

UDK: 630*811.52:174.7 (*Abies alba* Mill.)

Mokro srce pri jelki (*Abies alba* Mill.)

Wetheart in silver fir (*Abies alba* Mill.)

avtorji **Niko TORELLI**, Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
Željko GORIŠEK, BF, Odd. za lesarstvo, Rožna dolina C.VIII/34, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
Primož OVEN, BF, Odd. za lesarstvo, Rožna dolina C.VIII/34, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
Maks MERELA, BF, Odd. za lesarstvo, Rožna dolina C.VIII/34, SI-1000 Ljubljana, Slovenija

izvleček/Abstract

Prikazan je pregled pojava mokrega srca pri navadni jelki. Razprava o etiologiji suhe cone, ki obdaja "patološko" mokro srce in njeni možni vlogi pri kompartmentalizaciji patološke mokrine in avtorevitalizaciji jelke. Opis učinkov staranja, rasti, tvorbe mokrega srca, rastnih defektov in ranitev na kvaliteto lesa in njegovo predelavo.

A review of the occurrence of the wetheart in the silver fir is presented. The etiology of the dry zone surrounding "pathological" wetwood and its possible role in the compartmentalisation of the pathological wetwood and resulting autorevitalisation of the silver fir is discussed. Effects of aging, growth characteristics, formation of wetheart, growth-related defects and wounding are described and their influence on the wood quality and processing evaluated.

Ključne besede: navadna jelka, *Abies alba*, mokro srce, etiologija, lesne lastnosti

Keywords: silver fir, *Abies alba*, wet heart, etiology, wood properties

** Iskreno se zahvaljujemo sodelavcem Gozdnega gospodarstva Postojna pri meritvah poseku in transportu testnih dreves.

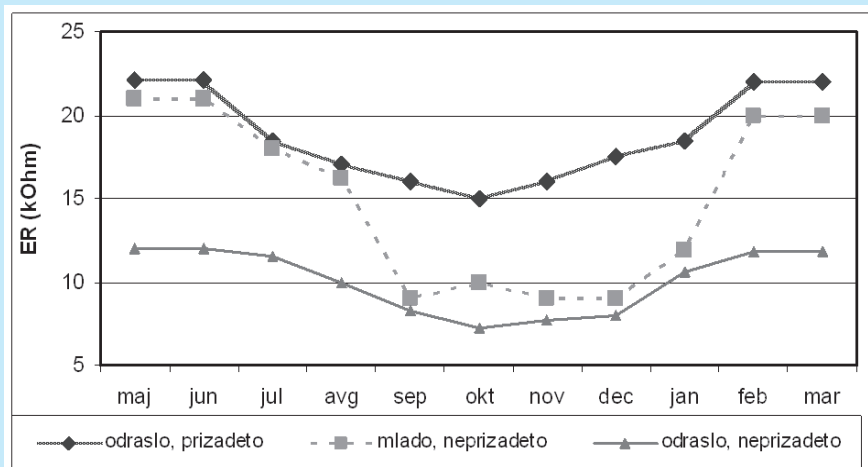
V zgodnjih osemdesetih letih prejšnjega stoletja nas je presenetilo dramatično propadanje gozdov neslutene razsežnosti (angl. *forest decline*, nem. *Waldsterben*). Najhitreje je ginevala jelka (angl. *silver fir dieback*, nem. *Tannensterben*). Po podatkih Gozdarskega inštituta Slovenije je bilo v Sloveniji 1985 (vsaj navidezno) zdravih le še 6,1 % jelk, "umiralo" pa jih je kar 46,7%! Javnost je bila zaskrbljena. Kot odziv na propadanje gozdov so v okviru Konvencije UNECE CLRTAP (United Nations - Economic Commission for Europe Convention on Long-Range Transboundary Air Pollution) 1985 zasnovali Mednarodni program sodelovanja za oceno in spremljanje učinkov onesnaženega zraka na gozdove (ICP Forests). 1986 se je EU odzvala s Shemo za zaščito gozdov pred onesnaženim zrakom in 2003 še s shemo Forest Focus, ki je članice EU zakonsko obvezala k monitorskim aktivnostim na področju zaščite pred atmosfersko polucijo. Pri tem sledimo ciljem in resolucijam Ministrske konference za varovanje gozdov v Evropi (MCPFE, 1990, 1993, 1998, 2003).

Tako spremljamo stanje gozdnih ekosistemov v Evropi na sistemski mreži 16x16 km s pribl. 6000 ploskvami ("nivo I") in zelo podrobno na pribl. 860 stalnih ploskvah za intenzivni monitoring, od tega v Sloveniji na enajstih ("nivo II"). Monitorsko dejavnost v Sloveniji

izvaja Gozdarski inštitut Slovenije v okviru Javne gozdarske službe Ministrstva za kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano v sodelovanju z Zavodom za gozdove in ARSO.

Katedra za tehnologijo lesa Odd. za lesarstvo BF je izvajala zelo obsežne bioelektrične, dendrokronološke oz. prirastne in fenološke raziskave stanja in preživetvenih možnosti slovenske kraške jelke na več sto testnih drevesih (slika 1) (npr. Torelli et al. 1986, Torelli & Križaj 1991, Torelli et al. 1992, Čufar et al. 1994, Torelli & Čufar 1994, Križaj et al. 1994, Čufar et al. 1995, Torelli et al. 1995, Oven et al. 1995, Križaj & Štupar 1996, Torelli et al. 1999).

Hkrati smo proučevali učinke mehanskih poškodovanj na ksilogenezo (npr. Torelli et al. 1990, Torelli 1995). Tedaj nas je bolj zanimalo zdravje dreves in njihove preživetvene možnosti, manj pa les. Kljub temu ni bilo težko zaznati tesne zveze med stanjem drevesa in lesom oz. njegovo kvaliteto. Po obsežnih "sanitarnih" sečnjah se zdi, kot da se bo jelka opomogla. Mestoma opazamo celo izrazito revitalizacijo, ki se kaže v povečanem višinskem prirastku ("pikača"!). Rabo jelovine omejuje mokro srce in močna nagnjenost lesa k pokanju. Pogostnost in intenziteta se s starostjo, dimenzijami in poškodovanostjo kritično stopnjujeta.



□ Slika 1. Sezonski potek kambijeve električne upornosti (ER) v prsni višini pri odrasli prizadeti jelki, odrasli neprizadeti in mlajši neprizadeti jelki. Sezonske razlike so izrazitejše in vrednosti nižji pri odraslih neprizadetih jelkah. Za mlajša zdrava drevesa so značilne višje vrednosti (tanjša živa skorja!), vendar z izrazito sezonsko variacijo. (Risba po Torelli et al. 1996)

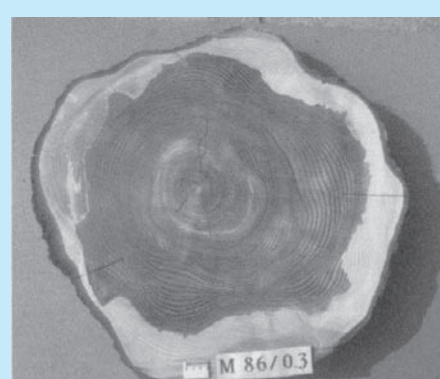
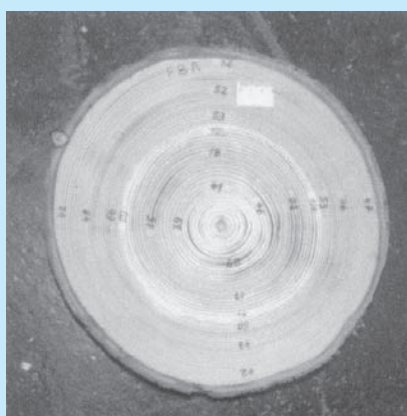
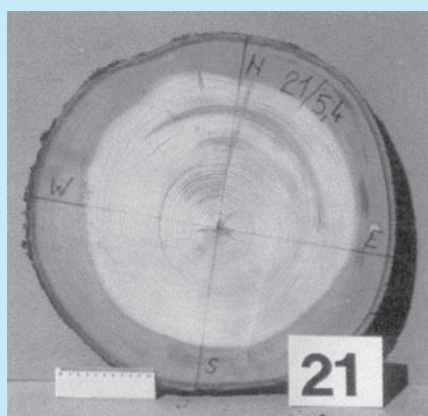
Jelka ima, podobno kot smreka, neobarvano, zelo suho jedrovino ($U \approx 30-40\%$) in zelo vlažno beljavo (U do 200%), zato ju takoj po poseku zlahka razlikujemo. Po sušenju razlike skoraj povsem izginejo. Nejasen status debelne sredice se kaže tudi pri razvoju terminologije. V prvi izdaji avtoritativnega Holz-Lexikon-a (1962) so jelko, skupaj s smreko, bukvijo in lipo, uvrstili med "zrelince" (nem. *Reifholzbäume*, angl. *ripewood tree*). Frey-Wyssling in

Bosshard (1959) sta pri jelki in drugih vrstah z večajočo se razdaljo od kambija zabeležila ireverzibilne citološke spremembe, ki so imele za posledico degradacijo protoplazme in disorganizacijo celičnega oksidacijskega sistema. Huggentobler (1965) je jasno dokazal obstoj jedrovine pri "beljavcih" (nem. *Splint-hölzer*, angl. *sapwood trees*). Kasneje je Bosshard (1966, 1967) predlagal spremembo konvencionalne terminologije in označil jelko prvič kot "drevo s svetlo

jedrovino". V tem kontekstu je Bosshard (1985) logično zaključil, da svetla barva debelne sredice nikakor ne pomeni odsotnosti jedrovinskih snovi. V resnici jedrovinske snovi pri mnogih drevesnih vrstah niso obarvane. Parameswaran in Bauch (1975) sta proučevala razvoj in lokacijo fenolnih spojin v beljavi in jedrovini jelke. Bauch et al. (1975) so proučevali jelovo moko srce in na podlagi mikroskopskih preiskav, vsebnosti sladkorjev in respiracijske aktivnosti zaključili, da jelka tvori normalno, resda neobarvano, jedrovino. Klein et al. (1979) je izrecno poudaril, da jelka "izpolnjuje" bistvene ojedritvene kriterije. (Holz-Lexikon iz l. 1986 že označuje jelko kot vrsto s svetlo jedrovino) (slika 2).

V procesu transformacije beljave v jedrovino nizkomolekularne jedrovinske snovi penetrirajo v celično steno in tako zmanjšujejo prostor za higroskopsko (vezano) vodo. Posledica je nižja ravnovesna vlažnost in točka nasičenja celičnih sten jedrovine v primerjavi z beljavo. S sorpcijskimi metodami je tako mogoče fizikalno dokazati prisotnost jedrovine (prim. Torelli et al. 2005 neobj.).

Z jelovim mokrim srcem/mokrino (nem. *Naßkern*, angl. *wetwood/wetheart*) označujemo: (a) diskolorirano mokrino pravilne oblike obdane s suho



□ Slika 2. Navadna jelka (*Abies alba* Mill.): (a) svež prerez debla z zelo vlažno beljavo in suho neobarvano jedrovino; (b) starejši prerez z rjavo obarvanim "normalnim" mokrim srcem na lokaciji neobarvane jedrovine in značilno suho cono; (c) zelo vlažno, intenzivno obarvano "patološko" moko srce, ki ga mestoma obdaja suha cona. (orig.)

cono na lokaciji neobarvane jedrovine (“normalno” mokro srce, slika 2b) in (b) mokrino, ki se iz jedrovine jezika-sto širi v beljavo (“patološko” mokro srce, slika 2c) (prim. Schuck 1982). Normalno mokro srce je večinoma povezano z mrtvimi vejami, medtem, ko je izvor patološkega srca v koreninah, odkoder se širi navzgor po deblu. Je spremenljive barve in se pojavlja tudi v majhnih žepih v beljavi (prim. Schuck et al. 1980). Mokro srce skupaj z močno nagnjenostjo k pokanju lesa predstavlja najhujši specifični napaki jelovine, ki kritično zmanjšujeta vrednost lesa in donosnost jelovih gozdov. Etiologija in ekologija mokrega srca nista zadovoljivo raziskani. Pojav in obseg mokrega srca načelno narašča s starostjo in/ali drevesnimi dimenzijami ter poškodovanostjo (sliki 2, 3). Mokro srce se ne pojavlja samo pri jelki. V izraziti obliki obstaja npr. pri topolu (“rjavo srce”) in brestu, pa tudi “rdeče srce” pri bukvi ima največkrat zvišano vlažnost in nizkomolekulske maščobne kisline, kar kaže na kolonizacijo z anaerobnimi bakterijami, vendar je bila pri njegovem poimenovanju odločilna njegova rdeča obarvanost. (Walter 1993a, b).

Povišana vlažnost mokrega srca naj bi bila posledica bakterijske okužbe, vendar ni povsem jasno ali je okužba vzrok nastanka mokrega srca ali le njena posledica. Ward in Zeikus (1980) ter Schink in Ward (1984) so raziskovali vlogo in aktivnost bakterij pri nastanku mokrega srca. Bakterije lahko prodro v drevo skozi poškodovane korenine, deblo ali krošnjo. V sprva suho jedrovino, ki vsebuje nekaj kisika, se naselijo najprej aerobne bakterije (*Pseudomonas*), kasneje semiaerobne (*Erwinia*, *Enterobacter*) in slednjič anaerobne (*Clostridium*, *Corynebacterium*, *Methanobacterium*) (prim. Brill et al. 1981) Takšno zaporedje je posledica spremenjajočega se okolja v deblu, ko bakterije

druga drugi pripravljajo življenjsko okolje. Ob tem se spreminja tudi vlažnost lesa in predvsem kislost kapilarne (proste) vode v lesu. Vendar bakterij ne najdemo le v mokrem srcu, temveč tudi v beljavi in suhi jedrovini. Pri balzamski jelki (*Abies balsamea*), ki ima prav tako izrazito mokro srce kot navadna jelka, so v beljavi, mokrem srcu in suhi jedrovini izolirali številne bakterije. Od teh so bile le tri vrste vezane izključno na mokro srce, vendar so jih izolirali le v nekaj primerih (Jeremic et al. 2004). Pomeni, da morda ni vzročne povezave med bakterijsko aktivnostjo in tvorbo mokrine? Ishii in Fukazawa (1987) iz analize organskih snovi v ekspresatu beljave in mokrega srca sahalinske jelke (*Abies sahalinensis*) sklepata, da bakterijska aktivnost vsaj v začetni fazi ni glavni vzrok za nastanek mokrega srca.

Pri patološkem mokrem srcu so najverjetneje udeležene tudi štorovka (*Armillaria* sp.) in zlasti rdeča trohnoba (*Heterobasidion* sp. (= *Fomes annosus*)) (Schuck et al. 1980, Coutts in Risbeth 1977). Infekcija poteka prek debelejših korenin, ki so zlasti pri jelki pogosto povezane s koreninami sosednjih dreves (koreninska fuzija!).

Neugledna sivorjava obarvanost mokrega srca je rezultat oksidacije fenolnih snov, ki nastajajo pri bakterijskem razkroju. Značilen neprijeten vonj (zlasti patološkega) mokrega srca je prav tako posledica delovanja bakterij oz. nastajanja maslene, mlečne, propionske in očetne kisline (in metana). Les mokrega srca praviloma ni mehansko oslabiljen, vendar je med hidrotermično obdelavo močno podvržen kolapsu, pokanju in veženju. Čas sušenja mokrega srca je zaradi zmanjšane permeabilnosti in difuzivnosti (?) daljši. Značilna je tudi pogosta kolesivost, ki je verjetno posledica delovanja bakterij na srednjo lamelo, morda v povezavi z radialnimi rastnimi nateznimi napetostmi. Tudi parenhimatizacija (“barierna cona”) na

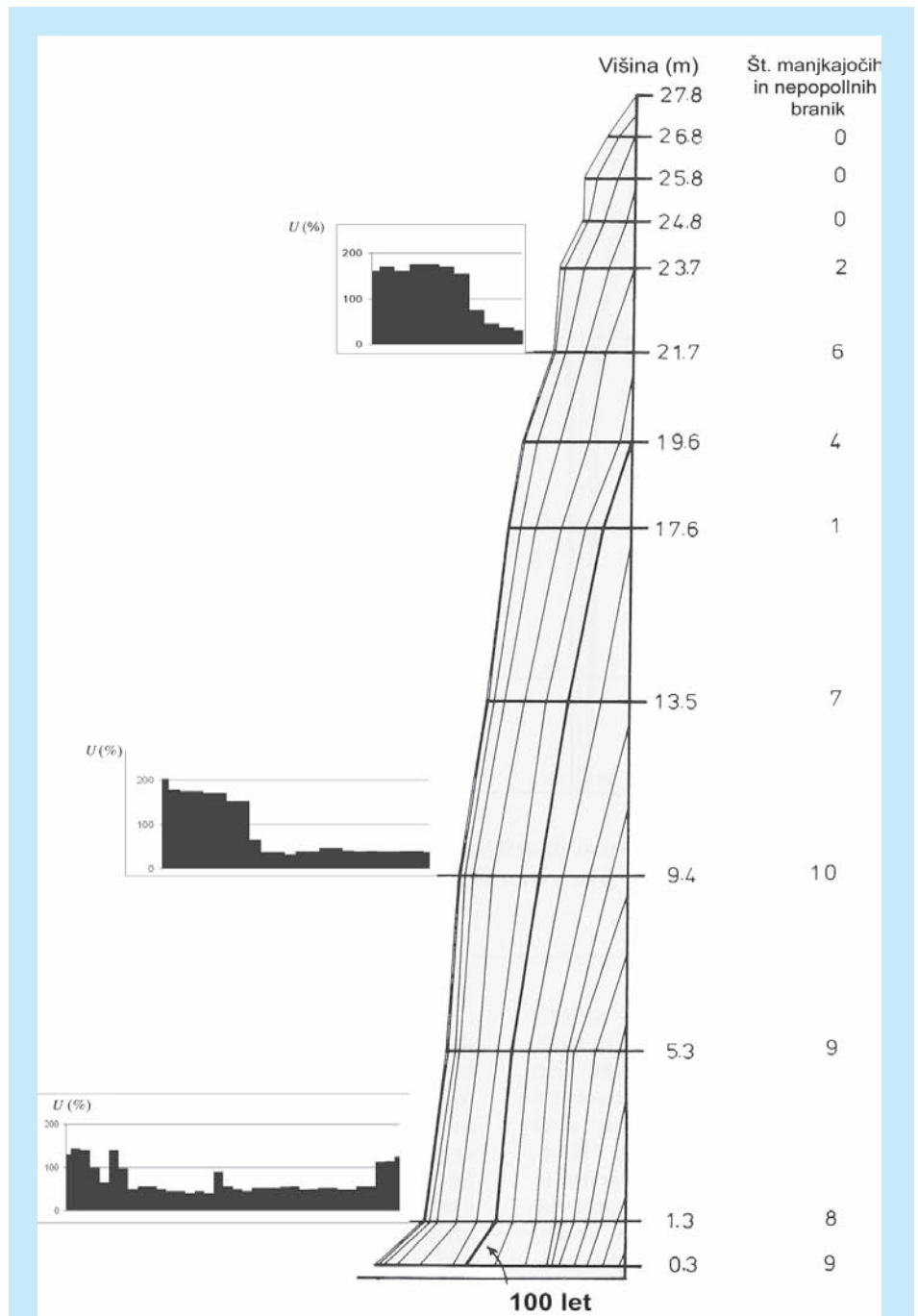
obodu ran, tudi najmanjših npr. zaradi insektov, predstavlja šibko mesto od koder se lahko razširi krožna razpoka (slika 3, slika 4).

Coutts in Risbeth (1977) menita, da je transport vode iz beljave v mokrino posledica dokazane razlike v ozmotskem tlaku med beljavo in mokrino, v kateri se kopičijo metaboliti. Transport vode se vrši preko vmesne suhe cone – plast traheid, blokiranih s plinskimi mehurčki-, ki pa jih premoščajo žive parenhimske celice. Avtorja domnevata, da utegne biti proces odvisen od fiziološke aktivnosti drevesa. Mokrina se ni razvila pri blokadi floema, niti pri izoliranih debelnih segmentih. Opazovala sta tudi, da mokrina nastaja najhitreje pri drevesih z bujno rastjo in v času intenzivnega metabolizma. Umetna blokada floema utegne imeti enak učinek kot skromen dotok fotosintatov in rastnih substanc v pešajočih drevesih. Tudi naše raziskave potrjujejo, da mokro srce ni bilo prisotno ali je bilo le šibko razvito pri drevesih v zadnji fazi propadanja z izrazito prirastno depresijo in manjkajočimi branikami na bazi drevesa. (sl. Torelli et al 1986). Po Brillu et al. (1981) bi lahko bila povišana vlažnost v mokrem srcu posledica prisotnosti bakterijske sluzi in metabolitov ter kopičenja kationov, ki znižujejo ozmotski potencial kapilarne vode. Murdoch et al. 1987 menijo, da razlika v ozmotskem potencialu predstavlja transportni mehanizem za premeščanje vode iz beljave v mokro srce pri brestu in jelki. Torelli et al. (1986) so eksperimentalno dokazali ozmotski transport vode iz beljave v mokro srce preko suhe cone kot semipermeabilne membrane. V posebni napravi so ekspresat mokrega srca in beljave ločili s suho cono na kateri je bila tanka plast mokrega srca. V več eksperimentih so zabeležili šibek ozmotski transport iz beljavnega ekspresata v ekspresat mokrega srca. Pri nekaj ponovitvah je suha cona ostala suha. Ishii in Fukazawa

(1987) sta prav tako ugotovila, da je ozmotski potencial ekspresata mokrine mnogo nižji od ekspresata beljave.

Glede etiologije in vloge suhe cone, ki pogosto obdaja mokrino, so mnenja deljena: (Coutts 1976, 1977, Coutts in Risbeth 1977, Torelli et al. 1986). Coutts (1976) je opazoval nastanek suhe cone pri koniferah kot odziv na infekcijo s *Heterobasidion annosum*. Posledica naj bi bila razkroj pikenjskih membran in celičnih sten. V inokuliranih deblih *Abies grandis* je Coutts opazil dehidracijo tudi daleč stran od inficiranega mesta, še posebej v občutljivem notranjem delu beljave. Zaključil je, da je morda neka neinficirana substanca, ki je difundirala iz inficiranega predela, delovala na žive parenhimske celice in v traheidah sprožila zamenjavo vode s plini. Suhe cone v beljavi so nastale tudi po injeciranju razredčenih toksičnih kemikalij (Coutts 1977). Pri tem naj bi substance, ki so pri tem nastale ali se izločile iz umirajočih parenhimskih celic, sprožile plinsko embolijo v napetih (tenzija) vodnih stolpcih. V nadaljnjem eksperimentu je Couttsu in Risbethu (1977) z injeciranjem živosrebrnega klorida uspelo v beljavi živih jelk inducirati dehidracijo in nato nastanek mokrine.

Menim, da je lahko nastanek suhe cone povsem homeostatske narave, t.j. posledica uravnovešane opuščenja notranjega dela beljave zaradi priraščanja debela ob sicer nespremenjeni velikosti listne površine. Dokazana je zveza med površino beljave v prsni višini in količino iglic (npr. Gruber 1995). Dehidracija utegne biti predstopnja ojedritve. Podobnega, povsem abiotskega izvora, bi utegnila biti tudi suha cona, ki obkroža rdeče srce pri bukvi (prim. Torelli 1984). Pri tem bi bilo treba preveriti morebiten sezonski obstoj suhe cone. Bakterijska okužba naj bi se pri "normalnem" mokrem srcu izvršila skozi odmrle (suhe) veje, nakar naj bi na-

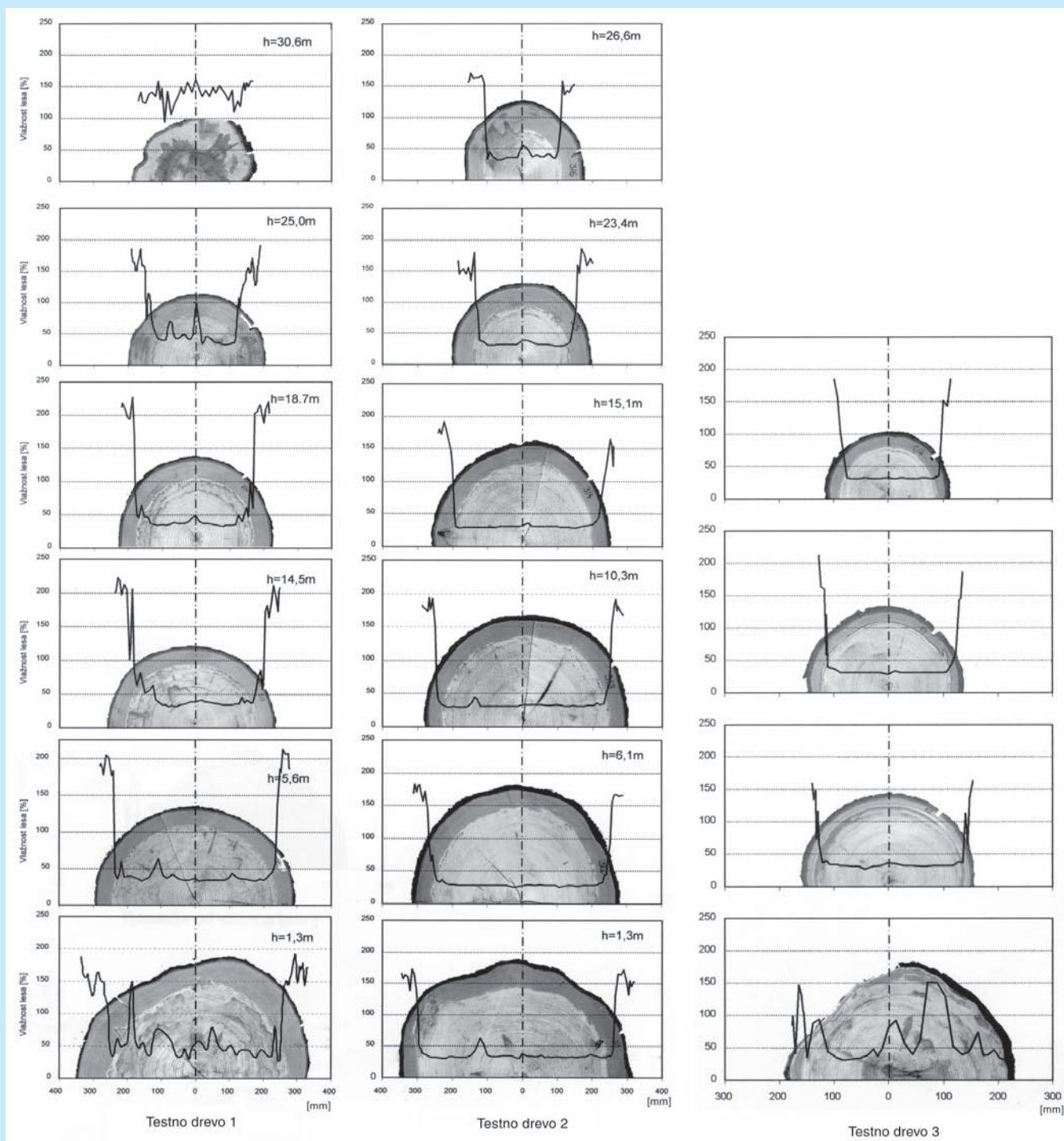


□ Slika 3. Navadna jelka (*Abies alba* Mill.): Lesna vlažnost in izpad letnih prirastnih plaščev v spodnjem delu debela pri prizadetem drevesu (risba po Torelli et al. 1986)

predovala bazipetalno, pri "patološkem" mokrem srcu pa skozi poškodovan koreninski sistem in akropetalno. O vzrokih polucijskega poškodovanja koreninskega sistema obstaja več hipotez (glej npr. Schütt 1981). Patološko mokro srce, ki prodira v beljavo in ki zmanjšuje prevodni presek beljave, naj bi oviralo transport vode v krošnje in

povzročilo odmiranje krošnje in drevesa (prim. npr. Brill et al. 1981, Bauch et al. 1979, Schütt 1981, 1994).

V tem kontekstu je zanimiva povezava "patološkega" mokrega srca s pešanjem terminalne rasti pri mlajših jelkah, ki ima za posledico nastanek vertikalno zbite krošnje ("štorkljino gnezdo")



□ Slika 4. Navadna jelka (*Abies alba* Mill.): Snežnik, testna drevesa 1, 2, 3. Prečni prerezi z vlažnostnimi profili na več debelnih nivojih. (orig.).

(Schütt 1994). (Pri starih jelkah je štor-
kljino gnezdo povsem normalen pojav!).
Pri mlajših jelkah naj bi bilo “štor-
kljino gnezdo” patogene narave, katerega na-
stanek sprožijo motnje v presnovnem in
vodoprovodnem sistemu drevesa. Pri
tem avtor povezuje depresijo višinske

rasti, tj. “štor-
kljino gnezdo”, z motnjami
v prevajalnem sistemu kot ga predstavlja
patološko mokro srce. Le-to vse bolj
zmanjšuje prevodni presek beljave. Po-
sledica je odmrtnje drevesa. Anomavno
moko srce pa naj vselej ne bi bilo usodno
za preživetje drevesa. Moko srce lahko

obda suha cona in ga kompartmentali-
zira (omeji). Tédaj se lahko drevo “avto-
revitalizira” in raste naprej povsem nor-
malno. Terminalna rast se okrepi in
krošnja zadobi obliko “pikače” (Meister
1998) (pikača nem. “*Pickelhaube*” -
pruska čalada s konico). V novejšem ob-

dobju tu in tam res opažamo “avtorevitalizacijo” manj poškodovanih jelk (prim. npr. Grade 1998, Meister 1998, Henkel 2000), vendar ni dokazov za omenjeno hipotezo.

Ideja kompartmentalizacije s suho cono je nenavadna. Sam se s to tezo ne strinjam, kajti prodiranje mokrega srca sproži homeostazno povečanje prirastka in s tem povečanje beljave! Vsekakor ne bi smeli izključiti povsem naravnega odmiranja debelejših starejših korenin brez učinkovite smolne zaščite v jedrovini in “naravne” okužbe ne preveč trajne jedrovine.

Preživetje jelke in kvaliteto jelovine je treba vselej obravnavati v kontekstu staranja. Staranje obsega širok spekter pasivnih ali nereguliranih degenerativnih procesov, ki jih sprožajo predvsem zunanji dejavniki, tj. vsakršna poškodovanja in škodljivi vplivi (“*wear and tear*”), ki se kopičijo s časom (prim. Torelli 2004). Za razliko od senescence, ki je končna faza nekega razvoja, staranje ni razvojni proces. Staranje samo po sebi nujno ne povzroči smrti, zmanjšuje pa odpornost do stresa in tudi sicer povečuje verjetnost smrti (Nooden 1988a).

Staranje je mnogo bolj postopen proces, v katerem se poškodbe, ki jih povzročijo zunanji dejavniki, kopičijo s časom, dokler organizem ne odmre. Ni še povsem jasno, ali se starajo tudi meristemi, vendar če se, se starajo oz. spreminjajo zelo počasi. Njim lahko pripišemo spektakularno starost nekaterih dreves, vendar ne bi bilo korektno, če bi zaslugo za to pripisali le meristemom. (Nooden in Thompson 1985).

Starajo se tudi parenhimske celice v beljavi, dokler se v prehodni coni ne sproži ojedritev, ki je oblika senescence. K starostnim spremembam bi lahko prišteli še otiljenje trahej pri listavcih, kjer so udeležene žive parenhimske celice in pasivno aspiracijo obokanih pikenj zaradi dehidracije pri iglavcih. V kolikor

pa sta otiljenje in aspiracija del ojedritve in ne zgolj posledica dehidracije, bi ju lahko uvrstili med senescenčne pojave.

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

K staranju drevja prispevajo številni vzroki, npr.:

1. Splošno usihanje meristemske (delitvene) aktivnosti in obnove asimilacijskih organov. Pri tem še vedno ni jasno, ali se meristemi starajo ali postanejo manj aktivni preprosto zaradi drugih sprememb v (celotni) rastlini (Wangermann 1965). Vsekakor zanjšanje vegetativne rasti prispeva k pešanju celotne rastline. Kloni preživijo, ker lahko obnovijo ali nadomestijo posamezne dele, še posebej asimilacijske organe.
2. Prehranjevalni (nutricijski) problemi. Fotosintezna učinkovitost listja starejšega drevja je manjša. S starostjo se povečuje delež fotosintatov za respiracijo. Npr. 25-letna bukev uporabi za respiracijo 40 % vseh fotosintatov, 85-letna pa že 50 % (Möller et al. 1954). V takšnih razmerah se povečuje “respiracijsko breme”.
3. Razmerje med aktivnim vaskularnim tkivom in fotosinteznim

tkivom v listih starejših rastlin se zmanjšuje (Crocker iz Nooden 1988a).

4. Pojav napredujoče kavitacije in embolije v trahearnih elementih ksilema. Pri višji starosti, ko prirastek usiha ali celo izostane (na bazi drevesa!), je disfunkcija obstoječega ksilema večja od njegove obnove. To otežuje transport mineralnih hranil, citokininov in drugih koreninskih metabolitov v poganjke.
5. Transportne razdalje se z rastjo povečujejo, kar dodatno otežuje pretok v beljavi.
6. Povečano število popkov povečuje njihovo medsebojno kompeticijo.
7. Slabljenje energijsko potratne kompartmentalizacije kot obrambnega mehanizma pred kolonizacijo mikroorganizmov.
8. Pojav odlomljenih vej. Če ni prišlo do “naravnega” odloma s predhodnim nastankom zaščitne cone (listavci) oz. intenzivnega zasmoljenja na bazi vej (iglavci), predstavljajo odlomljene veje “odprta vrata” za okužbo lesa in mehansko slabitev drevesa.

Senescenčni pojavi v celicah, tkivih in organih so dokaj kratkotrajni. Pri drevesu kot odprtem generirajočem sistemu se sčasoma vse bolj uveljavljajo starostni procesi. Dolgoživost organizma je fenotip, ki nastane z interakcijo med genetskim potencialom organizma (genotip) in njegovim okoljem. (Arking 1998). Jelka dosega praviloma visoke starosti in velike dimenzije, zato so simptomi staranja močno izraženi in vplivajo na kvaliteto lesa. Mokro srce lahko štejemo med starostne fenomene. Vsekakor bo treba v gospodarskem gozdu, ki je namenjen predvsem pridobivanju lesa, jelke sekati pri nižji starosti. To nikakor ne bo ogrozilo sonaravnega, trajnostnega gospodarjenja z gozdovi niti v kontekstu Nature 2000 ne. □

literatura

1. **Arking, R. 1998.** Biology of aging. Sinauer Associates, Inc. Publ, Sunderland, Massachusetts USA.
2. **Bauch, J., Höll, W., Endeward, R. 1975.** Some aspects of wetwood formation in fir. *Holzforchung* 29(6):198-205.
3. **Bauch, J., Klein, P., Frühwald, A., Brill, H. 1979.** Alterations of wood characteristics in *Abies alba* Mill. due to "fir-dying" and considerations concerning its origin. *European Journal of Forest Pathology* 9(6):321-331.
4. **Brill, H., Bock, E., Bauch, J. 1981.** Über die Bedeutung von Mikroorganismen im Holz von *Abies alba* Mill. für Tannensterben. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 100 (3-4): 195-206.
5. **Bosshard, H.H. 1966.** Notes on the biology of the heartwood formation. *News Bull. Int. ass. Wood Anatomists* 1:11-14.
6. **Bosshard, H.H. 1967.** Über die fakultative Farbkermbildung. *Holz Roh- Werkstoff* 25:409-416.
7. **Bosshard, H.H. 1985.** *Holzkunde 2. del. Zur biologie, Physik und Chemie des Holzes.* B, Birkhäuser, Basel etc.
8. **Coutts, M.P. 1976.** The formation of dry zones in the sapwood of conifers. I. Induction of drying in standing trees and logs by *Fomes annosus* and extracts of infected wood. *Eur. J. For. Path.* 6:372-381.
9. **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. Path.* 7:6-12
10. **Coutts, M.P., Risbeth, J. 1977.** The formation of wetwood in Grand fir. *Eur. J. For. Path.* 7:13-22.
11. **Čufar, K., Robič, D., Torelli, N., Kermavner, A. 1994.** Blütenbildung unterschiedlich geschädigter Weisstannen in Slowenien. *Forst Holz* 49(2):34-36.
12. **Čufar, K., Robič, D., Torelli, N., Kermavner, A. 1995.** Phenology, occurrence of epicormic branches and reproductive growth on air-polluted silver firs. *Acta pharm.* 45 no. W, suppl. 1:397-381.
13. **Frey-Wyssling, A., Bosshard, H.H. 1959.** Cytology of the ray cells in sapwood and heartwood. *Holzforchung* 13:129-136.
14. **Grade, W. 1998.** Das Naturschutzgebiet "Maienfännig" im Forstamt Kranichfeld. *Das Blatt.* Thüringen Forst. Mitarbeiterinformationen der Thüringer Landesforstverwaltung. *Izd.* 2/1998, 5. let, Juni 1998, Die grünen Seiten, 3/4.
15. **Gruber, F. 1995.** Morphologie der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) II Wurzelverzweigung, Architekturmodell und Kronenanalysen. *Flora* 190:135-153.
16. **Henkel, W. 2000.** Beobachtungen zur Auto-Revitalisierung der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). *Proc. 9th International European Silver Fir Symposium* 12-19. Skopje, Macedonia.
17. **Holz-Lexikon 1962, 1988** 1. in 2. *izd.* DRW-Verlag, Stuttgart.
18. **Hugentobler, U.G. 1965.** Zur cytologie der Kernholzbildung. *Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 110(2):321-342.
19. **Ishii, T., Fukazawa, K. 1987.** Sap constituents and pit closures connected with water penetration in the wetwood of *Abies sachalinensis* Masters. *Research Bulletins of the College Experiment Forests Hokkaido University* 44(4):1277-1305 (daljši angl. povzetek).
20. **Jeremic, D., Cooper, P., Srinivasan, U. 2004.** Comparative analysis of balsam fir wetwood, heartwood, and sapwood. *Can. J. For. Res.* 34:1241-1250.
21. **Klein, P., Bauch, J., Frühwald, A. 1979.** Nasskern-eigenschaften von Tannenholz. *Holz-Zentralblatt* 105, 101:1465-1466.
22. **Križaj, B., Torelli, N., Štupar, J. 1994.** Preliminary research into ion concentration of bark and wood in relation to electrical resistance and tree condition in silver fir. *Ecology and Silviculture of European Silver Fir.* IUFRO WP: S1.01-08, Altenstiegl, Germany: 327-330-
23. **Križaj, B., Štupar, J. 1996.** Potassium in living bark, cambium and wood in relation to electrical resistance and tree condition in Silver fir (*Abies alba* Mill.). *Phyton* 36(3):39-41h
24. **Meister, G. 1998.** Die Tanne št. 14. V: Unser Wald. 3. *izd.* junij 1998:17-20- Schutzgemeinschaft Deutscher Wald (SDW) Bundesverband e.V.
25. **Möller, C.M., Müller, D., Nielsen, J. 1954.** Graphic representation of dry matter production of European beech. *Det. Forstl. Forsogsv. Danmark.* 21:327-335.
26. **Murdoch, C.W., Campana, R.J., Biermann, C.J. 1987.** Physical and chemical properties of wetwood in american elm (*Ulmus americana*). *Canadian Journal of Plant Pathology* 9:20-23.
27. **Noodén, L.D., Thompson, J.E. 1985.** Aging and senescence in plants. V: C.E. Finch, E.L. Schneider (izd), *Handbook of the biology of aging:* 105-127. Van Nostrand Reinhold Company, New York.
28. **Noodén, L.D. 1988a.** Whole plant senescence. V: LD. Noodén, A.C. Leopold (izd), *Senescence and aging in plants* 391-439. Academic Press inc., Harcourt Brace Jovanovich, itd.
29. **Noodén, L.D. 1988b.** Postlude and prospects. V: LD. Noodén, A.C. Leopold (izd), *Senescence and aging in plants* 499-517. Academic Press inc., Harcourt Brace Jovanovich, itd.
30. **Oven, P., Torelli, N., Zupančič, M. 1995.** Anatomy of cambial zone and living bark as related to electrical resistance readings in healthy and affected silver fir (*Abies alba* Mill.). *Acta Pharmaceutica* 2, suppl. 1:375-377
31. **Parameswaran, N., Bauch, J. 1975.** On the origin of phenolic compounds in the wood rays of *Abies alba* Wood Sci technol 9:165-173.
32. **Schink, B., Ward, J.C. 1984.** Microaerobic and anaerobic bacterial activities involved in formation of wetwood and discoloured wood. *IAWA Bulletin n.s.* 5(2):105-109.
33. **Schuck, H.J. 1980.** Schadbild und Ätiologie des Tannensterbens. I. Wichtung der Krankheitssymptome. *Eur. J. For. Path.* 10(2/3):125-135.
34. **Schuck, H.J. 1982.** Die Bedeutung des Nasskerns für das Tannensterben. *Holz-Zentralblatt* 108, 23:225-336.
35. **Schütt, P. 1981.** Erste Ansätze zur experimentellen Klärung des Tannensterbens. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 132(6):443-452.
36. **Schütt, P. 1994.** Das Tannensterben in Mitteleuropa - neue Erklärungsversuche. *Kolloquium "Genetik und Waldbau der Weisstanne".* Dresden-Pillnitz.
37. **Torelli, N. 1984.** The ecology of discoloured wood as illustrated by beech (*Fagus sylvatica* L.). *IAWA Bull. N.s.* 5:121-127.
38. **Torelli, N., Čufar, K., Robič, D. 1986.** Some wood anatomical, physiological and silvicultural aspects of silver fir dieback in Slovenia. *IAWA Bulletin n.s. Vo.* 7(4):343-350.
39. **Torelli, N., Zupančič, M., Oven, P., Čufar, K. 1990.** Barierna cona in les, nastal po ranitvi pri navadni jelki (*Abies alba* Mill.) *Les* 42(3749):83-84.
40. **Torelli, N., Križaj, B. 1991.** Bioelektrična določitev kondicije navadne jelke (*Abies alba* Mill.) in prognoziranje preživetja v območjih z zračno polucijo. *Biol. vestn.* 39(4):49-61.
41. **Torelli, N., Križaj, B., Oven, P., Zupančič, M., Čufar, K. 1992.** Bioelectrical resistance and its seasonal variation as the indicator of tree condition as illustrated by silver fir (*Abies alba* Mill.) *Holz Roh-Werkst.* 50(5):180.
42. **Torelli, N., Čufar, K. 1994.** Investigations of the response of the silver fir to air-pollution and mechanical injuries in Slovenia. *Ecology and Silviculture of European Silver Fir.* IUFRO WPS1.01-08, Altenstiegl, Germany. 316-326.
43. **Torelli, N., Čufar, K. 1994.** Electrical resistance to determine the tree condition. *First Symposium on Nondestructive Evaluation of Wood.* Sopron, Hungary.
44. **Torelli, N. 1995.** Reaction of beech and silver fir to mechanical wounding in view of CODIT model concept. *Acta pharmaceutica* 2, suppl. 1:209-212.
45. **Torelli, N., Čufar, K., Oven, P. 1995.** Bioelectrical characterization of tree condition and slime cells as possible symptoms of Silver Fir. *Proc. of BIOFOSP:* 31-39, Ljubljana.
46. **Torelli, N., Čufar, K., Oven, P. 1996.** Bioelectrical characterization of tree condition and slime cells in the bark as possible symptoms of silver fir decline. *Phyton* 36, Fasc. 3:35-38.
47. **Torelli, N., Shortle, W.C., Čufar, K., Ferlin, F., Smith, K.T. 1999.** Detecting changes in tree health and productivity of silver fir in Slovenia. *Eur. J. For. Path.* 29:189-197.
48. **Torelli, N. 2004.** Senescenca in staranje v drevesih. *Staro in debelo drevje.* XXII. gozdarski študijski dnevi- Zbornik referatov: 1-18.
49. **Torelli, N., Trajković, J., Sertić, V. 2005.** Differentiation of heartwood and sapwood in Silver Fir (*Abies alba* Mill.) by measuring equilibrium moisture content. *Neobj.*
50. **Walter, M. 1993a.** Wassegehalt und Kationenkonzentration im Nasskern der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 112(4):257-268.
51. **Walter, M. 1993b.** Der pH-Wert und das vorkommen niedermolekularer Fettsäuren im Nasskern der Buche (*Fagus sylvatica* L.). *European Journal of Forest Pathology* 23(1):1-10.
52. **Wangemann, E. 1965.** Longevity and ageing in plants and plant organs. V: W. Ruhland (izd), *Handbuch der Pflanzenphysiologie* XV(2):1026-1057. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
53. **Ward, J.C., Zeikus, J.G. 1980.** Bacteriological, chemical and physical properties of wetwood in living trees. V: *Natural variations of wood properties.* Mitt. Der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Kamburg št. 131:133-165.