

Prispelo / Received: 1990, november

GDK 811.1:416.4/.5:812.7--015.2

NASTANEK IN ZNAČILNOSTI BARIERNE CONE TER LESA NASTALEGA PO RANITVI

Niko TORELLI*, Primož OVEN**, Martin ZUPANČIČ***

Izvleček

Diskutira se o možni vlogi sproščanja napetosti v skorji in lesu ter diferenciacijskih motenj pri oblikovanju barierne cone (= stena 4, CODIT). Predlagana je razširitev pomena akronima CODIT oz. črke "D", ki naj bi označeval hkrati desikacijo, disfunkcijo in razkroj (angl. decay) (prvotni pomen).

Ključne besede: odziv drevja na ranitev, diferenciacijske motnje, sproščanje tlakov v skorji in lesu, CODIT, barierna cona, Abies alba, Populus

THE ORIGIN AND CHARACTERISTICS OF BARRIER ZONE AND WOOD FORMED AFTER WOUNDING

Niko TORELLI*, Primož OVEN**, Martin ZUPANČIČ***

Abstract

The possible role of release of bark and wood growth stresses and differentiation disturbances in the barrier zone (= wall 4, CODIT) formation is discussed. An expanded meaning of acronym CODIT is proposed with "D" denoting dehydration, disfunction and decay (the original meaning).

Key words: tree response to wounding, differentiation disturbances, pressure release in bark and wood, CODIT, barrier zone, Abies alba, Populus

* dr., prof. dipl. inž., Biotehniška fakulteta, lesarstvo,
61000 Ljubljana, Rožna dolina VIII/34, YU

** dipl. inž., novi raziskovalec, Biotehniška fakulteta, lesarstvo,
61000 Ljubljana, Rožna dolina VIII/34, YU

*** dipl. inž., Biotehniška fakulteta, lesarstvo,
61000 Ljubljana, Rožna dolina, VIII/34, YU

1 UVOD

Z naraščajočo mehanizacijo pravilnih metod narašča verjetnost poškodb. Shigo in sodelavci trdijo, da se poškodovano drevje odzove anatomske in biokemične in tako "kompartimentalizira" oz. omeji območje rane. Predlagali so modelni sistem CODIT (Compartmentalization of Decay in Trees = kompartimentalizacija razkroja v drevesih) (SHIGO & MARX 1977). Model temelji na štirih "stenah". *Stena 1* sestoji iz okluzij (gumozne snovi in tile) osnih (aksialnih) elementov, ki omejujejo širjenje abiotskih in biotskih učinkov poškodb v smeri drevesne osi. Je zelo šibka, kar dokazuje pogosto izrazita osna podaljšanost diskoloracij in kasneje razkrojin. *Stena 2* je povsem mehanska. Sestoji iz gostejših slojev (kasnega lesa) v prirastni plasti in otežuje centripetalno širjenje učinkov poškodb. *Stena 3* je vitalna komponenta, ki upočasnjuje širjenje učinkov poškodb v tangencialni smeri, t.j. pravokotno na trakove. Ključni element modela predstavlja stena 4 ali barierna cona. To ustvari kambij po poškodovanju drevesa in loči les, ki je nastal pred ranitvijo, od lesa, ki je nastal po ranitvi.

Barierne cone so najprej opazovali pri listavcih. Prva sta jih opisala SHIGO in LARSON (1969) kot različne kolobarje "bariernih celic", ki jih proizvaja kambij po mehanskih poškodbah. Kasneje sta TIPPET in SHIGO (1981) razširila definicijo barierne cone: barierna cona je zaščitno tkivo, ki nastane kot odziv na okužbe kot tudi na mehanske poškodbe. Njena vloga je izolirati nekrozno beljavo od kambija. Barierno cono sestavlja tkivo z veliko osnega parenhima, z manj prevodnimi elementi, z manj lignina in vsaj pri nekaterih vrstah (hrast) s suberinom v celicah (SHIGO 1986, str. 42). V isti knjigi avtor (str. 137) opisuje barierno cono pri smreki kot niz ranitvenih (travmatskih) smolnih kanalov, z razširjenimi ("nabrekli") trakovi in veliko osnega parenhima s temno vsebino (domnevno antimikrobne snovi). Celice, ki nastajajo po formiranju barierne cone, so manjše in ne tako pravilno (t.j. v radialnih nizih) razporejene kot v lesu, ki je nastal pred ranitvijo.

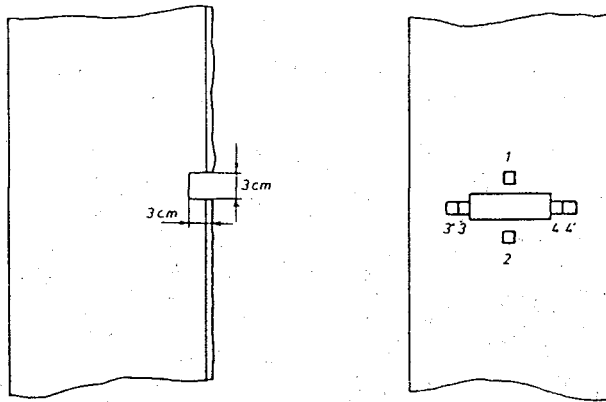
Čeprav je velikokrat mogoče opazovati diskoloracijske in razkrojne sheme, kot jih predvideva CODIT (npr. pri javoru, kjer je bila opravljena večina opazovanj), ostajata narava in pojav barierne cone bolj ali manj nejasna (PEARCE 1982). Barierne cone segajo včasih daleč stran od poškodbe, drugič spet nastanejo le v njeni neposredni bližini. SHIGO (1986, str. 267) priznava, da dejavnikov, ki uravnavajo velikost in učinkovitost bariernih con ne poznamo dovolj. Liese in njegovi sodelavci (LIESE & DUJESIEFKEN 1988) menijo, da barierna cona varuje predvsem pred zračno embolijo kot funkcijsko okvaro. Menijo, da sicer lahko ohranimo akronim CODIT, vendar s spremenjenim pomenom črke D. Ta naj bi namesto decay = razkroj, pomenila disfunkcijo.

V naslednjem želimo prispevati nekaj opazovanj in razmišljanj o zgradbi in možni etiologiji barierne cone ter lesa, nastalega po ranitvi, na splošno in posebej pri jelki,

kot smo jih predložili na letošnjem VIII. mednarodnem simpoziju "Fundamental Research of Wood" v Varšavi (TORELLI et al. 1990).

2 MATERIAL IN METODA

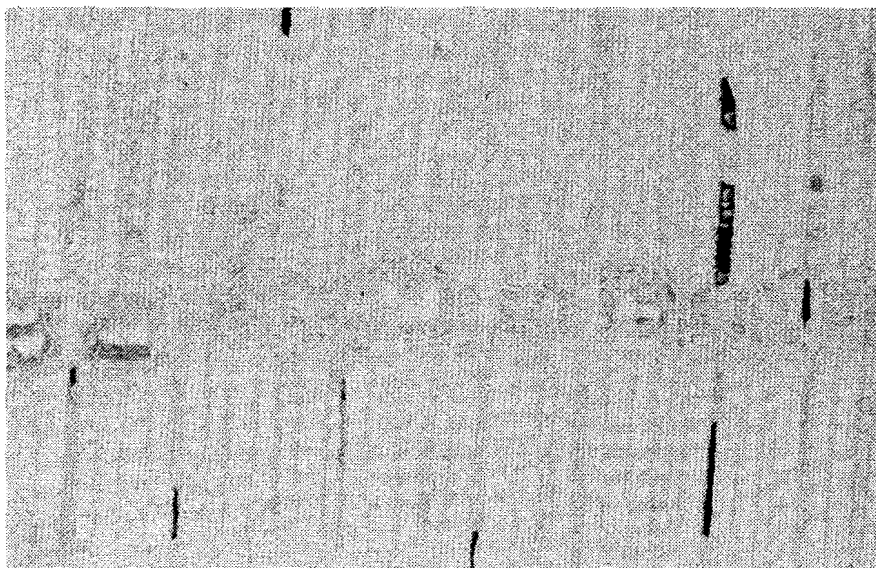
V jelovo-bukovem sestoju (Pokojišče) smo julija 1987, t.j. v obdobju nastajanja kasnega lesa, v prsni višini z izrezovanjem segmentov ranili 15 odraslih jelk (*Abies alba* Mill.) (sl. 1). Avgusta 1989 smo jelke podrli in poškodbe anatomsko preiskali. Da bi preučili, kako učinkuje izključitev skorjinega tlaka na diferenciacijo celic v kambijevi coni, smo zgodaj spomladi, ko je drevo v "soku", na več mladih drevesih izrezali skorjine "jezike" tako, da so na apikalnem koncu zadržali stik z ostalo skorjo. Hkrati smo Brawnov in Saxov poskus večkrat ponovili na topolu (prim. BROWN & SAX 1962). Pričujoča opazovanja so le del mnogo širših raziskav o odzivu drevja na mehanska in polucijska poškodovanja ter kompartmentalizaciji razkroja v lesu.



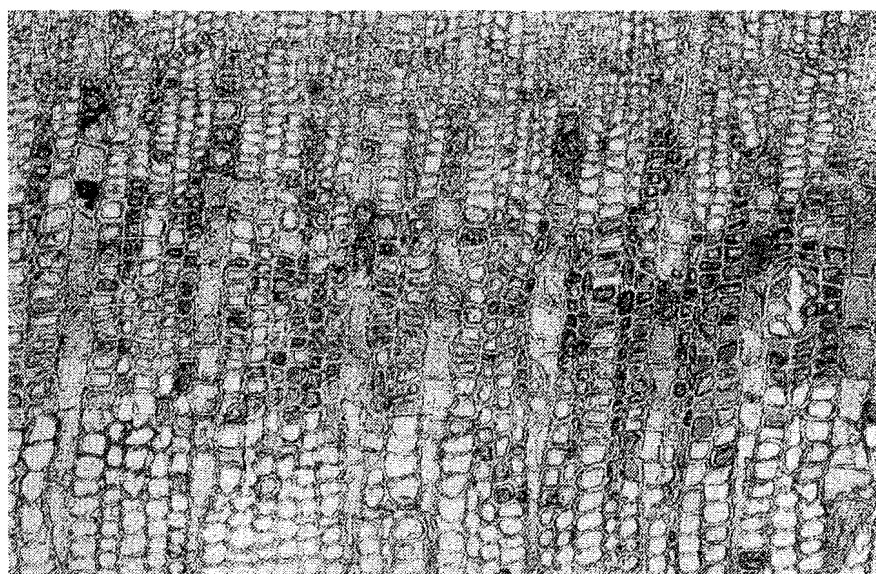
Slika 1: Shema poškodovanja dreves in odvzema vzorcev za anatomsko preiskavo
Figure 1: Schematic presentation of wounding and locations of samples for anatomical examination

3 REZULTATI IN DISKUSIJA

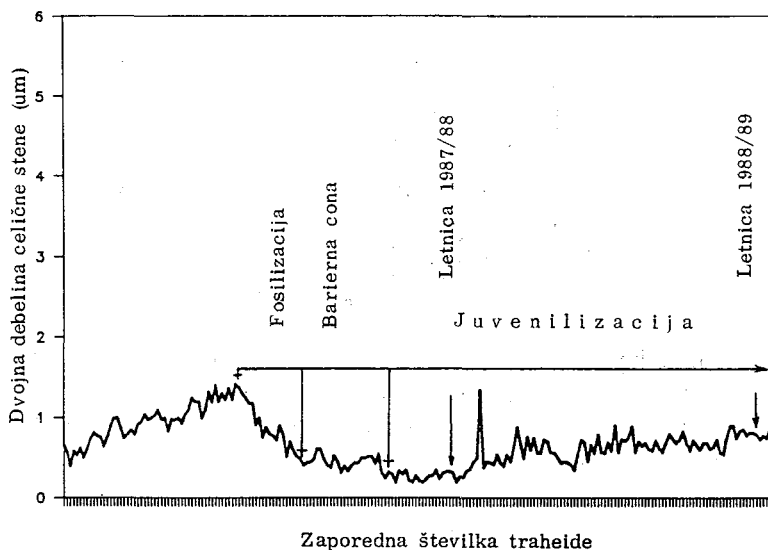
Takoj po ranitvi, je v neposredni bližini rane (5—10 mm) nastala barierna cona (sl. 2, 3), praviloma s travmatskimi smolnimi kanali (vendar ne vselej!). Starejše diferencirajoče se celice kambijeve cone so ohranile citoplazmo. Očitno so se "fosilizirale" v trenutni fazi razvoja, kot so jo dosegle ob ranitvi (prim. Denne 1977). Sl. 4 prikazuje dvojno debelino celičnih sten v radialnem nizu osnih traheid. Debelina sten je v korelaciji z doseženo stopnjo diferenciacije.



Slika 2: Jelka (*Abies alba* Mill.): barierna cona s travmatskimi smolnimi kanali
Figure 2: Silver fir (Abies alba Mill.): barrier zone with traumatic resin ducts



Slika 3: Jelka (*Abies alba* Mill.): značilna "fosilizacija" starejših diferencirajočih se celic v barierni coni brez travmatskih smolnih kanalov
Figure 3: Silver fir (Abies alba Mill.): characteristic "fossilization" of older differentiating cells in the barrier zone, traumatic resin ducts missing

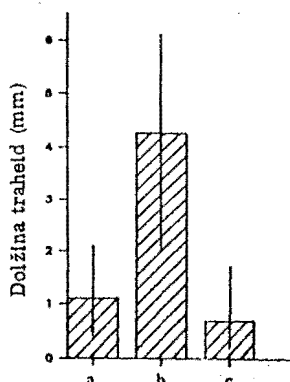


Slika 4: Dvojna debelina celičnih sten v radialnem nizu osnih traheid
 Figure 4: Double cell wall thickness along the radial row of axial tracheids

Izrazita parenhimatizacija v barierni coni se kaže kot (a) "nabrekanje" trakov, (b) proliferacija derivatov trakovnih kambijevih inicialk kot bolj ali manj radialno usmerjen ali povsem neorganiziran kalus in (c) diferencijske motnje, ko namesto traheid nastajajo parenhimske celice, starejše diferencirajoče se celice pa se "fosilizirajo". Pri tem vsebina parenhimskih celic in "fosiliziranih" nediferenciranih celic večinoma potemni (antimikrobne snovi?). Treba je pripomniti, da je tudi nastanek ranitvenih smolnih kanalov domnevno prav tako svojevrsten vidik parenhimatizacije. V zvezi s tem se zdi verjetno (prim. FAHN 1974, str. 148), da utegnejo biti tudi "normalni" smolni kanali v nekakšni vzročni zvezi z ranitvijo.

V letu ranitve in naslednjih dveh pred posekom se je rast v bližini rane močno intenzivirala. Po ranitvi so nastajale znatno krajše traheide (sl. 5) z manjšimi prečnimi dimenzijami, ki povsem spominjajo na juvenilne traheide ("juvenilizacija").

Prostorska kompenzacija zaradi nastajanja manjših elementov se doseže (a) s povečanjem števila radialnih nizov traheid med trakovi, (b) z "nabrekanjem" trakov (najpogosteje), (c) z nastajanjem dvorednih trakov iz enorednih, (d) z nastajanjem novih enorednih trakov in s kombinacijo (a), (b), (c) in (d) (prim. tudi KUČERA 1971 in BOSSHARD 1974).

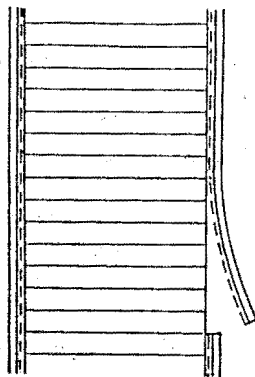


Slika 5: Dolžine traheid v (a) juvenilnem lesu, (b) normalnem, adultnem lesu in (c) "juveniliziranem" lesu, nastalem po poškodbi

Figure 5: Tracheid length in the (a) juvenile, (b) normal, adult and (c) "juvenile" wood formed after wounding

V ksilemu, ki je nastal po ranitvi, se praviloma drastično spremeni celična orientacija, tako da prečni prerezi spominjajo na vzdolžne.

Z raziskavami na skorjinih jeziki, ki smo jih delno oddvojili od debla (sl. 6), smo želeli dokazati vpliv skorjinega tlaka na diferenciacijo celic in s tem vpliv zmanjšanja skorjinega tlaka na nastanek barierne cone. Avtorja takšnih poskusov sta SHARPLES in GUNNERY (1933) in kasneje zlasti BROWN in SAX (1962). Ob poškodovanju je lahko poškodovana le skorja (površinska rana) ali pa skorja in les pod njo (globoka rana). V prvem primeru se sprostijo natezne napetosti v skorji, v drugem pa še tlačne tangencialne in natezne osne v lesu (ARCHER 1982).

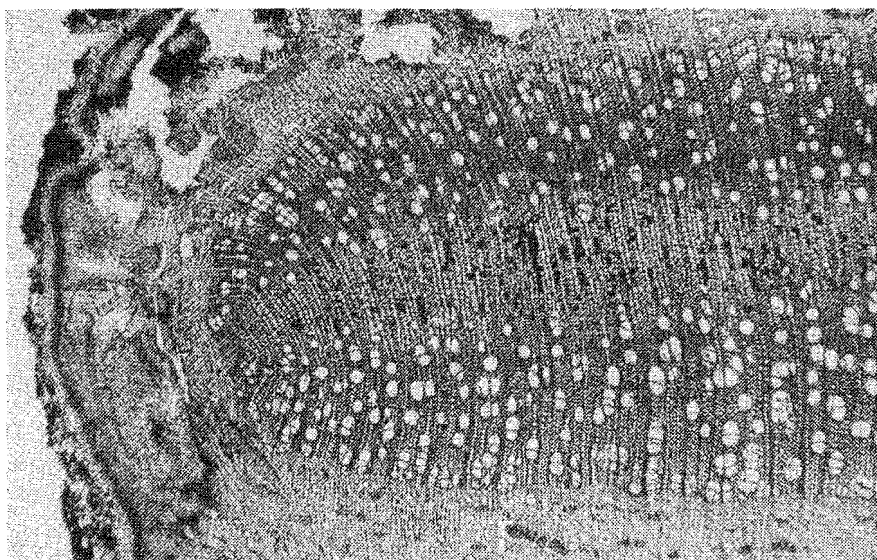


Slika 6: Shema izrezovanja skorjinega "jezika". Apikalni del "jezika" obdrži stik z ostalo skorjo

Figure 6: Schematic presentation of bark strip, partially detached from the stem

V prvi fazi raziskav smo najprej večkrat ponovili Brownov in Saxov poskus na topolu (BROWN & SAX 1962, BROWN 1964) (sl. 7).

S tehniko izrezovanja "jezikov" je mogoče (vsaj na začetku) povsem izključiti vpliv skorjinega tlaka na diferenciacijo celic. Poskusi vsekakor dokazujejo, da je vzajemni tlak tkiv pomemben za nadzorovanje normalne diferenciacije kambijevega produkta. "Jeziki" se oddvojijo predvsem na lokaciji ksilemskih materinskih celic. Večina kambijeve cone, z inicialkami vred, potemtakem ostane na jeziku. Na notranji strani jezika najprej nastane "blazina" neorganiziranega kalusa, pri čemer najprej in najbolj intenzivno proliferirajo trakovne celice. Domnevni vpliv naraščajočega vzajemnega tlaka se kaže v vse bolj izraziti radialni usmeritvi celic, ki je posledica prevladovanja periklinih delitev in tvorbe tangencialnih sten. Posebno zanimivo je, da se zunanje celice suberizirajo, začne pa se diferencirati tudi nov felogen in kambij pod njim. Na novo nastala felogen in kambij se tangencialno razširita prek kalusa z obeh strani jezika, dokler se ne skleneta s prvotnima.

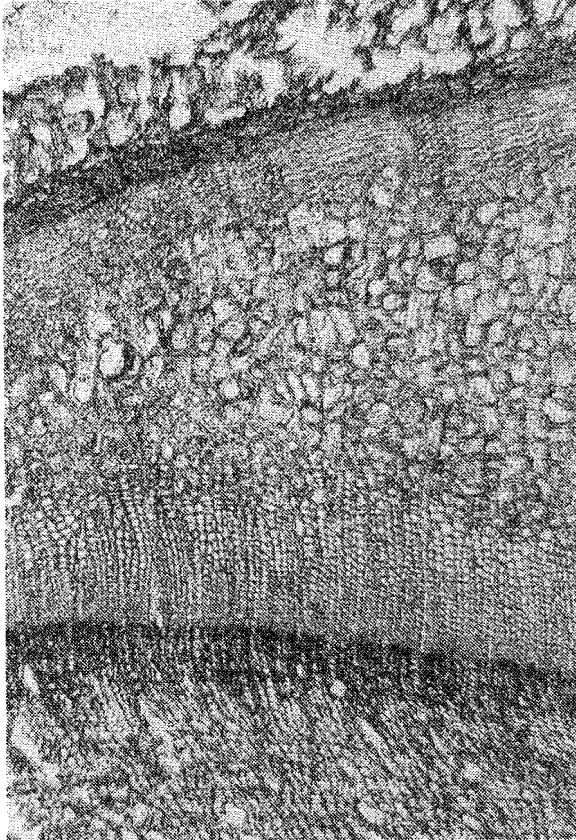


Slika 7: Topol (*Populus ssp.*): prečni prerez skorjinega "jezika" z radialno orientacijo celic v kalusni blazini

Figure 7: Poplar (*Populus ssp.*): cross section of bark strip with radially orientated cells in the callus pad

Tako se spet vzpostavi krožna struktura nove osi. Ksilemski in floemski elementi, ki jih proizvajata prvotni in novi kambij so bili krajši od normalnih in tudi deorientirani, kar daje ksilemskemu tkivu zveržen videz. Naša opazovanja na topolovih "jezikih" se ujema z Brownovimi in Saxovimi, podobne rezultate pa smo dobili pri jelki

(sl. 8), le da nismo opazili značilne radialne usmeritve celic v kalusni blazini, domnevno zaradi počasnejše rasti.



Slika 8: Jelka (*Abies alba* Mill.): prečni prerez skorjinega "jezika" z neurejeno kalusno blazino

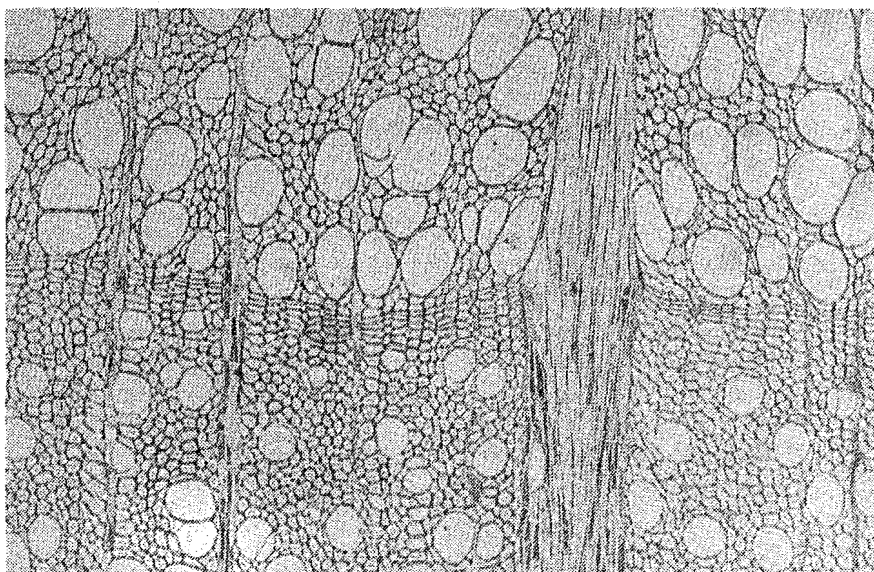
Figure 8: Silver fir (Abies alba Mill.): cross section bark strip with disordered cells in the callus pad

Opazovanja kažejo, da nekateri procesi v "jezikih" močno spominjajo na barierno cono (parenhimatizacija, suberizacija, deorientacija). Druge vzporednice, ki so prav tako posledica zmanjšanja tlaka, je mogoče potegniti s kalusnim robom na štorih, tvorbo mraznih branik pa tudi s parenhimskimi pegami, ki nastanejo zaradi delovanja ličink muh agromicid.

Glede na navedena dogajanja po ranitvi je mogoče bistvene značilnosti barierne cone pri jelki (in drugih vrstah) pripisati različnim oblikam parenhimatizacije, ki na-

stane zaradi (a) sproščanja samo radialnega skorjinega tlaka (površinske rane), ali pa sproščanja negativnih tangencialnih in osnih napetosti v skorji in hkratnega sproščanja negativnih napetosti v skorji in pozitivnih tangencialnih ter negativnih osnih napetosti v lesu v okolici globokih ran; (b) zastanku in spremembam v diferenciaciji; (c) suberizaciji, ki nastane domnevno zaradi stika tkiva z ozračjem in (d) preumeritve oksidativnega metabolizma v parenhimskih in drugih diferencirajočih se celicah, domnevno tudi zaradi dehidracije tkiva izpostavljenega zraku.

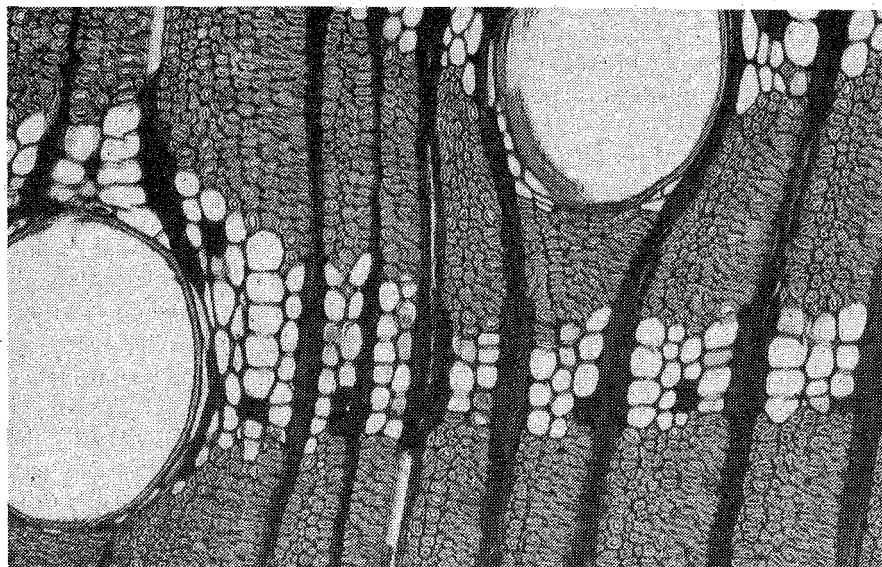
Zlasti pri listavcih je razširitev trakov v barierni coni lahko tudi posledica zaradi poškodovanja izostale postkambialne rasti oz. apikalne intruzivne rasti vlaken in/ali nastajanja aksialnih parenhimskih celic, ki postkambialno ne rastejo več. Tedaj izostane bočni tlak na trak, ki se zato razširi. Izostanek intruzivne rasti lahko normalno opazujemo kot kolenčasto razširitev traku pri prehodu letnice, ko oslabi ali izostane apikalna intruzivna rast (bukev, platana, sl. 9) ali pa pri prehodu trakov prek pasov aksialnega parenhima (sl. 10). Izostanek apikalne intruzivne rasti spremlja poleg kolenčaste razširitve tudi radializacija vlaknenih elementov (kot pri iglavcih). Povezavo med naknadno dolžinsko rastjo in radializacijo je opazil že SANIO (1863, str. 107), kasneje pa sta jo obrazložila SÜSS in MÜLLER-STOLL (1970). Do podobne razširitve trakov prihaja tudi v skorji v območju floemskega parenhima, npr. pri lipi (*Tilia cordata*, sl. 11). Zaradi na splošno skromne postkambialne rasti tra-



Slika 9: Bukev (*Fagus silvatica* F.): kolenčasta razširitev traku v ksilemu in "radializacija" vlaken ob letnici

Figure 9: Beech (*Fagus silvatica* L.) knee-formed enlargement (expansion) of xylem ray and "radialization" of fibres at the annual ring boundary

heid pri iglavcih (okrog 10—15 %), je razširitev trakov zaradi morebitnega izostanka intruzivne rasti skromna oz. ni vidna in je zato predvsem posledica parenhimatizacije in sproščanja notranjih napetosti v skorji in lesu po ranitvi.

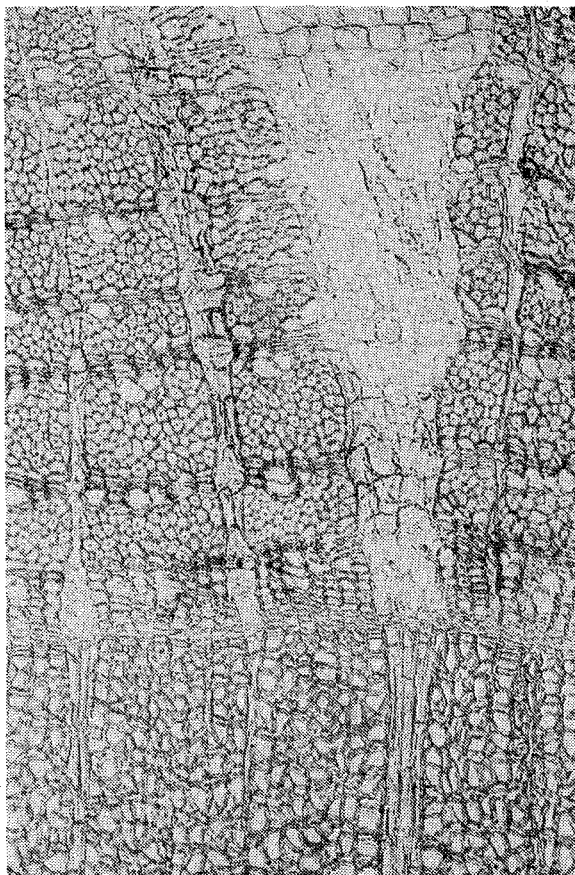


Slika 10: Ya'axnik (*Vitex gaumeri* Greenm.): "nabrek" ksilemskih trakov pri prehodu preko pasov aksialnega parenhima

Figure 10: *Ya'axnik* (*Vitex gaumeri* Greenm.): "swelling" of xylem rays passing bands of axial parenchyma

Manjše dimenzije traheid v lesu iglavcev, ki nastane po ranitvi, utegnejo biti posledica povečanega ritma delitev vretenastih kambijevih inicialk po ranitvi. PHILIPSON in BUTTERFIELD (1967) sta opazovala negativno korelacijo med frekvenco psevdotransverzalnih delitev kambijevih vretenastih inicialk in njihovih dimenzij. Močna deorientacija ksilemskega (in floemskega) tkiva, kot jo opazujemo takoj ali nekoliko kasneje po formiranju barijerne cone ali v skorjinih "jezikih", je lahko pasivnega izvora zaradi sproščanja tangencialnih napetosti ali pa aktivnega izvora. Tako je po HEINOWICZu (1967) sprememba usmerjenosti rasti približno proporcionalna s kvadratom frekvence psevdotransverzalnih delitev, če potekajo vse v isti smeri.

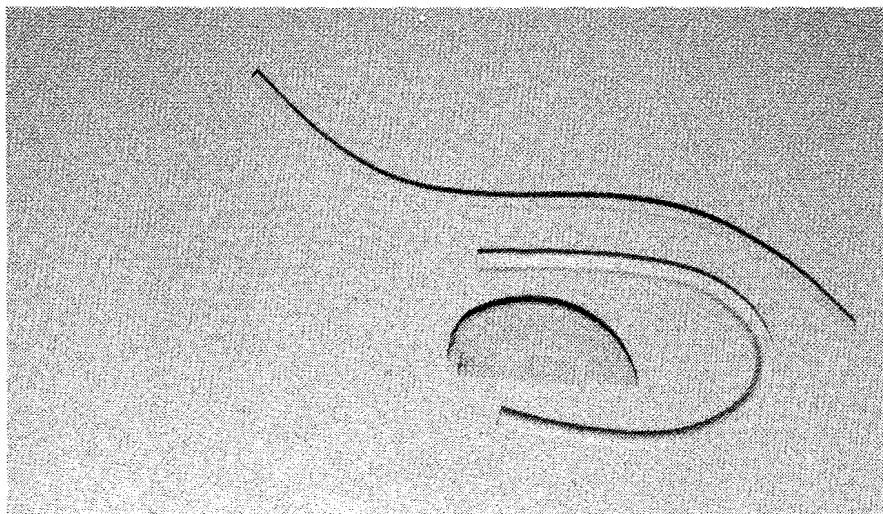
Les, ki nastane po ranitvi, ima vsaj pri bukvi v svežem ali namočenem stanju zaradi strukturnih in kemičnih posebnosti močno znižan elastični modul in ga je mogoče brez težav in okvar plastično preoblikovati (sl. 12). Očitno gre za mehansko povsem drugačen les, ki se zdi pomemben za pojasnitev visokoelastičnega in mehanosorptivnega lezenja lesa na splošno.



Slika 11: Lipa (*Tilia cordata* Mill.): kolenčasta razširitev floemskih trakov pri prehodu pasov aksialnega floemskega parenhima

Figure 11: Basswood (Tilia cordata Mill.): knee-formed enlargement (expansion) of phloem rays passing bands of axial phloem parenchyma

Menimo, da drastičnih razlik med zdravim lesom, ki je nastal po ranitvi in bolj ali manj spremenjenim lesom (diskoloracija, okužba, razkroj), ki je nastal pred njo, ni mogoče pripisati le domnevnemu ločevalnemu učinku (praviloma le na neposredno okolico rane omejene) barierne cone in strukturnim razlikam, temveč domnevno tudi doslej neznan anatomski in fiziološki avtonomiji lesa, nastalega po ranitvi. Tkivo, ki je bilo ob ranitvi izpostavljeno aeraciji, se dehidrira in izgubi prevodno funkcijo (prim. LIESE & DUJESIEFKEN 1988). Kasneje doživi različne abiotske (diskoloracije) in biotske (diskoloracije in razkroj) spremembe, ki pa so zaradi domnevne avtonomije omejene na tkiva, nastala pred ranitvijo. Proces se lahko konča s po-



Slika 12: Bukev (*Fagus silvatica* L.): mehanske lastnosti lesa nastalega po poškodbi
 Figure 12: Beech (*Fagus silvatica* L.): mechanical properties of wood formed after wounding

polno izvotlitvijo debla. Nasploh je avtonomija letnih prirastkov temelj prislovnični dolgoživosti lesnatih rastlin. Najbolj aktivni deli drevesa (listi, sistem drobnih korenin in povezujoče prevodno ksilemsko in floemsko tkivo, kambij), od katerih sta odvisna življenje in preživetje drevesa, se normalno obnove vsako leto. Ranjeno drevo se potemtakem vsaj v okolici ran lahko "odreče" starejših tkiv.

Tudi sami lahko zaključimo, da zelo popularnega akronima CODIT ni treba spreminjati, temveč le razširiti njegov pomen oz. pomen črke D, ki naj po smiselnem vrstnem redu pomeni desikacijo, dehidracijo, disfunkcijo in slednjič razkroj (decay).

4 POVZETEK

Zastoj in spremenjena diferenciacija, parenhimatizacija ("nabrekanje", razcep in nastanek novih trakov pa tudi nastanek ranitvenih smolnih kanalov pri iglavcih) zaradi sprostitve rastijskih napetosti v skorji in lesu, razvrstitev vlaken v radialnih nizih zaradi izostanka apikalne intruzivne rasti (dvokaličnice) in suberizacija so glavne značilnosti barijerne cone (CODIT — stena 4).

Za les, ki je nastal po ranitvi, je značilen večji delež trakov, prehod v juvenilno stanje (golosemenke) in odklon rasti (prečni prerezi imajo videz radialnih). Pri bukvi

(*Fagus silvatica* L.) sta bili opaženi zmanjšana lignifikacija in temeljita sprememba mehanskih lastnosti (plastifikacija).

Obstajajo vzporednice med nastankom barierne cone in lesom, ki je nastal po ranitvi, in procesi v skorjinih jeziki oddvojenih od debla, kar kaže, da je tlak v kambijeви coni pomemben dejavnik diferenciacije kambijevih produktov.

Očitna razlika med zdravim tkivom, nastalim po ranitvi in zaradi izsuševanja, obarvanj in razkroja spremenjenim tkivom, starejšim od trenutka poškodovanja, ni nujno posledica prisotnosti zaščitne barierne cone, omejene večinoma le na neposredno okolice rane. Lahko je rezultat še neznanih, vendar bolj univerzalnih ločevalnih anatomskih in kemičnih dejavnikov ali pa zgolj odraz anatomske in fiziološke neodvisnosti lesa, ki nastaja po ranitvi.

Predlaga se, da se obdrži popularni akronim CODIT, le pomen črke D naj se razširi s hkratnimi pomeni desikacija, dehidracija, disfunkcija in slednjič decay = razkroj.

5 SUMMARY

“Fossilization“, change in differentiation, parenchymatization (“swelling“, splitting and formation of new rays, also including formation of traumatic resin canals in gymnosperms) due to the release of bark and wood growth stresses, orientation of fibers in radial rows resulting from the absence of the apical intrusive growth (dycotyledons) and suberization are the main characteristics of the barrier zone (CODIT, wall 4).

The wood formed after wounding is characterized by a greater portion of ray tissue, reverse to juvenile condition (gymnosperms) and deorientation (cross-section resembles radial section). In beech (*Fagus silvatica* L.) the reduction of lignification and drastic alteration of mechanical properties (plastification) was observed.

There exist parallels between the wood formed after wounding and wood formed in bark stripes detached from the stem indicating that pressure in the cambial zone is important in controlling differentiation of the cambial products.

The obvious difference between the sound wood formed after wounding and altered wood (dehydration, disfunction, discolouration, decay) formed before wounding is not necessarily based on the presence of the usually very localized protecting barrier zone with the described characteristics. It may be due to the yet unknown but more universal anatomical and chemical segregating factors or the result of the anatomical and physiological autonomy of wood formed after wounding.

It is proposed that the popular acronym CODIT may be retained merely the meaning of the D should be expanded: desiccation, dehydration, disfunction and finally decay.

6 REFERENCE

- ARCHER, R.R. 1986. *Growth Stresses and Strains in Trees*. Springer Verlag Berlin Heidelberg New York, 240 str.
- BOSSHARD, H.H. 1974. *Holzkunde*, vol. 1, Bürghauser Verlag Basel, 224 str.
- BROWN, C.L. 1964. The influence of external pressure on the differentiation of cells and tissues cultured in vitro. V: The Formation of Wood in Forest Trees, izd. M.H. Zimmermann: 389—404. Academic Press, New York, London.
- BROWN, C.L. & K. SAX 1962. The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. *American Journal of Botany* 49: 683—691.
- DENNE, M.P. 1977. Some effects of wounding on tracheid differentiation in *Picea sitchensis*. *IAWA Bull. n.s.* 3: 49—50.
- FAHN, A. 1974. *Plant anatomy*, 2. izd. Pergamon Press, 611 str.
- HEJNOWICZ, Z. 1967a. Interrelationship between mean length rate of intrusive elongation frequency on anticlinal divisions and survival of fusiform initials in cambium. *Acta. Soc. Bot. Pol.* 36: 367—378.
- HEJNOWICZ, Z. 1967b. Changes in anatomy and physiology of the cambium as related to spiral grain development. *Proc. IUFRO 14. Congr. München IX sect.* 41: 352—362.
- LIESE, W. & D. DUJESIEFKEN. 1988. Reaktionen von Bäumen auf Verletzungen. *Das Gartenamt* 37: 463—440.
- PEARCE R.B. 1982. A mechanism for compartmentalization in oak *Arboricultural Journal* 6: 277—285.
- PHILIPSON, W.R. & B.G. Buterfield. 1967. A theory on the causes of size variation in wood elements. *Phytomorphology* 17: 155—159.
- SANIO, C. 1863. Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. *Bot.Ztg. (Leipzig)* 21: 85—128.
- SHARPLES, A. & H. GUNNERY. 1933. Callus formation in *Hibiscus Rosa-sinesis* L. and *Hevea brasiliensis* Muell. *Arg. Ann. Bot.* 47: 827—839.
- SHIGO, A.L. & E.H. LARSON. 1969. A photo guide to the patterns of discoloration and decay in living northern hardwood trees. *U.S. Dep. Agric. For. Serv. Res. Pap. NE-127*, 100 str.
- SHIGO, A.L. & H. MARX. 1977. Compartmentalization of decay in trees. *USDA For. Serv. Agric. Inform. Bull. No. 405*, 73 str.
- SHIGO, A.L. 1986. *A new tree biology*. Shigo and Trees. Associates, New Hampshire, 595 str.
- SÜSS, H. & W.R. MÜLLER-STOLL. 1970. Änderungen der Zellgrößen und des Anteils der Holzelemente in zerstreutporigen Hölzern innerhalb einer Zuwachperiode. *Holz Roh-Werkstoff* 28: 309—317.