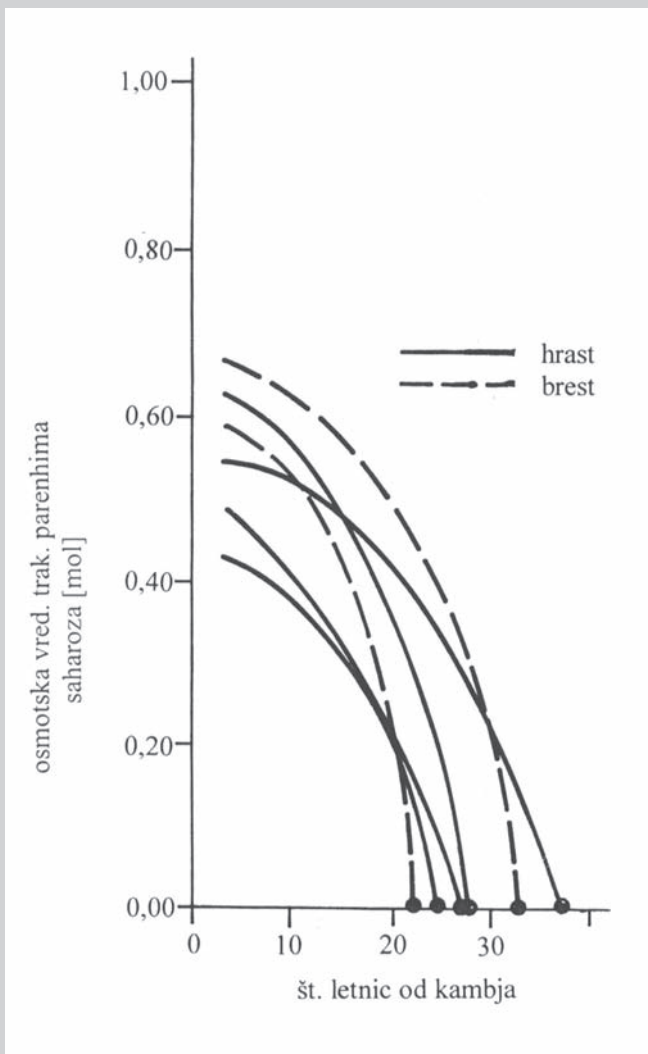
Z naraščajočo razdaljo od kambija se količina nestrukturnih založnih ogljikovih hidratov (glukoza, fruktoza, sahara in škrob) zmanjšuje in v pre-

hodni coni praktično izginejo (Magel et al. 1991, 1994, 1997). Jedrovina in diskolorirani les ne vsebujeta založnih ogljikovih hidratov (Bauch et al. 1982). Nediskolorirana debla bukve, lipe in javora imajo relativno velike količine ogljikovih hidratov tudi v globljih conah. (Dietrichs 1964, Rademacher 1986, Höll 1973, Magel et al. 1997, slika 25).

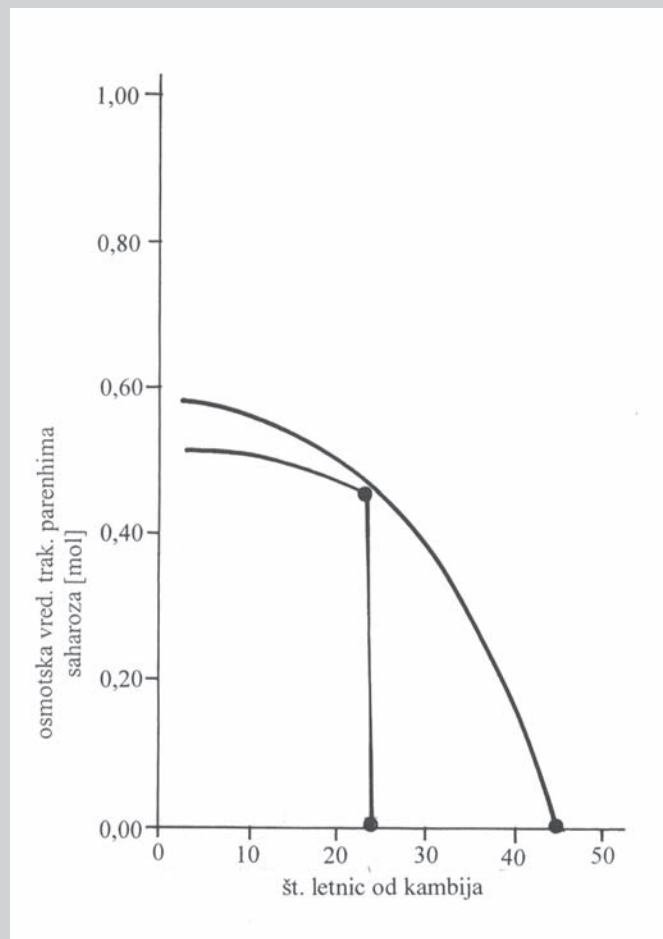
Znanost si še ni na jasnem, kaj sproži ojedritveni proces. Lahko je to naravno vrojeno staranje in zmanjševanje vitalnosti parenhima (Frey-Wyssling & Bosshard 1959). Stewart (1966) je menil, da je vzrok progresivnemu odmiranju mitohondrijev centripetalna "translokatorna ekskrecija" toksičnih polifenolov iz presnovno aktivnih delov drevesa (kambijeva cona). Naraščajoča koncentracija polifenolov naj bi slednjič povzročila odmrtno parenhima. Teorija se je zdela verjetna, saj so starejši avtorji (npr. Hergert & Goldschmidt /1958/ in Erdtman /1958/) menili, da polifenone snovi nastajajo v kambiju oz. felogenu. Danes vemo, da jedrovinske snovi nastajajo *in situ* v prehodni coni iz prisotnih ali translociranih ogljikovih hidratov (prim. npr. Torelli 1974). Carrodus (1971, 1972) meni, da sproži nastanek jedrovinskih snovi povečana koncentracija CO₂, nastalega pri respiraciji parenhima in njegovo neučinkovito odstranjevanje s transpiracijskim tokom. CO₂ naj bi oviral delovanje citronskokislinskega cikla, pri čemer naj bi nastajala malonila CoA in fosfoenolpiruvat - prekursorja polifenolnih spojin (prim. slika 26). Carrodus meni, da je pri hitrorastočih borih in akacijah (*Pinus radiata*, *Acacia mearnsii*) z redkejšim lesom odstranjevanje CO₂, bodisi aksialno s transpiracijskim tokom, bodisi prečno z difuzijo, bolj učinkovito kot pri počasi rastočih drevesih z večjo gostoto lesa ("more wall than non-wall"). Odtod večji delež črnjave



□ Slika 19. Čikozapote (*Manilkara zapota* /L.) v. Royen): črnjava in po poškodbi z mačeto nastali diskolorirani les.



□ Slika 20. Dob (*Quercus robur* L.) in vez (*Ulmus effusa* L.): postopno zmanjševanje vitalnosti trakovnih parenhimskih celic v beljavi in njihovo odmrtje na meji s črnjavo (risba po Nečasnyju 1969).



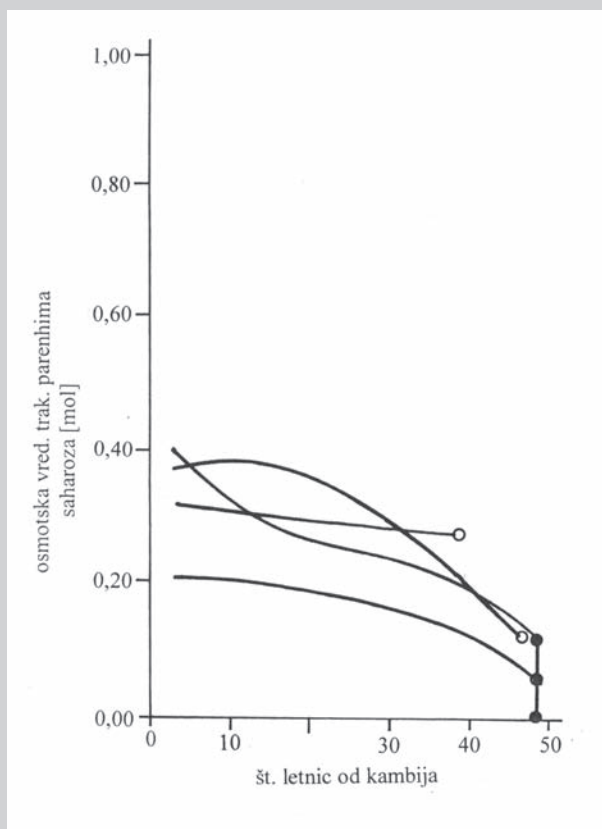
□ Slika 21. Cer (*Quercus cerris* L.): centripetalno zmanjševanje vitalnosti trakovnih parenhimskih celic do vrednosti 0 na meji s črnjavo in drastičen padec na meji z diskoloriranim lesom (risba po Nečasnyju 1968).

pri počasi rastočih drevesih z gostejšim lesom!. Sprožilni dejavnik utegne biti tudi dehidracija, ki favorizira pentoza-fosfatno pot na račun glikolitske razgradnje (npr. Hillis&Ishikura 1970, Jorgensen&Balsillie 1969). Dietrichs (1964) je pri previdnem sušenju bukovine opazoval izginevanje škroba in tvorbo šikiminske kisline! Tvorbo jedrovinskih snovi utegne povzročiti tudi razvijanje etena (Shigo&Hillis 1973, Hillis 1987). Avtorja sta demonstrirala zvezo med ranitvijo in izsušitvijo les-

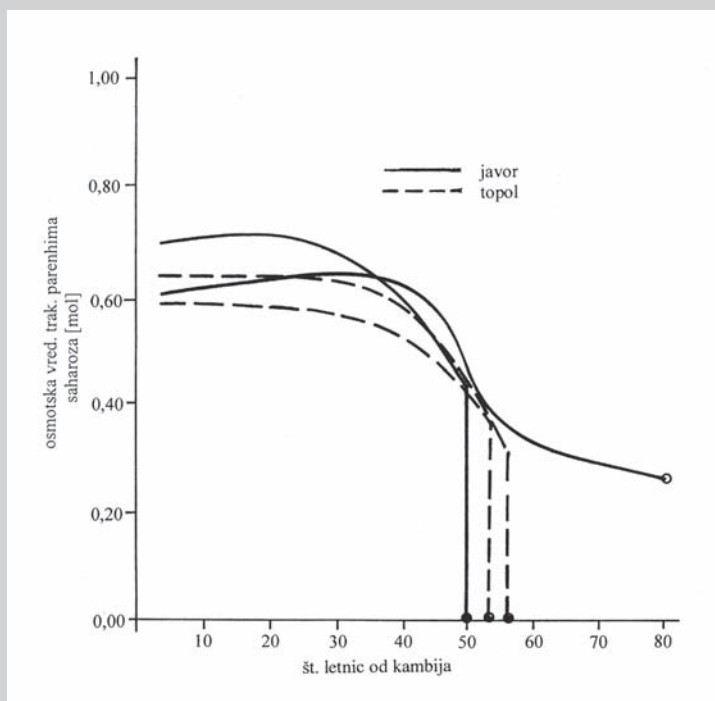
nega tkiva ter razvojem etena. Menita, da v suhi prehodni coni nastaja eten, ki sproži nastanek jedrovinskih snovi. Na dehidracijo kot možen sprožilni mehanizem kažejo tudi suhe cone, ki obdajajo diskolorirani les (prim. slike 10, 14, 16). Pri tem je treba omeniti možnost nastanka suhe cone kot odziv na infekcijo, npr. z Fomus annosus ali z injeciranjem toksičnih snovi (živosrebror klorid). Coutts (1976, 1977) ter Coutts & Risbeth (1977) menita, da snovi, ki nastajajo v umirajočem

parenhimu ali se iz njega sproščajo, utegnejo povzročiti embolijo prevodnega sistema in s tem dehidracijo!

Splošen potek biogeneze jedrovinskih snovi je znan (npr. Bamber & Fukazawa 1985, Higuchi 1976, Magel 1997, Taylor *et al.* 2002, Ziegler 1968). Najpomembnejše jedrovinske snovi so derivati flavana (= flavonoidi), za katere je značilen flavanov skelet. Ta sestoji iz aromatskega obroča A, aromatskega obroča B in heterocikla s kisikom med njima (npr. Hess 1991,



□ Slika 22. Velikolistna lipa (*Tilia platyphyllos* Scop.): pri drevesih brez diskoloriranega lesa je vitalnost trakovnega parenhima tudi v sredici relativno visoka, medtem ko pri diskoloriranih drevesih na meji z diskoloriranim lesom pade na vrednost 0 (risba po Nečesanyju 1966).



□ Slika 23. Javor (*Acer platanoides* L.) in črni topol (*Populus nigra* L.): centripetalni potek vitalnosti pri javorju brez diskoloriranega lesa (vitalnost v strženu še vedno visoka), javorju z diskoloriranim lesom in dveh topolih z diskoloriranim lesom (rjavim srcem); pri slednjih treh drastičen padec vitalnosti na meji z diskoloriranim lesom (risba po Nečesanyju 1966).

str. 222; Taiz & Zeiger 1998, str. 357). Obroč A nastane po acetatno-malonatni poti iz acetilnih skupin, obroč B, C-atomi 2,3, in 4 heterocikla pa iz fenilpropanonskih enot. Sinteza osnovnega ogrodja s 15 C-atomi se izvrši domnevno po principih acetatno-malonatne poti iz malonil CoA in CoA-estrov cimetne kisline. Ker je cimetna kislina predstopnja (prekurzor) ligninov in flavonoidov kot tudi drugih jedrovinskih snovi, lahko domnevamo, da se za sintezo obroča B odgovorni encimi nahajajo v kambijevi coni, kjer poteka lignifikacija. Encimski sistem za sintezo A-obroča flavonoidov si pridobijo parenhimske celice v fazi, ki je odvisna od fizioloških pogojev. Ne

vemo še, kateri dejavniki, poleg že obstoječih, za sintezo cimetne kisline kot predstopnje ligninov in obroča B, inducirajo nastanek encimov za sintezo jedrovinskih snovi, še zlasti obroča A. Motnja v osnovni presnovi utegne blokirati določene korake v presnovni verigi. Tako se lahko nakopičijo vmesni produkti. Zastoj intermediarnih snovi se lahko odpravi z aktiviranjem vzporednih poti, ki vodijo v sintezo sekundarnih snovi. Dejansko obstajajo indici, da se respiratorna razgradnja glukoze, ki v kambijevi coni poteka po sistemu glikoliza-citronski kislinski ciklus (Krebsov ciklus, cikel TCA) v starejših (globljih) delih beljave spremeni, pri čemer se oksidacija glukoze v citosolu

vrši prek oksidativnega pentazafosfatnega cikla (prim. slika 26). Poskusi kažejo, da lahko določeni encimski inhibitorji (zaviralci) citronskega kislinskega cikla (npr. arzenit = arzenov(III) oksid) sprožijo sintezo flavonoidov. Tedaj se acetilne skupine vgrajujejo v obroč A - domnevno prek malonil-CoA. Arzenit in natrijev fluorid pa ne delujeta le kot inhibitorja na citronske kislinski cikel, temveč tudi povečujeta delež pentozafosfatnega cikla, ki favorizira nastanek NADP₂ in eritroza-4-fosfata. Povsem mogoče je, da so v živem drevesu naravni inhibitorji. Tako obstaja neidentificirani inhibitor malatdehidrogenaze v prehodni coni pri robiniji.

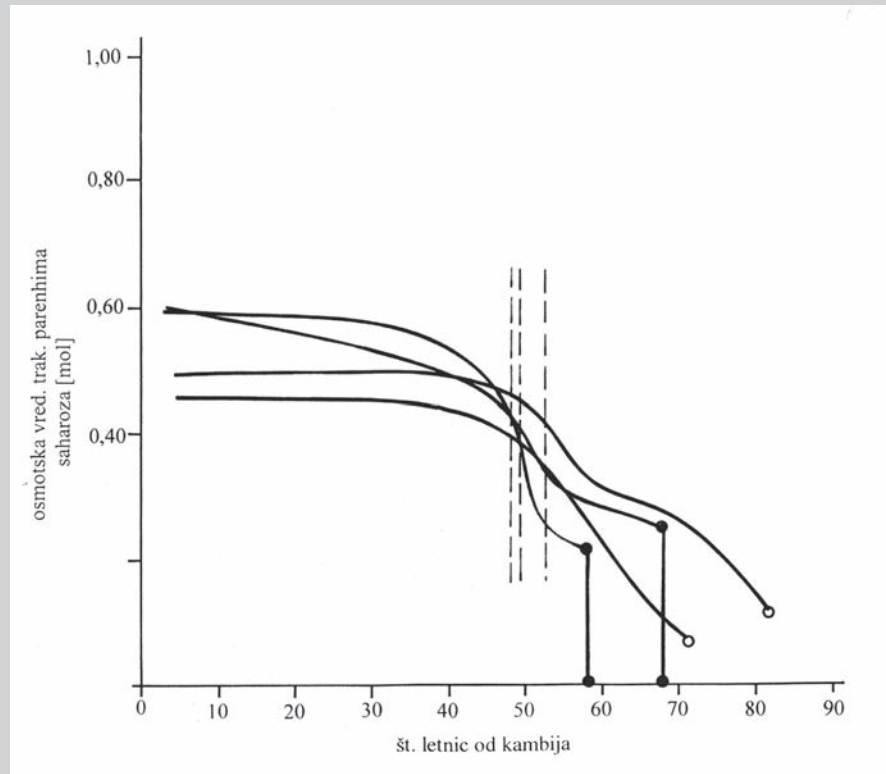
Zdaj lahko vsaj poskušamo rekonstruirati potek ojedritve. Med lignifikacijo povzročijo neporabljene fenolne spojine disorganizacijo mitohondrijev, kjer se nahajajo encimi in kofaktorji citronskega kislinskega cikla, in dihalne verige, vključno sistema oksidativne fosforilacije. Substance ne morejo teči po normalni poti oksidativnega razkroja. Kopičijo se vmesni produkti oziroma izhodiščne substance (acetil CoA, fosfoenolpiruvat), ki rabijo za sintezo specifičnih jedrovinskih snovi, npr. terpenoidov in obroča A flavonoidov.

Z rastočo oddaljenostjo od kambija in starostjo se povečuje udeležba pentoza-fosfatne poti na račun citronskega kislinskega cikla, kar vse favorizira sintezo obroča B flavonoidov.

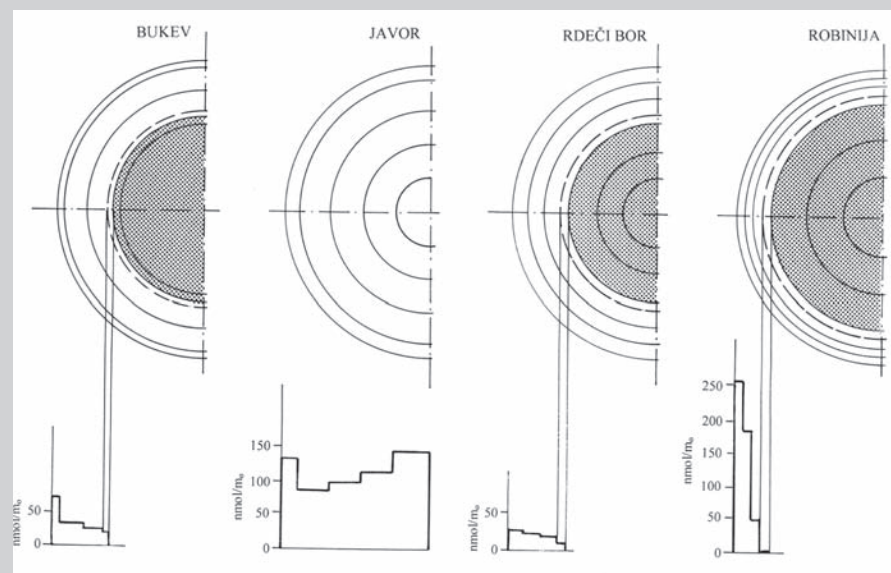
Streit in Fengel (1994) sta v prehodni coni opazovala nastanek ekstraktivnih jedrovinskih snovi in njihovo penetriranje v celično steno, najprej v (združeno) srednjo lamelo in slednjič v sekundarno steno. Ta proces sta primerjala z lignifikacijo. 1977 je Hergert celo skoval izraz "sekundarna lignifikacija". Tega je Maglova opustila in predlagala izraz "psevdo-lignifikacija" (Magel 2000). Biosinteza lignina in polifenolov v dobršnem delu poteka po isti biokemični poti.

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

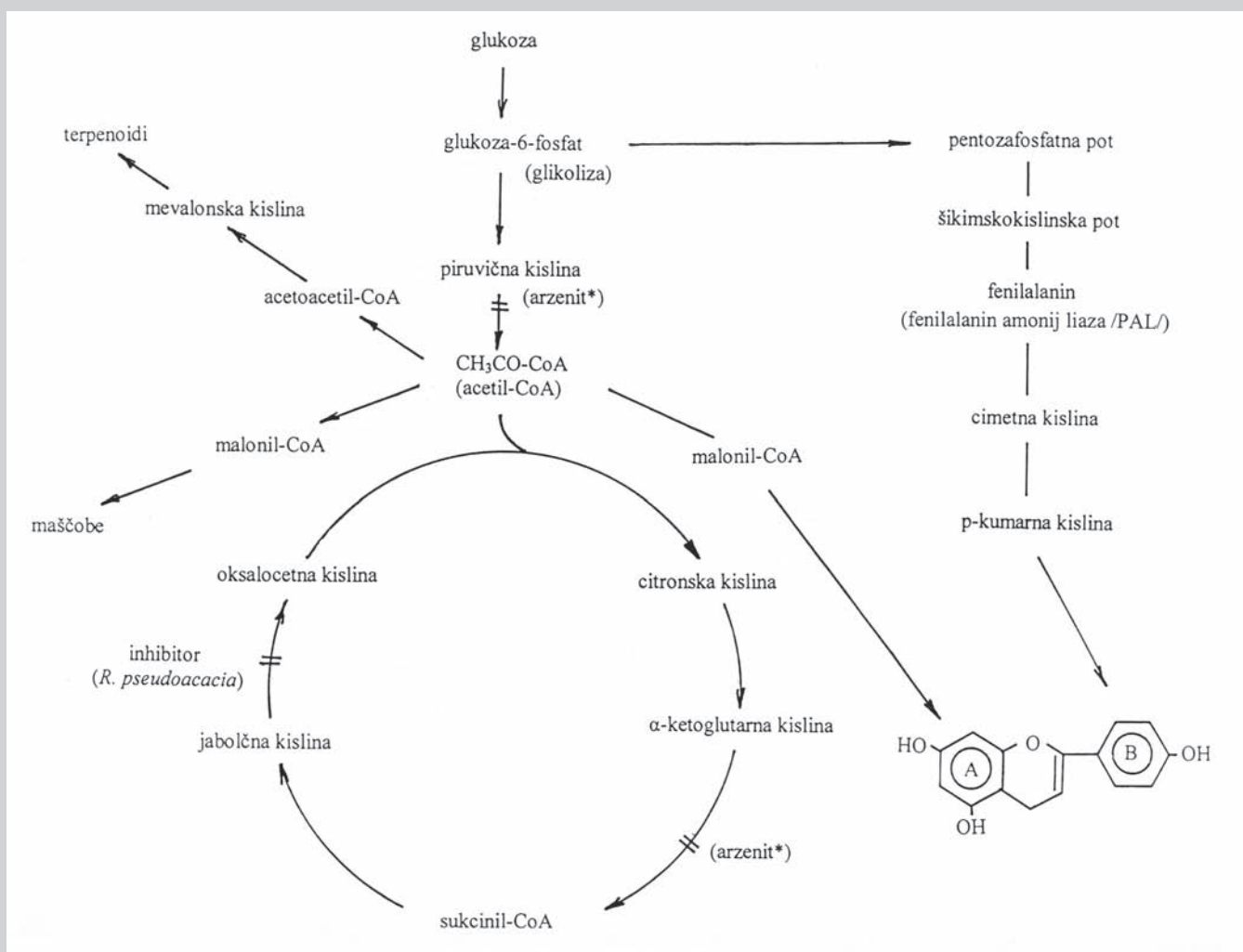
Izkazalo se je, da PAL sodeluje tako pri lignifikaciji (zunanja prirastna plast) kot tudi pri biosintezi flavonoidov (prehodna cona). Njihova aktivnost je bila največja v novembru, kar dokazuje, da ojedritev poteka predvsem v obdobju mirovanja. Oksidativna pentoza-fosfatna pot ima ključno vlogo pri sintezi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



□ Slika 24. Bukev (*Fagus sylvatica* L.): drevesi z rdečim srcem in drastičnim padcem vitalnosti trakovnega parenhima na njegovi meji in bukvi brez srca, ki sta ohranili dokajšnjo vitalnost tudi v strženu. Vsa drevesa imajo *sušino*, ki jo označuje močan padec vitalnosti (črtkane linije) (risba po Nečesanyju 1966).



□ Slika 25. Radialna razporeditev škroba v *beljavi* pri bukvi z rdečim srcem, pri javoru brez *diskoloriranega* lesa, pri rdečem boru s črnjavo in robiniji s črnjavo (risba po podatkih Maglove, Hillingerja, Hölla in Zieglerja 1997).



□ Slika 26. Biosintezne poti nastanka jedrovinskih ekstraktivov (risba po Higuchiju 1976). *arzenit = arzenov(III) oksid

glukoza-6-fosfata dehidrogenaze in 6-fosfoglukonat dehidrogenaze.

Maglova (2000) je identificirala dva tipa *ojedrive*: tip 1 ali tip *Robinia* in tip 2 ali tip *Juglans*. V prvem primeru se jedrovinske snovi kopičijo v prehodni coni, pri drugem pa se prekursorji (predhodniki) jedrovinskih snovi postopoma kopičijo v beljavi in se nato transformirajo v jedrovinske snovi v prehodni coni.

Epilog

Jedrovinske snovi so nizkomolekularne in penetrirajo v celično steno. Njihova navzočnost se kaže v povečani dimenzijski stabilnosti lesa v pogojih oscilirajoče klime in praviloma tudi v večji naravni trajnosti jedrovine v primerjavi z beljavo. Pri vrstah, ki tvorijo diskolorirani les, "jedrovinske" snovi še pred celično smrtjo polimerizirajo v visokopolimerne enote in ne morejo

penetrirati celično steno. Zato tudi ne vplivajo na povečano dimenzijsko stabilnost in trajnost lesa. Zaradi manjše trajnosti, neenakomerne obarvanosti in slabše permeabilnosti je diskoloriran les večinoma nezaželen. □

literatura

1. **Addicott, F.T. 1991.** Abscission: shedding of parts.V: A.S. Raghavendra (izd.), Physiology of trees:273-300. John Wiley & Sons, Inc.
2. **Bamber, R.K., Fukazawa, K. 1985.** Sapwood and heartwood: a review. Forestry abstracts 46 (9):567-580.
3. **Bauch, J., Seehahn, G., Endeward, R. 1982.** Characterisation of sapwood and heart in *Terminalia superba* Engl. et Diels. Holzforschung 36:257-263.
4. **Bosshard, H.H. 1966.** Aspekte der Alterung in Waldbäumen. Schweiz Z. Forstw. 117:168-175.
5. **Bosshard, H.H. 1982-.** Holzkunde I in II. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Stuttgart.
6. **Burger, H. 1947.** Holz, Blattmenge und Zuwachs, VIII Mitteilung: Die Eiche. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. 25: 211.
7. **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.
8. **Carrodus, B.B. 1971.** Carbon dioxide and the formation of heartwood. New Phytol. 70:939-943.
9. **Carrodus, B.B. 1972.** Variability in the proportion of heartwood formed in woody stems. New. Phytol. 71:713-718.
10. **Couts, m.P. 1976.** The formation of dry zones in the sapwood in conifers. I. Induction of drying in standing trees and logs by Fomes annosus and extracts of infested wood. Eur. J. For. Pathol. 6:372-381.
11. **Coutts, M.P. 1977.** The formation of dry zones in the sapwood of conifers. II. The role of living cells in the release of water. Eur. J. For. Pathol. 7:6-12.
12. **Couts, M.p., Risbeth, J. 1977.** The formation of wetwood in grand fir. Eur. J. For. Pathol. 7:13-22.
13. **Dietrichs, H.H. 1964.** Das Verhalten von Kohlenhydraten bei der Holzverkernung. Holzforschung 18:14-24.
14. **Fahn, A., Amon, N. 1962.** The living wood fibres of *Tamarix aphylla* and the changes occurring in them in transition from sapwood to heartwood. New Phytol. 62:62-99.
15. **Frey-Wyssling, A., Bosshard, H.H. 1959.** Cytology of the ray cells in sapwood and heartwood. Holzforschung 13:129-137.
16. **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.
17. **Hess, D. 1991.** Pflanzenphysiologie. 9. izd. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
18. **Higuchi, T. 1976.** Biochemical aspects of lignification and heartwood formation. Wood research No. 59/60:180-199.
19. **Hillis, W.E. 1987.** Heartwood and tree exudates. Springer-Verlag, Berlin.
20. **Höll, W. 1973.** Physiological and biochemical gradients in trunks of hardwoods with special reference to heartwood formation. IUFRO Paper Sect. 5.01.02. Stellenbosch, South Africa.
21. **Hugentobler, U.H. 1965.** Zur Cytologie der Kernholzbildung. Vierteljahressch. Naturf. Ges. Zürich 110:32111-342.
22. **IAWA 1964.** Committee on nomenclature. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia Winterthur.
23. **Jacobs, M.R. 1955.** Growth habits of the eucalyptus. Aust. Forest. Timber Bur. 1-262.
24. **Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G. 1997.** Physiology of woody plants. Academic press, San Diego, itd.
25. **Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G. 1991.** The physiological ecology of woody plants. Academic Press, inc. Garscourt Brace Jovanovisch, Publishers, San Diego, itd.
26. **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.
27. **Larcher, W. 1975.** Physiological plant ecology 2. izd. Springer-Verlag, Berlin etc.
28. **Lyr, H., Fiedler, H.-J., Tranquillini, W. 1992.** Physiologie und Ökologie der Gehölze. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart.
29. **Magel, E.A. 2000.** Biochemistry and physiology heartwood formation. V R. Savidge, J. J. Barnett in R. Napier, izd. Cell and molecular biology of wood formation. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.
30. **Magel, E.A., Drouet, A., Claudot, A.C., Ziegler, H. 1991.** Formation of heartwood substances in the stem of *Robinia pseudoacacia* L. I. Distribution of phenilalanine ammonium lyase and chalcone synthase across the trunk. Trees 5:203-207.
31. **Magel, E. A., Jay-Allemand, Ch., Ziegler, H. 1994.** Formation of heartwood substances in the stem-wood of *Robinia pseudoacacia* L. II. Distribution of nonstructural carbohydrates and wood extractives across the trunk. Trees 8:165-171.
32. **Magel, E., Hillinger, W., Höll, W., Ziegler, H. 1997.** Biochemistry and physiology of heartwood formation: role of reserve substances. Trees - Contributions to modern Tree Physiology izd. H. Rennener, W. Eschrich, H. Ziegler, s. 477-506. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
33. **Magel, E.A., Hillinger, C., Wagner, T., Höll, W. 2001.** Oxydative pentose phosphate pathway and pyridine nucleotides in relation to heartwood formation in *Robinia pseudoacacia* L. Phytochemistry 57:1061-1068.
34. **Margolis, H.A., Gagnon, R.R., Pineau, M. 1988.** The adjustment of growth, sapwood area, heartwood area, and sapwood saturated permeability od balsam fir after different intensities of pruning. Can. J. For. Res. 18:723-727.
35. **Matthcek in Breloer, H. 1994.** The body language of trees: a handbook of failure analysis. Research for amenity trees, No.HMSO, London.
36. **Matthcek, C. 1995.** Biomechanical optimum in woody stems. S. 75-90. V BL. Gartner, izd. Plant stems. Physiology and functional morphology. CA, Academic Press, Inc., San Diego.
37. **Merrill, W., Cowling, E.B. 1966.** Role of nitrogen in wood deterioration: amounts and distribution of nitrogen in tree stems. Can. J. Bot. 44:1555-1580.
38. **Müller, D. 1949.** Arbeitsteilung im Buchenholz. Physiologia plantarum 2:197-199.
39. **Nečesany, V. 1966.** Die Vitalitätsveränderung der Parenchymzellen als physiologische Grundlage der Kernholzbildung. Holzforschung und Holzverwertung 18:61-65.
40. **Nečesany, V. 1968.** The biophysical characteristics of two types of heartwood formation in *Quercus cerris* L. Holzforschung und Holzverwertung 20:49-52.
41. **Nobuchi, T., Harada, H. 1983.** Physiological features of the "white zone" of Sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don), cytological structure and moisture content. Mokuzai Gakkaishi 20:824-832.
42. **Pearson, J.A., Fahey, T.J., Knight, D.H. 1984.** Biomass and leaf area in contrasting lodgepole pine forests. Canadian Journal of Forest research 14:259-265.
43. **Rademacher, P. 1986.** Morphologische und physiologische Eigenschaften von Fichten (*Picea abies* L) Tannen (*Abies alba* Mill), Kiefern (*Pinus sylvestris* L) und Buchen (*Fagus sylvatica* L) gesunder und erkrankten Waldstandorte. GKSS-Forschungszentrum Geesthacht, GKSS 86/E/. 274 str.
44. **Sauter, J.J. 1966.** Über die jahresperiodischen Wassergehaltsänderungen und Wasserverschiebungen im Kern- und Splintholz von Populus. Holzforschung 20:137-142.
45. **Shigo, A.L., Hillis, W.E. 1973.** Heartwood, discoloured wood and microorganisms in living trees. Annual Review of Phytopathology 11:197-233.
46. **Shigo, A.L. 1991.** Modern arboriculture. Shigo and Trees, Associates 4 Denbow Road, Durham, NH.
47. **Snell, J.A.K., Brown, J.K. 1978.** Comparison of tree biomass estimators. Forest Science 24:455-457.
48. **Stewart, C.M. 1966.** Excretion and heartwood formation in living trees. Science 153:1068-1074.
49. **Streit, W., Fengel, D. 1994.** Heartwood formation in *Quebracho colorado*: Tannin distribution and penetration of extractives into the cell walls. Holzfor-schung 48:361-367.
50. **Taiz, I., Zeiger, E. 1998.** Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
51. **Taylor, A.M., Gartner, B.L., Morrell, J.J. 2002.** Heartwood formation and natural durability - A review. Wood and Fiber Science 34(4):587-611.
52. **Thornley, J.H.M. 1976.** Mathematical models in plant physiology. A quantitative approach to problems in plant and crop physiology. Academic Press, New York.
53. **Torelli, N. 1974.** Biološki vidiki ojedritve s poudarkom na fakultativno obarvani jedrovini (rdečem srcu) pri bukvi (*Fagus sylvatica* L). Gozdarski vestnik 32:253-281.
54. **Torelli, N. 1984.** The ecology of discoloured wood as illustrated by beech (*Fagus sylvatica* L). IAWA Bulletin 5:121-127.
55. **Torelli, N. 1990.** Les & skorja - Slovar strokovnih izrazov. Univerza v Ljubljani, BF, Oddelek za lesarstvo.
56. **Torelli, N., Cufar, K., Robič, D. 1986.** Some wood anatomical, physiological, and silvicultural aspects of silver fir dieback in Slovenia (NW Yugoslavia). IAWA Bulletin n.s. 7(4):343-350.
57. **Waring, R.H., Schlesinger, W.H. 1985.** Forest ecosystems: concepts and management. Academic Press, Orlando, Florida.
58. **White, J. 1979.** The plant as a metapopulation. Annu. Rev. Syst. 10:109-145.
59. **Whitehead, D., Edwards, W.R.N., Jarvis, P.G. 1984.** Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. Canadian Journal of Forest research 14:940-947.
60. **Ziegler, H. 1968.** Biologische Aspekte der Kernholzbildung. Holz als Roh- und Werkstoff 26:61-68.