

GDK: 825:174.7 *Abies alba* (045)=163.6

Biologija mokrega srca pri navadni jelki (*Abies alba* Mill.) in njegove lastnosti*

Biology of wet heart in silver fir (Abies alba Mill.) and its properties

Niko TORELLI¹, Iztok SINJUR², Željko GORIŠEK³

Izvelek:

Torelli, N., Sinjur, I., Gorišek, Ž.: Biologija mokrega srca pri navadni jelki (*Abies alba* Mill.) in njegove lastnosti. Gozdarski vestnik, 65/2007, št. 10. V slovenščini, z izvlečkom in povzetkom v angleščini, cit. lit. 69. Prevod v angleščino: avtor. Lektura angleškega besedila: Jana Oštir.

Mokro srce (MS) pri jelki lahko nastane v jedrovini (*jedrovinsko moko srce*, JMS) ali/in v beljavi (*beljavsko moko srce*, BMS). Diskutira se o etiologiji mokrega stanja ter udeležbi bakterij in gliv v procesu. MS obdajata dva tipa suhe cone (SC) (predlog): (a) »Abscisijška« SC vzdržuje homeostazo v deblu in uravnoveša beljavo z listno površino; posledica je abscisija notranje senescentne beljave. (b) »Poškodobena« SC je posledica ranitve prevodnih elementov v beljavi in sproščanja hidrostatske tenzije ob verjetni udeležbi umirajočih parenhimskih celic. Za MS je značilna visoka koncentracija kationov in nizek ozmotski potencial, kar nakazuje, da utegne biti kopičenje tekočine v MS ozmotske narave. Očitna dehidracija MS nakazuje verjetnost, da MS predstavlja vodni zalogo za potrebe dreevesa v času trdovratnih suš. Izvora vode v MS še niso zadovoljivo pojasnili. Predstavljeni so možni mehanizmi vlaženja (bakterijski metabolizem, kapilarnost, koreninski tlak, ozmotski transport, penetracija skozi vejne štrclje). Trdnostne lastnosti in elastičnostni modul so lahko nižji zaradi bakterijske korozije srednje lamele med celicami. V naši študiji (neobjavljena) nismo mogli najti trdnejše zveze med starostjo, drevesnimi dimenzijami, rastnostjo, rastiščem in pojavom MS.

Ključne besede: navadna jelka, *Abies alba* Mill., moko srce, suha cona, etiologija, lastnosti

Abstract:

Torelli, N., Sinjur, I., Gorišek, Ž.: Biology of wet heart in silver fir (*Abies alba* Mill.) and its properties, Gozdarski vestnik, 65/2007, No. 10. In Slovenian, abstract and summary in English, lit. quot. 69. Translated into English by the author. English language editing by Jana Oštir.

Wetheart (WH) can form both in the heartwood (*heartwood wetheart*, HWH) and/or in the sapwood (*sapwood wetheart*, SWH). The aetiology of the wet condition is discussed and the involvement of bacteria and fungi considered. WH is surrounded by the (a) »Abscission« dry zone as a result of the abscission of the innermost senescent sapwood and (b) »Injury initiated« dry zone resulting from damage to tracheary elements in sapwood and subsequent release of hydrostatic tension with probable participation of dying parenchyma cells. WH is characterized by high cation concentration and low osmotic potential showing that accumulation of liquid in wetwood might be osmotic in nature. Obvious dehydration of WH indicates its probable role as water depot for needs in prolonged droughts. The origin of the WH- water has never been satisfactorily explained. Possible mechanisms of wetting are presented (bacterial metabolism, capillarity, root pressure, osmotic transport, penetration through branch stubs). Strength properties and elastic modulus of WH may be lower due to the bacterial corrosion of the middle lamella between cells. In our study (unpublished) no close relationship between the age, tree dimensions, tree vigour, site and occurrence of SW could be found.

Key words: silver fir, *Abies alba* Mill., wetheart, dry zone, aetiology, properties

1 UVOD

Mokro srce predstavlja tehnološko napako jelovine. Ima nekaj slabih lastnosti: višjo in neenakomerno razporejeno vlažnost v primerjavi z normalno jedrovino, neugledno obarvanost (ki po sušenju zbledi), specifičen zadah po maščobnih kislinah zaradi bakterijske aktivnosti, manjšo trdnost, povečano nagnjenost k pokanju in ob visoki vlažnosti počasnejše sušenje.

Mokro srce je sindrom več dejavnikov. Larsen (1986) govori kar o »skrivnostni kompleksni boleznii jelke«. V času »umiranja« jelke je moko srce, zlasti v beljavi (»anomalno« ali »patološko« moko srce) veljalo

za simptom in vzrok propadanja jelke. Danes njegovega pojava ne povezujemo s propadanjem, temveč velja (»le«) za tehnološko in estetsko hibo jelovine.

Opažamo, da se je stanje jelke, kljub trdovratnim sušam, bistveno izboljšalo.

*Skarjšani splošni del raziskovalne naloge ARRS L4-6236-0404 »Mokro srce pri jelki«

¹ prof. dr. dr. h. c. N. T., Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana

² I. S., univ. dipl. inž. gozd., Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, 1000 Ljubljana

³ prof. dr. Ž. G., Odd. za lesarstvo BF, Večna pot 2, 1000 Ljubljana



Slika 1: Jelka se je opomogla.

2 JEDROVINA

Status neobarvane suhe debelne sredice pri jelki dolgo časa ni bil jasen, pravtako mokrega srca ne. V prvi izdaji mednarodno merodajnega Holz-Lexikon-a (1962) je navadna jelka (*Abies alba* Mill.) skupaj s smreko, bukvijo in lipo označena kot drevo z *zrelino* oz. *sušino* ("zrelinec", "sušinec", nem. *Reifholzbaum*, angl. *ripewood tree*). Hugentobler (1965) je dokazal obstoj jedrovine pri "beljavcih" (nem. *Splinthölzer*, angl. *sapwood-trees*). Kasneje je Bosshard (1967) predlagal spremembo konvencionalne terminologije in označil jelko, skupaj s smreko, kot "drevo s svetlo jedrovino" (nem. *Baum mit hellem Kernholz*, angl. *Tree having light heartwood*) (prim. Torelli 2006). Bauch *et al.* (1975a,b) so pri proučevanju nastanka mokrine na podlagi mikroskopskih opazovanj, vsebnosti sladkorja in respiratorne aktivnosti, zaključili, da ima jelka "normalno" oz. "pravo" jedrovino. Klein *et al.* (1979) so potrdili, da jelka "izpolnjuje" bistvene kriterije ojedritve. Tretja izdaja Holz-Lexikon-a (1988) že označuje jelko kot "vrsto s svetlo jedrovino". Torelli *et al.* (2006) so z določitvijo jedrovinskih



Slika 2: Pisana paleta pojavnih oblik jelovega mokrega srca in diskoloracij (Marof).



Slika 3: Normalna svetla suha jedrovina.



Slika 4: Jedrovinsko mokro srce.



Slika 5: Beljavsko mokro srce.

polifenolov in z meritvami ravnovesne vlažnosti nad raztopinami nasičenih solnih raztopin dokazali obstoj jedrovine in za jedrovino značilne povečane dimenzijske stabilnosti jelove jedrovine v primerjavi z beljavo (sl. 3).

3 MOKRO SRCE/MOKRINA

Z jelovim mokrim srcem (MS) oz. mokrino (angl. *wetheart/wetwood*, nem. *Naßkern*/nem. literatura nima ekvivalenta za angl. *wetwood* in sl. *mokrino*) označujemo (predlog): (1) *Jedrovinsko mokro srce*, JMS na lokaciji svetle oz. neobarvane suhe jedrovine (sl. 3) Je bolj ali manj krožno v preseku, enakomerno rjavkasto obarvano in navadno brez vonja. Njegova vlažnost se lokalno lahko približuje

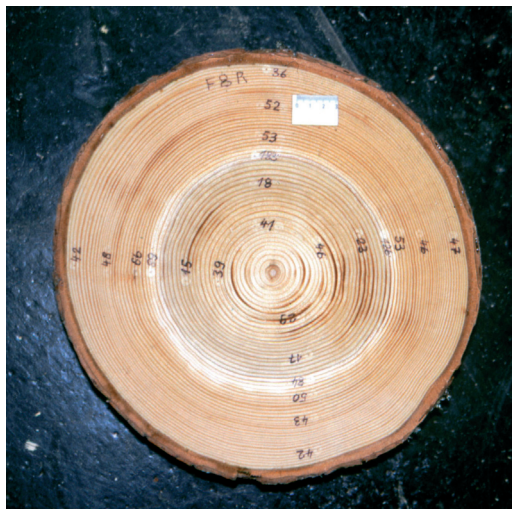


Slika 6: Začetna oblika beljavskega mokrega srca.

vlažnosti beljave, večinoma pa je le nekoliko višja od vlažnosti normalne jedrovine. Lahko ga obdaja obroč suhe jedrovine (sl. 4) in (2) *Beljavsko mokro srce*, BMS ki se iz JMS frontalno ali jezikasto širi v beljavo. Njegova vlažnost je (zlasti distalno) primerljiva z vlažnostjo beljave in v svežem stanju značilno zaudarja po maščobnih kislinah. Obdaja jo izrazita ozka suha cona (SC) (sl. 5, 6). Prvi je uporabil izraz »mokro srce« Neger (1908).

Iz fiziološkega stališča je pomembno ločiti predvsem MS na lokaciji mrtve jedrovine, ki ne vpliva na rast in preživetje drevesa (JMS), medtem ko utegne obširno BMS zmanjšati prevodni prerez beljave za transpiracijski tok ali celo ogroziti vaskularni kambij in preživetje drevesa. (MS je permeabilno, nepermeabilna pa je SC, ki ga obdaja!).

Za MS je značilna bolj ali bolj intenzivna diskoloracija (pogostokrat se obarvanost intenzivira šele na zraku, ko oksidirajo polifenolne snovi), specifičen zadah po maščobnih kislinah, zvišana vlažnost, nižja »verikalna« električna upornost zaradi akumulacije



Slika 7: Prerez z jedrovinskim mokrim srcem z označenimi »vertikalnimi« vrednostmi električne upornosti (Conditometer z Delmhorstovimi elektrodami). Suhi kolobar je bodisi ostanek suhe jedrovine ali pa kombinacija suhe jedrovine in abscisijske suhe cone.



Slika 8: Jedrovinsko mokro srce tekoče prodira za abscisijsko suho cono; mestoma »rožički« beljavskega mokrega srca.

jonov, predvsem mobilnih jonov kalija, v primerjavi z zdravim lesom (SHORTLE 1990, TORELLI & ČUFAR 1994) (sl. 7)

Vlažnost JMS je praviloma višja od normalne suhe jedrovine, ki znaša pribl. 40 %. Le redkokdaj in zelo lokalizirano doseže JMS vlažnost beljave (tudi preko 200 %). Na splošno opažamo, da je vlažnost MS precej nižja od tiste, ki jo navaja strejša literatura. Na sliki 9 je prikazana vlažnost jelovine na več nivojih izražena z deležem kapilarne (proste) vode in plinov. Lokalizirana zvišana vlažnost je predvsem na bazi drevesa in v območju krošnje, kar nakazuje vpliv odmirajočih korenin in vej na tvorbo MS s štrclji odmrlih vej.

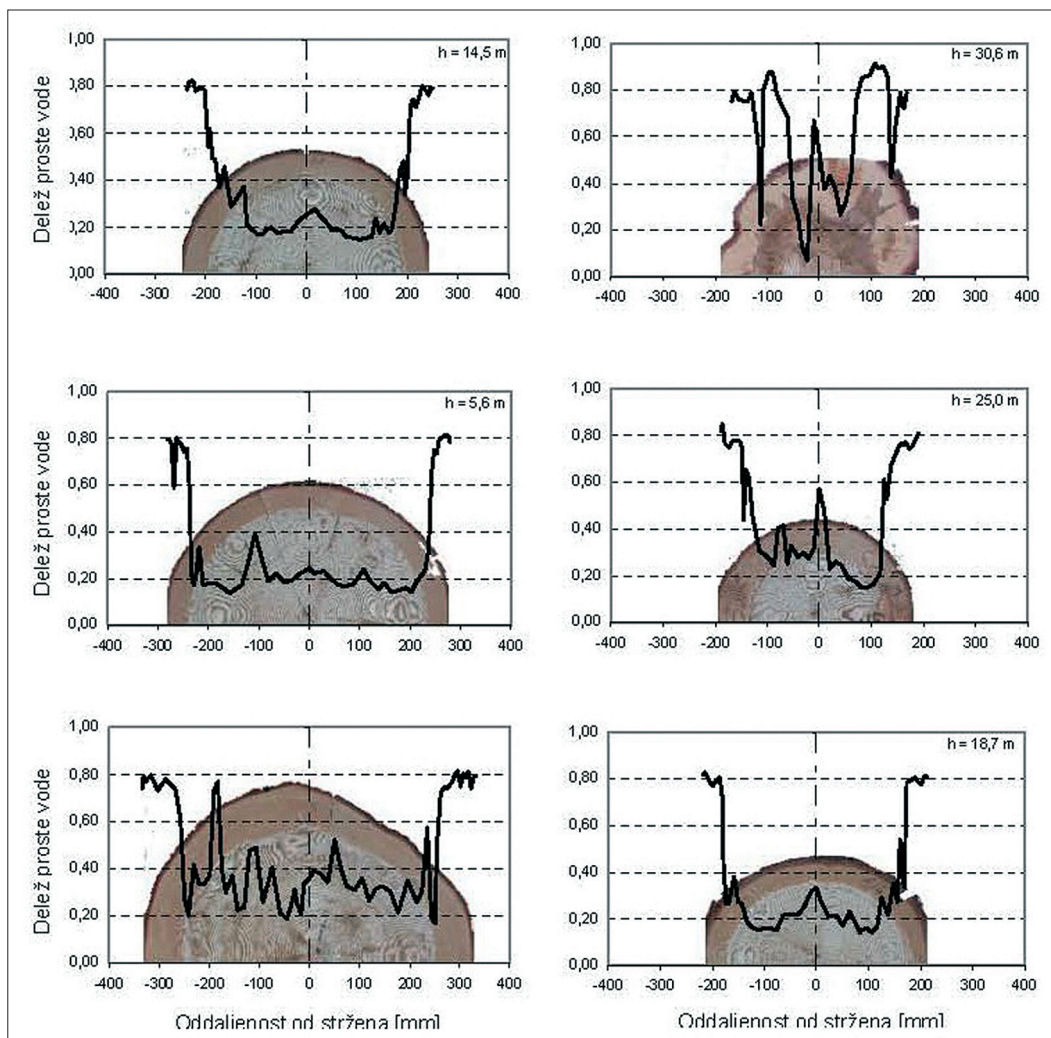
Naša študija na 259 drevesih kaže, da suše v zadnjih letih niso povzročile izrazite prirastne depresije, kot smo jo redno beležili v osemdesetih letih prejšnjega stoletja, tj. v času »umiranja« jelke. Ponuja se zaključek, da lahko drevo v kritičnih obdobjih za svojo rast uporabi zalogo vode MS (prim. npr. BAUCH 1973). Morda je treba prav tukaj iskati vzrok za zelo verjetno izsušitev MS!

MS praviloma obdaja 2-4 mm široka suha cona (SC), ki ima očitno poseben fiziološki pomen. Njena etiologija in fiziološka vloga sta slabo raziskani. V bistvu lahko ločimo (predlog) (1) »abscisijsko« suho cono v najbolj notranjem delu beljave, ki je rezultat vzdrževanja homeostaze znotraj debla. Uravnoveša velikost žive beljave z velikostjo listne



Slika 10: Tipična situacija, kot smo jo množično opazovali v času »umiranja« jelke v 70- in 80-letih prejšnjega stoletja: ob močni prirastni depresiji, se je beljavno mokro srce tesno približalo vaskularnem kambiju.

površine, ki se od določene starosti ne povečuje več oz. celo zmanjšuje. Če ne bi bilo abscisije najstarejših delov beljave, bi poraba hrane oz. energije za »vzdrževalno« dihanje (respiracijo) rastoče beljave onemogočila priraščanje in fruktifikacijo drevesa! Beljava se ob nadaljevanem debelinskem priraščanju »umika« navzven. Abscisija poteka preko izsušitve. Tako nastala SC, obrobja neobarvane in obarvane



Slika 9: Delež kapilarne vode in plinov na več nivojih (vrednost 0,20 pomeni, da je ob nasičenih celičnih stenah, 20% celičnih lumnov zalitih s tekočino).

jedrovine oz. črnjave in diskolorirana »srca«, npr. »rdeče srce« pri bukvi (prim. TORELLI *et al.* 1984). Ostanek suhe jedrovine, ki obkroža JMS ni suha cona v opisanem smislu. Drugi tip suhe cone je (2) »Ranitvena« suha cona, ki nastane s poškodbo trahealnih elementov v beljavi. Rezultat je sprostitvev hidrostatske tenzije. To se lahko zgodi z mehanskim poškodovanjem prevodnih elementov ali pa pod vplivom delovanja gliv (encimski lizis pikenjskih membran). Coutts (1976) je pri iglavcih opazoval izsušitev kot odziv na inducirano infekcijo s *Heterobasidion annosum* (= *Fomes annosum*). Zaradi domnevne encimske »raztopitve« pikenjske membrane v obokanih pikenjah, so se vodni stolpci

v poškodovanih traheidah razmakili in lesno tkivo se je izsušilo. Dokazal je tudi, da suha cona ni nastala v lesu (hlodičku), v katerem so sprostiti hidrostatsko tenzijo z absorpcijo destilirane vode. *In vivo* so le redkokdaj naleteli na glive v MS. Coutts (1977) je induciriral nastanek SC tudi z injiciranjem razredčenih raztopin več toksičnih kemikalij. Obokane pikenje naj bi v tem primeru ostale zaprte/aspirirane. Potemtakem ni bilo neposredne poti za razširitev plina iz traheide v traheido. Postuliral je, da postopno odmiranje parenhimskih celic spremlja spremenjen metabolizem, pri čemer se razvijejo plinski emboli v sosednjih traheidah. Če je parenhimske celice inaktiviral, se suha cona

ni razvila. To naj bi pomenilo, da imajo žive celice določeno vlogo pri nastanku suhih con.

Nobuchi in Harada (1983) sta proučevala lastnosti »bele cone« (po naši terminologiji abscisijske SC), ki obdaja črnjavo pri japonski kriptomeriji (*Cryptomeria japonica*). Poleg nižje vlažnosti, sta zabeležila aspiracijo večine (60 %) obokanih pikenj na meji med beljavo in »belo cono« ter zmanjšanje števila živih celic. Na enak način bi lahko potekal nastanek suhe cone, ki obdaja npr. rdeče srce pri bukvi!

SC utegne imeti tudi vlogo semipermeabilne membrane pri ozmotskem transportu vode iz beljav v rdeče srce. Že pred dvajset leti smo prvič uspeli dokazati ozmotski transport vode iz ekspresata beljave skozi suho cono v ekspresat BMS (TORELLI *et al.* 1986). Postulirana semipermeabilnost bi utegnili biti posledica odlaganja bakterijskih izločkov v celično steno (ZIMMERMANN 1983). Jeremic *et al.* (2004) so opazovali suhe cone pri mlajših balzamskih jelkah (41-63 let), ki so ločevale MS od beljave. V tem primeru bi lahko šlo za ostanek suhe jedrovine, ki se še ni transformirala v MS ali pa za abscisijsko SC, ki je posledica debelinske rasti in usklajenega odmiranja najstarejše beljave ob nespremenjeni velikosti krošnje.

Višja vlažnost MS je lahko posledica bakterijske presnove, pri čemer bakterijski sluz in močni depoziti ekstraktivov povečajo absorpcijsko in retencijsko kapaciteto lesa za vodo. Tudi ni mogoče izključiti možnosti, da nastaja voda z oksidativnimi procesi mikroorganizmov. V primeru okužbe z glivami, bi lahko voda penetrirala tudi po glivnih micelijih. Bakterijski izvor MS ni univerzalno sprejet. Tudi pri nepoškodovanih bukvah brez rdečega srca, je v vidno izsušeni sredici često mogoče opaziti povečano vlažnost. Zanimivo je, da se pri »rdečih« bukvah lahko poveča vlažnost na periferiji rdečega srca, tik ob suhi coni (TORELLI 1984). Walter (1993) je opazoval temno »bakterijsko« mokro srce pri bukvi, ki obrobja rdeče srce oz. predstavlja njegov periferni del in zaudarja po masleni kislini ter ima zvišan pH.

Ozmotski transport skozi korenine - koreninski tlak (nem. *Wurzeldruck*, angl. *root pressure*), se kaže kot »krvavenje (nem. *Bluten*). Vidimo ga na svežih panjih listavcev in iglavcev. Med »krvavenjem«, ki je najbolj intenzivno nekaj tednov pred razvojem novih listov, se skupaj z izdatno količino vode iztisnejo v deblo še mineralne soli, sladkorji in dušikove spojine. Tudi pri lesnih rastlinah brez močnega koreninskega tlaka, gre za pomemben dejavnik črpanja vode.

Za razliko od transpiracijskega toka, ki ga žene razlika v vodnem potencialu med koreninami in atmosfero, nastane koreninski tlak tako, da se z energijo živih ksilemskih parenhimskih celic, v mrtve trahealne celice transportirajo ozmotsko aktivni ioni ali anorganske soli. Akumulacija topljencev v ksilemskem soku vodi k znižanju ksilemskega ozmotskega potenciala Ψ_s (in zvišanju ozmotske vrednosti) in tako k znižanju ksilemskega vodnega potenciala (Ψ_w). Znižanje ksilemskega Ψ_w predstavlja gonilno silo za absorpcijo vode. Zaradi nastalega gradienta voda struja v trahealne elemente ksilema, kar povzroči pozitiven hidrostatski tlak. Dejansko se celotna korenina obnaša kot ozmotska celica.

Značilno je, da ob blokadi dihanja korenine, npr. zaradi anaerobnih pogojev ali zaviralnih snovi, pojav izostane. To dokazuje, da je za nastanek koreninskega tlaka potrebna presnovna energija. Koreninski tlak je največji v rastlinah, ki so izdatno oskrbljene z vodo, transpiracija pa šibka. V bolj sušnih prilikah, ko je transpiracija intenzivna, se pozitivni tlak ne razvije. Koreninski tlak se giblje med 0,05 in 0,5 MPa (0,5-5 atm), kar zadostuje za dvig vode do 10-20 m. Smisel koreninskega tlaka je verjetno ponovna napolnitev emboliranih trahealnih elementov in mobiliziranje v lesu korenin uskladiščenih sladkorjev kot dopolnilo tistim, ki se v kambij transportirajo po floemu. Sladkorji se dodajajo ksilemskemu soku kot ozmotik.

Zelo verjeten je ozmotski transport iz beljave v jedrovino oz. MS. Murdoch (1987) je za ekspresat MS pri ameriškem brestu (*Ulmus americana*) zabeležil vrednost -14,7 atm (-6,6 do -23,2 atm), za beljavnega pa le -0,5 atm. Seveda je vrednost ekspresata vselej večja od »pravega« lesnega soka oz. kapilarne vode, ker vključuje vsebino parenhimskih celic. Vsekakor razlika v ozmotskem potencialu omogoča formiranje tlaka v MS, vsaj v obdobju manjše tenzije v ksilemu. Pri *Abies grandis* je imelo MS ozmotski potencial od -3 do -5 atm in pri *Abies concolor* od -5,3 do -7,6 atm (COUTTS & RISHBETH 1977). To je dovolj za vzdrževanje visoke vlažnosti MS, verjetno pa premalo, da bi sok iztekal, če bi deblo navrtali. Večkrat nam je uspela demonstracija ozmotskega transporta iz ekspresata beljave v ekspresat MS pri naši jelki (TORELLI *et al.* 1986).

V odmrlih ali poškodovanih koreninah je mogoče tudi kapilarni dvig vode (prim. WARD & ZEIKUS 1980).

Tako kot koreninski tlak ne, tudi kapilarni dvig v celični stenah in lumnih trahealnih elementov ne omogoča dviga vode v krošnjo na način kot ga za beljavo razlaga kohezijsko-adhezijska transpiracijska



Slika 11: Odmrli del veje je »predrl« beljavo: voda penetrira v suho jedrovino.



Slika 12: »Zamakanje« suhe jedrovine skozi vejni štrcelj.

hipoteza. Po lumnih se s kapilarnostjo dvigne voda do metra (odvisno od premera prevodnih elementov) – komaj dovolj za vlaženje korenčnika. Pri jelki znaša srednji radialni premer aksialnih traheid v kasnem lesu pribl. 15 μm in v ranem lesu 35 μm .

Za transport neobhodni meniski vodni stolpci se lahko formirajo v številnih radialnih in tangencialnih razpokah (»kolesivost«), ki so še posebej številne v debelni sredici in v porah razkrajajočega se tkiva. Meniski potemtakem niso zgolj »pritrditvene točke« za vodne stolpce. Znano je tudi, da lesene palice v talnem kontaktu, ki jih lahko primerjamo z odmrli (in razkrajajočimi koreninami) absorbirajo vodo, dokler ni doseženo ravnovesje med njihovim notranjim vodnim potencialom in potencialom tal s katerimi so v kontaktu. Voda se transportira skozi palico kot odziv na gradient potenciala med tlemi in zrakom (prim. Rayner & Boddy 1988).

Za dvig vode in vlaženje lesa skorajda ne pride v poštev kapilarni transport v submikroskopskih kapilarah celičnih sten s premerom pribl. 0,005 μm (le-te teoretično omogočajo dvig vode do 3.000 m!). Transport v sicer nasičenih celičnih stenah tudi ne bi povečeval vlažnosti lesa nad točko nasičenja celičnih sten (U_{TNCs} , pribl. 30 %). Tudi sicer pri mokrem srcu ne gre za vodo, ki bi se dvigovala v krošnjo (angl. *sap ascent*) za potrebe fotosinteze, transporta mineralnih snovi, hlajenje fotosinteznega aparata in za druge fiziološke namene (npr. turgor), temveč le za način (počasnega) vlaženja lesa.

Lagerberg (1935) je za smreko, ki v normalnih pogojih nima MS, ugotovil, da imajo drevesa, ki rastejo visoko na Švedskem, pogosto mokrino. To naj bi bilo povezano s počasno rastjo ter s poškodbami

in odmiranjem korenin in vej. Voda naj bi stopala v jedrovino skozi vejne štrclje, pri čemer naj bi bil razvoj MS očitno povezan z značilnostmi debla, kot so starost, lega mrtvih vej, hitrost rasti in sposobnost čiščenja vej. Drevo mora biti starejše od 170-180 let ko je jedrovina tako velika, da mrtve veje omogočajo neposreden dotok vode v jedrovino (prim. tudi BAUCH *et al.* 1975a,b)

Voda pronica skozi vejne štrclje v suho jedrovino, ko beljava v procesu debelinske rasti preraste odmrli del veje. Odmrli del veje in reža ob njej »pogledata« oz. sežeta v suho jedrovino. Tedaj atmosferska voda (tudi z mikrobi!) ob vejnem štrclju in skozenj prodira v jedrovino in po deblu navzdol (sl. 11, 12). Dovajanje z kapilarnostjo je pomembno pri lesu, ki je v stiku z zunanjim virom proste vode. To se zgodi, če je les v talnem kontaktu ali pod vodo in (zelo verjetno) pri dotoku ob vejnem štrclju (prim. RAYNER & BODDY 1988). Skozi zraščeni del veje (tj. v vejnem odseku, ko je bila veja živa) voda ne more pronicati v deblo. »Teorijo štrcljev« -vsaj posredno- potrjujejo številne raziskave. Bauch *et al.* (1975a,b) ugotavljajo, da vstopa voda v deblo skozi vejne štrclje in nato penetrira v debelni sredici predvsem navzdol. MS oz. mokrina je zato pod vejo/grčo obsežnejša kot nad njo (sl. 12). Dotok vode oz. absorptivnost omogočajo bakterijsko razkrojene pikenjske membrane. Jeremic *et al.* (2004) opažajo, da so mokrine često povezane z vejnimi štrclji, vendar ta povezava ni vselej jasna.

MS ni izrazito starostni pojav. Pojavlja se tudi pri mlajših drevesih (npr. WARD & ZEIKUS 1980, PASSIALIS & TSOUMIS, 1984, JEREMIC *et al.* 2004). To smo zlahka preverili tudi v naši študiji na vzorcu 10 tankih jelk: vse so imela MS na bazi, 8 tudi na polovici višine drevesa! Kaže, da niti hitrost priraščanja niti cenotski status ne vplivata na pojav JMS (prim. npr. MICHELS 1943). Na drugi strani pa se zdi, da je BMS vselej povezan s poškodbami in infekcijo. BMS je poleg osipa iglic veljal za simptom in vzrok »umiranja« jelke.

4. POŠKODBE, DISKOLORIRANI LES IN MOKRO SRCE

Diskoloracija in morebitna mokrina je vselej posledica poškodbe (angl. *wound-initiated discoloration*). Poškodbe drevesa spremljajo zaščitne kemične spremembe v lesu. Barva takšnega zaščitnega lesa je sprva svetlejša od barve beljave. Diskoloracija je sprva pomenila razbarvanje (SHIGO 1986: *away from color*), zdaj pa z izrazom »diskoloracija« poimenujemo kakršno koli spremembo barve abiotskega

ali biotskega izvora, pa naj gre za razbarvanje ali obarvanje. Nemci angl. *discoloration* prevajajo z izrazom *Verfärbung*, ki pomeni »napačno obarvati« in »z barvanjem napraviti neugledno« ali »menjati barvo«. Slovenci nem. glagol *verfärben* prevajamo z »zabarvati«, *sich verfärben* pa z »spremeniti barvo«, »prebledeti« in »zbledeti«, pri čemer zadnji izraz povsem ustreza prvotni Shigovi definiciji. Zdaj »diskoloracija« pomeni »spremembo barve«.

Da bi ocenil učinek in medsebojno povezanost poškodovanj, diskoloracij in slednjč razkroja, je Shigo razvil modelni koncept kompartmentalizacije, ki v našem primeru pomaga razumeti odziv na ranitev in infekcijo. Dogodki med ranitvijo in popolnim razkrojem potekajo kontinuirano. V tem zaporedju lahko načelno identificiramo tri medsebojno odvisne glavne faze.

Prva faza obsega procese, ki so povezani z odzivom gostitelja na ranitev in vključuje drevo in okolje. V lesu se lahko pojavi diskoloracija kot posledica kemičnih sprememb, vključno nastanka različnih komponent in njihove oksidacije zaradi prezračevanja/aeracije (encimsko rjavenje). Če rana ni velika, drevo pa vitalno, se proces tukaj ustavi. Najintenzivnejše diskoloracije so posledica odloma vej in se pojavijo predvsem v debelni sredici. Takšna je tudi diskoloracija pri bukvi v obliki »rdečega srca«, ki se razvije v predhodno dehidrirani debelni sredici zaradi vdora zračnega kisika skozi vejni štrclj (parcialni tlak kisika je deblu nižji kot v ozračju!).

Druga faza se začne, ko mikroorganizmi prodrejo skozi kemične zaščitne bariere in se naselijo v lesu. Ti pionirski »vdiralci« so navadno, vendar ne vselej, bakterije in nehimenocetne glive. Pojavi se diskoloracija, ki je vselej povezana s tvorbo mokrine. Zaradi interakcije mikroorganizmov in živih parenhimskih celic je lahko diskoloracija še bolj intenzivna. Če je vitalnost drevesa šibka, rana velika in agresivnost mikroorganizmov močna, nastopi tretja faza, ko zlasti himenomicete, začno razkrajati les.

Teorija kompartmentalizacije skuša pojasniti omejitve kolonizacije v bližini rane z aktivnim odzivom živih tkiv beljave, z nastankom fizičnih barrier, kot so tile, gumozne snovi, suberizirane plasti in formiranje kemičnih barrier v oblik alelopatov. Pri tem sta se izoblikovali dve terminologiji, ki skušata označiti nastanek fizikalno-kemijskih barrier. Prva je CODIT (Compartmentalization Of Decay In (living) Trees (prim. SHIGO 1986), druga pa je Shainova (1967), ki loči »barierne cone« od »reakcijskih« con, pri čemer razlikuje zelo izrazite »demarkacijske« cone s spremenjeno anatomijo (»barierne« cone)

na lokaciji Shigove »stene« št. 4, od bolj difuzno obarvanih regij (»reakcijske« cone), ki omejujejo v času poškodbe obstoječo beljavo.

Kasnejša sukcesijska teorija predvideva, da destruktivne in nedestruktivne glive ter drugi mikroorganizmi, skupaj načenjajo kompartmentalizacijsko sposobnost drevesa za infekcijo kot neobhoden dogodek oz. faza v kompleksnem procesu, ki vodi k razkroju. Boddy in Rayner (prim. 1988) opozarjata na pomanjkljivosti CODIT in sukcesijske teorije poudarjajoč pomen vnosa plinske faze oz. aeracije in dehidracije poškodovanega tkiva. Zanimiva je tudi tozadevna Liesejevea in Dujesiefkenova dopolnitev CODIT-a (1996). Po njunem mnenju predstavljajo učinki poškodb nastali s fiziološkimi in biokemičnimi procesi varovalne strukture, ki ščitijo sprva pred aeracijo in kasneje pred mikroorganizmi. Iz tega razloga predlagata, da črka D v akronimu CODIT naj ne pomeni zgolj »razkroja« angl. (*decay*), temveč kar tri procese hkrati, ki se v angleščini začenjajo s črko D in sicer v vrstnem redu: Desikacija (izsušitev), Disfunkcija (besedo boste zaman iskali v angleškem slovarju !/ in pomeni »izgubo funkcije«) in Decay (biološki razkroj).

Poudarimo, da je diskoloracija vselej posledica poškodbe in ni, kot ojedritev, senescenčni pojav (prim. Torelli 2006). Njen nastanek ni odvisen od sezone. Če je drevo ranjeno večkrat zapored, potem se bodo razvili multipli pasovi diskoloriranega lesa (bukev, jesen). Za razliko od jedrovine poteka nastanek in polimerizacija fenolnih snovi pri diskoloriranemu lesu zelo hitro. Nastale molekule so velike in ne morejo prodreti v celično steno. Praviloma je njihova toksičnost nizka, zato diskolorirani les ni niti bolj trajen, niti bolj dimenzijsko stabilen (prim. TORELLI *et al.* 2006)

MS vselej nastane na lokaciji ranitvenega diskoloriranega lesa (BAUCH 1980, SHIGO 1986)

Schutt (1981) ugotavlja, da ima mokrina svoj izvor v ranah debelih in tankih korenin. Tudi diskolorirani les pri bukvi (»rdeče srce«) nastane s poškodovanjem (odlomi starejših vej, ki segajo v dehidrirano debelno sredico) ima pogosto zvišano vlažnost (TORELLI 1984).

Če sumiramo dogodke po ranitvi, si sledijo v naslednjem vrstnem redu: izsušitev, disfunkcija, diskoloracija, vlažitev (MS) in razkroj.

5 BLOKADA BELJAVE Z BELJAVSKIM MOKRIM SRCEM KOT MOŽEN VZROK PROPADANJA JELKE?

Več avtorjev povezuje pojav BMS s propadanjem oz. »umiranjem« jelke. BMS, ki se širi oz. pojavi v beljavi, naj bi oviralo pretok transpiracijskega toka in slednjič povzročilo odmrtnje drevesa (prim. npr. KLEIN *et al.* 1979. BRILL *et al.* 1981, BAUCH *et al.* 1979, SCHUCK 1980, SCHÜTT 1981, 1994). (Les MS je sicer permeabilen, nepermeabilna pa je SC, ki ga obdaja!) Po Schütta (1994) naj bi bilo »storkljino gnezdo« pri mlajših jelkah kot odraz skromne višinske rasti, patogene narave, katerega nastanek sprožijo motnje v presnovnem in vodoprednem sistemu drevesa. Širjenje BMS lahko prepreči nepermeabilna SC, ki MS »kompartmentalizira« (SCHUCK 1981, HENKEL 2000). Tedaj naj bi se drevo »avtorevitaliziralo« in poslej rastle povsem normalno. Terminalna rast naj bi se okreplila in krošnja zadobiča obliko »pikače« (»pikača« nem. *Pickelhaube* - pruska čelada s konico (sl. 13)

V novejšem obdobju ugotavljajo splošno izboljšanje stanja jelke (prim. tudi HENKEL 2000). Tudi



Slika 13: »Revitalizirana« jelka s »pikačo« (Snežnik).

v Sloveniji se je stanje jelke v zadnjem času močno popravilo. To potrjuje nadaljevanje meritev električne prevodnosti kambijeve cone pri več sto jelkah, ki jih je Katedra za tehnologijo lesa Odd. za lesarstvo BF začela že v osemdesetih letih prejšnjega stoletja (npr. TORELLI *et al.* 1992, TORELLI *et al.* 1999, neobj. 2007). Vsekakor pa je vloga SC pri avtorevitalizaciji problematična. SC je dinamičen pojav, ki je lahko posledica homeostazne redukcije (abscisije) beljave ob nemoteni debelinski rasti in nespremenjeni velikosti listne površine. Tedaj se beljava »umika« navzven, njen notranji del pa kavitira, embolira in odmira (»abscisijska« suha cona). Lahko pa SC nastane kot posledica poškodovanja prevodnega sistema v beljavi (»ranitvena« suha cona).

Tudi naše raziskave v preteklih letih so pokazale, da je BMS bolj pogost pri propadajočih jelkah, ki so hkrati izkazovale zelo močno prirastno depresijo, izpad branik, oženje beljave in pojav BMS v bazalnem delu dreves. Tedaj se je mnogokrat zdelo, da drevje peša prav zaradi pojava BMS, ki naj bi oviral transpiracijski tok (npr. TORELLI *et al.* 1986, TORELLI *et al.* 1999). Tudi Baumann (1988) navaja, da imajo vitalna drevesa z ugodnejšim cenotskim statusom (»socialnim položajem«) manj BMS kot v rasti ovirana drevesa. Berchtold *et al.* (1981) so povezali progresivno zmanjševanje širine branik s pojavom BMS (sl. 10). Menimo, da je treba ločiti situacijo v času »umiranja« jelke, ko je prihajalo do intenzivne redukcije listne površine (presvetlitve) in drastičnega zmanjševanja prirastka z izpadom letnih prirastnih plasti v spodnjem delu drevesa, od zdajšnje situacije, ko komaj kdaj beležimo usihanje debelinskega prirastka, vendar ob skoraj univerzalnem pojavu BMS! Redukcija beljave pri drevju z normalnim prirastkom zaradi nastanka BMS ni kritična, saj jo drevo prav zaradi homeostaze zlahka nadomesti z večjim debelinskim prirastkom. Ker žive celice odmrla beljave ne potrebujejo hrane za respiracijo (»vzdrževalna« respiracija), jo več ostane za povečan prirastek! Pojav je viden le pri nastanku obsežnejšega BMS. Ta pojav smo v osemdesetih letih pogosto opazovali pri »umirajočih« jelkah z izrazito prirastno depresijo, ozko beljavo in obširnimi BMS, še posebej takrat, ko se je le-to močno približalo kambiju! Zaradi skromne oskrbe s hrano sicer razločno lokalno povečanje prirastka ni zadostovalo za nadomestitev izgubljene beljave. Takrat se je resnično zdelo, da lahko BMS blokira transpiracijski tok. Zaradi nepoškodovanih krošenj in neoviranega priraščanja homeostaznega odziva v izraziti obliki danes skorajda ne vidimo. Iz obsega

BMS v prečnem prerezu ni mogoče sklepati na njegovo tridimenzionalno razporeditev. Največkrat je BMS razvito v obliki lokaliziranih izrastkov, ki pa ne predstavljajo ovire za transpiracijski tok.

Vsekakor lahko potrdimo izboljšanje stanja jelke v Sloveniji.

6 VLOGA BAKTERIJ IN GLIV PRI NASTANKU IN LASTNOSTIH MOKREGA SRCA

MS večinoma povezujejo z bakterijami, čeprav ni jasno ali gre za posledico ali vzrok (prim. WARD in ZEIKUS 1980). BRILL *et al.* (1981) za navadno jelko navajajo, da se v sprva suho jedrovino, ki vsebuje nekaj kisika, naselijo najprej aerobne bakterije (*Pseudomonas*), kasneje semiaerobne (*Erwinia*, *Enterobacter*) in slednjič anaerobne bakterije (*Clostridium*, *Corynebacterium*, *Methanobacterium*). Takšno zaporedje je posledica spreminjajočega se okolja v deblu, ko bakterije druga drugi pripravljajo življenjske pogoje. Ob tem se spreminja tudi vlažnost lesa in predvsem kislost kapilarne (proste) vode v lesu. Zaradi pomanjkanja kisika naj bi zelo vlažno MS zaviralo glivni razkroj.

Vse več indecev je, da bakterije le niso odločilne za nastanek MS. Passialis in Tsoumis (1984) sploh nista našla bakterij v MS grške jelke (*Abies borisii regis*). Jeremiceva s sodelavci (2004) je pri *Abies balsamea* dokazala bakterije v MS, beljavi in jedrovini, od tega tri vrste le v MS, nekaj od njih le v beljavi in nekaj le v jedrovini, skupaj 22 rodov. Menijo, da to ni zadosten razlog, da bi nastanek MS pripisali navzočnosti bakterij. Če že ne moremo pripisati bakterijam odločilne vloge pri nastanku MS, pa utegne njihova aktivnost vplivati na mehanske in sušilne lastnosti MS jelovine.

Bauch *et al.* (1975a,b) menijo, da pektinske snovi in hemiceluloze predstavljajo substrat za mokrinske bakterije in posledično slabitev srednje lamele in trdnosti lesa.

Številni avtorji so dokazali, da bakterije izolirane iz dreves, navadno razkrajajo pektine, hemiceluloze in holoceluloze, ne pa tudi α -celuloze. Ward in Zeikus (1980) sta potrdila, da bakterijski izolati iz mokrine *in vitro* niso bili sposobni razgraditi α -celuloze in lignina, pač pa pektin in ostale ogljikove hidrate.

Prisotnost bakterij je mogoče posredno dokazovati z njihovimi presnovnimi produkti, predvsem z maščobnimi kislinami, kot so mlečna (2-hidroksipropanojska), mravljinčna (metanojska), očetna (etanojska), propionska (propanojska) in maslena

(butanojska) kislina. Bauch *et al.* (1975 a,b) so dokazali maščobne kisline le v MS, ne pa tudi v beljavi. Visoka vsebnost maščobnih kislin kot odraz bakterijske aktivnosti, nakazuje poškodbo srednjih lamel, ki zlepljajo posamezne celice v trdno lesno tkivo. Srednja lamela se sestoji iz poliuronidov (med drugim iz pektinov) in ostalih hemiceluloz, ki predstavljajo hranilni substrat za bakterije. Kasneje se v srednjo lamelo odloži še lignin. Visoka vsebnost maščobnih kislin bi lahko nakazovala slabitev srednje lamele in pojasnila opazovano povečano nagnjenost pokanja lesa z MS med tehničnim sušenjem.

Naše reziskave kažejo povečanje vsebnosti maščobnih kislin v MS v primerjavi z beljavo in njihov možen vpliv na ugotovljeno signifikantno zmanjšanje strižne trdnosti in elastičnega modula MS. (neobj. 2007).

Produkcija maščobnih kislin naj bi se odrazila tudi v povečani kislosti oz. znižanju vrednosti pH. Kljub temu pH ne velja za zanesljiv kemični indikator mokrinskega stanja, kar kažejo tudi naše raziskave (neobj. 2007). Razlik v pH, zlasti konzistentnih, med beljavo in jedrovino skorajda ni bilo. Vrednosti so se sukale med 4,39 in 4,91. Le pri enem drevesu smo zabeležili velike razlike med beljavo (5,8) in jedrovino (2,8). Bauch *et al.* (1975a,b) so izmerili najnižje vrednosti pH v MS starejših jelk (4,4), medtem, ko so bile pri mlajših drevesih višje (5,2-5,4). Kučera (1990) je v jelovem mokrem srcu zabeležil vrednosti med 3,5 in 8,0. Srednje vrednosti pH beljave, normalne jedrovine in MS pri *Abies balsamea* so bile po vrsti 5,31/5,19 in 4,86. (JEREMIC *et al.* 2004). Vrednost pH je odvisna od substrata, s katerim se hranijo bakterije in vrste bakterij. Upoštevati je treba tudi sukcesijsko menjavo bakterijskih populacij. Tudi zato vrednost pH ni zanesljiv indikator za prisotnost včasih komajda vidnega in sekundarno izsušenega MS.

Značilna (neugledna) sivorjava obarvanost mokrega srca v svežem stanju je posledica bakterijske aktivnosti v drevesu. Diskoloracije so posledica kopičenja temnih polifenolnih spojin, ki so jih načele bakterije s peroksidaznimi encimskimi sistemi (SHORTLE *et al.* 1978, BAUCH 1980). Temne diskoloracije na površini MS lahko nastanejo oz. se intenzivirajo, ko les iz anaerobne atmosfere v drevesu izpostavimo oksidativnim pogojem. Obarvanje lahko poteka zelo hitro. Temna diskoloracija utegne biti posledica bakterijskega »napada« na lesne ekstraktive. Bakterijski encimi (verjetno polifenol oksidaze) kondenzirajo monomerne leukoantocianine v vodotopne polimere. Ti polimeri med sušenjem migrirajo na površino, kjer

so pod vplivom zračnega kisika podvrženi oksidativni kondenzaciji. Menijo, da je intenziteta sušilnih diskoloracij v MS odvisna od sestave bakterijske populacije. Obarvanja MS so močnejša, če so bili prisotni fakultativni anaerobi (WARD & ZEIKUS 1980). Temne diskoloracije v svežem lesu so prav tako posledica bakterijske aktivnosti v drevesu. V zelo mokrem srcu lahko fenolne snovi, še posebej če jih je veliko (BAUCH *et al.* 1975a,b), potujejo na površino in povzročijo dodatno obarvanje.

Vonj je odvisen od tipa bakterij oz. njihovega metabolizma, sicer pa je kiselkast in neprijeten (kot mačji iztrebki). Diskoloracije po sušenju večinoma obledijo in ne predstavljajo problema pri izdelkih, kjer ni pomemben naravni izgled.

Anaerobioza je očitno glavna ovira za razkroj lesa v mokrini. Sušenje mokrine utegne favorizirati glivni razkroj (BAUCH *et al.* 1978). Ward in Zeikus (1980) iz opazovanj na mešanih mikrobnih kulturah sklepa, da mokrinske bakterije niso izrazito antagonistične niti za razkrojne glive niti za nehimenomicitne glive. Pri ameriških jelkah *Abies balsamea*, *A. grandis*, *A. amabilis* avtorja nista odkrila gliv, zelo redko pa pri *A. lasiocarpa*, *A. concolor*.

V nasprotju s sicer zelo redkimi opazovanji gliv v MS pri jelki, so naše raziskave (neobj. 2007) pokazale presenetljivo število gliv v distalnem delu BMS, ki utegnejo imeti odločilno vlogo pri njegovem nastanku (prim. poglavje 4). Poti okužbe so lahko različne: skozi štrclje odmrlih vej, skozi poškodbe debla in korenin in (zelo verjetno) preko zelo pogoste koreninske fuzije iz sosednjih dreves. Koreninska fuzija je na skalovitem krasu še posebej pogosta in jo nakazujejo »živi« panji! Tukaj se kaže določena podobnost s širjenjem rdeče trohnobe pri smreki (prim. sliko v Rayner & Boddy 1988 str. 363).

V naši raziskavi so bile poleg morfološko enakih micelijev prostotrošnic -Basidiomycota- npr. *Phellinus hartigii* v diskoloriranih in trohnečih predelih debel prisotne številne mikromicete (predvsem anamorfi zaprtotrošnic - Ascomycota), ki oblikujejo trosišča v čisti kulturi. Najpogostejše so bile: *Penicillium rubrum* (1904), *Ulocladium atrum* (1852), *Cladosporium cladosporioides*, *Gliocladium* sp. in *Trichoderma* sp.

MS vsebuje tudi zvišano količino fenolnih spojin. Bauch *et al.* (1975a,b) so našli v MS starejših dreves 3-5-krat, pri mlajših drevesih pa kar 10-20-krat višjo koncentracijo fenolov kot v normalni jedrovini in beljavi. Fenolne snovi so pglavitne jedrovinske snovi, ki povečujejo naravno odpornost jedrovine in dimenzijsko stabilnost lesa (TORELLI *et al.* 2006).

Je povečana količina fenolnih spojin obrambna reakcija, ki preprečuje mikrobsko infekcijo? Znana je povezava med izsušitvijo lesa in produkcijo fenolnih snovi. Coutts (1976, 1977) predpostavlja, da odtegotvanje vode v suhi coni BMS predhodi ali spremlja nastanek fenolnih snovi z zaščitno funkcijo.

7 MEHANSKE LASTNOSTI MOKREGA SRCA

Glede mehanskih lastnosti MS je literatura neenotna. Iz žagalnih, obdelavnostnih, sušilnih in mehanskih testov Ward in Pong (1980) sklepata, da je les MS »često« šibkejši od lesa brez MS. Zmajšano trdnost pripisujeta oslabljeni srednji lameli zaradi bakterijske korozije. Sekundarna stena naj ne bi bila prizadeta. Navajata tudi, da je v praksi težko izločiti številne dejavnike variabilnosti (npr. gostoto). Še najlažje je izločiti vpliv vlažnosti s kondicioniranjem, vendar lahko pri sušenju nastanejo radialne in krožne razpoke, pri zelo vlažnem lesu tudi kolaps, ki vplivajo na trdnost. Lagerberg (1935) in Thunell (1947) sta ugotovila, da ima les MS pri rdečem boru nižjo upogibno in tlačno trdnost ter manjšo udarno žilavost kot normalna beljava in jedrovina (črnjava). Nižjo trdnost sta pripisala oslabljeni srednji lameli in sušilnim razpokam, ki so nastale med sušenjem do zračne suhosti. Udarana žilavost vzorcev iz svežega MS pri *Abies concolor* ob primerljivi gostoti ni bila signifikantno nižja od vrednosti za beljavo (WILCOX & PONG 1971). Ob primerljivi gostoti tudi brestovina z MS ni bila signifikantno manj trdna v primerjavi z lesom brez MS (SMITH 1956). Upogibna trdnost tehnično sušenih vzorcev jelovine (*Abies concolor*) iz MS se v povprečju ni razlikovala od vzorcev brez MS. Morebitne razlike so bile posledica gostotnih razlik (različna širina branik z različnim deležem kasnega lesa!). Omeniti pa je treba, da je bilo med vzorci z MS precej izpada zaradi krožnih razpok, ki so nastale med sušenjem. Pri *Pinus lambertiana* (sugar pine) so bili vzorci iz MS nekoliko šibkejši od normalnega lesa (WARD & PONG 1980). Tudi Klein *et al.* (1979) in Frühwald *et al.* (1979) niso mogli najti razlik v upogibni in tlačni trdnosti, udarne žilavosti ter elastičnostnega modula med MS, beljavo in normalno jedrovino. Centripetalno padanje vrednosti omenjenih lastnosti so pripisali centripetalnemu zmanjševanju gostote. Največjo variacijo vrednosti je izkazala udarna žilavost, ki pa jo je bilo prav tako mogoče pojasniti z gostotnimi razlikami (udarna žilavost oz. udarno upogibno delo je od vseh lesnih lastnosti najbolj variabilno!)

Mnogokrat krivijo za napake tehnično sušenje. Menimo, da večina razpok nastane že v živem drevesu, predvsem v debelni sredici in v MS ter se pri sušenju šele pokažejo.

Naše raziskave strižne trdnosti v aksialno tangencialni ravnini in elastičnostnega modula v akasialni smeri kažejo signifikantno zmanjšanje v MS v primerjavi z beljavo. Vzrok lahko pripišemo koroziji srednjih lamel kot jo nakazuje signifikantno povečana vsebnost maščobnih kislin v MS. (neobj. 2007). Vsekakor je morebitno zmanjšanje odvisno od stopnje korozije srednje lamele, zato so lahko rezultati nekonsistentni.

8 SUŠILNE LASTNOSTI MOKREGA SRCA

Proces transformacije beljave v jedrovino spremlja aspiracija (zaprtje) obokanih pikenj. Beljava z neaspiriranimi obokanimi piknjami je zato vselej bolj permeabilna od jedrovine. Glede aspiracije obokanih pikenj v MS in jedrovini podatki niso enoznačni. Pri *Abies balsamea* so bile piknje v jedrovini večinoma aspirirane, prav tako v MS. Pikenjske membrane v MS so bile inkrustirane, vendar ne tako močno kot v jedrovini (JERICMIC *et al.* 2004). V MS *Abies lasiocarpa* je bilo preko 70 % obokanih pikenj aspiriranih, kar naj bi oteževalo sušenje (YAOLI *et al.* 2006). O aspiriranih obokanih piknjah v MS poročajo tudi Passialis in Tsoumis (1984). Prav lahko gre v teh primerih za »podedovane« lastnosti predhodno nastale jedrovine, kjer so piknje praviloma aspirirane. Obstajajo tudi podatki, da so bakterije načele toruse, našli pa so tudi perforacije v aspiriranih torusih, ki so jih povzročile glive (WARD 1986). Schink *et al.* (1981a,b) so opazovali razgradnjo pektina z ekstracelularno delujočimi encimi bakterij rodov *Erwinia* in *Clostridium*. Pri semianaerobnih oz. anaerobnih pogojih je prišlo do razkroja margov pikenjskih membran in srednjih lamel, kar bi lahko povečalo permeabilnost prevodnega sistema. Na splošno velja, da je les MS manj permeabilen od lesa beljave in bolj permeabilen od normalne jedrovine.

Schuck (1981) je s preprosto napravo meril aksialno permeabilnost za vodo in ugotovil, da je ta najmanjša v »suhem obroču«, ki obdaja MS zdravih dreves in v »vlažni coni« MS ter največja v beljavi. Zmanjšano aksialno permeabilnost je zabeležil tudi v »suhem obroču«, ki obdaja BMS obolelih jelk. Menil je, da ima suhi obroč oz. cona »očitno nalogo zadrževati motnje v prevajanju vode. Če suhega obroča ni, ali je nepopolno razvit (kot pri najbolj

prizadetih jelkah), se lahko motnje v prevajanju razširijo v beljavo! Avtor priznava, da je manj razsežno BMS zasledil tudi pri zdravih jelkah, kjer pa očitno zaradi majhnosti nimajo posebnega pomena. »Pri obolelih jelkah pa so funkcijsko motena območja tako velika, da jelke utrpijo vodni stres«.

Naši rezultati meritve zračne permeabilnosti pri normalni lesni vlažnosti ($U = 12\%$) (neobj. 2007) ne kažejo signifikantnih razlik med beljavo, suho jedrovino in MS v aksialni in tangencialni smeri, medtem, ko je v radialni smeri permeabilnost beljave nekoliko

večja kot v jedrovini in MS. Permeabilnost lesa pod točko nasičenja celičnih sten sicer ni pomembna za normalno temperaturno sušenje, pač za hitro in kvalitetno visokofrekvenčno in vakuumsko sušenje, kjer nastajajo velike tlačne razlike. Danes na ta način sušijo vse več gradbenega lesa.

8.1 Difuzivnost

Difuzivnost MS v radialni in tangencialni smeri je bila pri *Abies balsamea* v intervalu od



Slika 14: Kolesivost kot posledica stare površinske rane.



Slika 15: Popolna izvotlitev debla zaradi velike površinske poškodbe (CODIT): strohnel je ves les, ki je nastal pred poškodovanjem.

Slika 16: Dvojna kolesivost z radialni razpokami v mokrem srcu.



Slika 17: Nagnjenost k pokanju – najhujša napaka jelovine.





Slika 18: Radialne razpoke le v mokrem srcu.

$U = 15\% \rightarrow U = 8\%$ še enkrat manjša kot pri beljavi in normalni jedrovini. Razlik v difuzivnosti v longitudinalni smeri praktično ni bilo (JERICMIC *et al.* 2004).

Iz tega je mogoče sklepati, da se les MS suši počasneje kot druga tkiva ne le zaradi morebitne višje vlažnosti. Tudi sami smo prišli do podobnih zaključkov. Pri naši jelki je bila difuzivnost MS v radialni smeri signifikantno nižja od difuzivnosti v beljavi (neobj. 2007). Nižja difuzivnost sicer vpliva na počasnejše sušenjev primerjavi z beljavo, vendar jo MS delno kompenzira z morebitno nižjo vlažnostjo.

Vzrokov za nastanek sušilnih »defektov« je v MS veliko. MS praviloma vsebuje debelno sredico (srčevina, angl. *corewood*, nem. *Herzholz*). Njene anatomske, fizikalne in mehanske lastnosti močno odstopajo od normalnega zrelega lesa. V pogledu sušenja in sušilnih defektov predstavlja najbolj problematičen del debla. Zaradi večje frekvence grč v debelni sredici, hkratnega pojava juvenilnega lesa, praviloma močnega pojava reakcijskega lesa in akumuliranih rastijskih napetosti, je veženje in pokanje še posebej pogosto. Zaradi oslabiljene srednje lamele sproščanje napetosti spremlja intenzivno radialno in tangencialno pokanje. Rastne napetosti se vgrajuje v deblo med rastjo. Po Shigou (1988) naj bi bila kolesivost, ki je tako pogosta pri jelki, posledica nastanka mehansko šibke parenhimske barijerne cone (CODIT, stena 4) po površinski ranitvi in sproščanja natezskih radialnih rastijskih napetosti. Odziv drevesa na »neznatne« površinske poškodbe«, ki nastanejo pri poseku, spraviu in gradnji gozdnih

prometnic je naravnost dramatičen in usoden za kvaliteto lesa in sušenje (sl. 14, 15)

Tega se gozdarji največkrat ne zavedajo. Ob ranitvi inducirane krožne razpoke se lahko raztezajo tudi več metrov po deblu. Mnogokrat postanejo vidne šele pri sušenju.

Nadaljnji vzroki za diferencirano krčenje med sušenjem in z njim povezano generiranje sušilnih napetosti, so gostotne razlike med zgoščeno, počasi rastočo debelno sredico in redkejšim lesom, ki začne nastajati po presvetlitvi. Obstajajo tudi drastične razlike v krčenju kompresijskega in normalnega lesa.



Slika 19: Kolesivost v mokem srcu.

Pojav kompresijskega lesa sovпада s hitro višinsko rastjo, zato ga je največ v debelni sredici. Zaradi velikega mikrofibrilnega kota (do pribl. 45°) je njegov aksialni skrček znatno večji (do 6-7 %) od normalnega lesa, zato povzroča veženje in pokanje. Enak učinek ima juvenilni les, ki ima prav tako zelo velik aksialni skrček. Obseg juvenilne sredice je odvisen od hitrosti priraščanja. Če gre za dolgo čakanje v zasenčenju s skromnim priraščanjem, potem je juvenilnega lesa, ki nastaja dve ali tri desetletja, zanemarljivo malo. Od 259 dreves je bilo za jelko značilnih »čakalcev« le 124. K nastajanju sušilnih napetosti lahko prispevajo lokalizirana mokra »gnezda« z manjšo difuzivnostjo, ki se sušijo počasneje od normalnega tkiva in zadržijo vlažnost nad TNCS, tudi potem, ko se prvotno bolj suho tkivo že prične sušiti in krčiti. Posledica je veženje in pokanje (sl. 15, 16).

Izkazalo se je, da problem visoke vlažnosti MS pri sušenju, kot ga opisuje literatura in kot ga nakazuje »nesrečno« ime, sicer obstaja, vendar ni kritičen. Regije z visoko vlažnostjo so bolj ali manj lokalizirane: vlažni »žepi« v JMS in predvsem BMS. V deskah z močno različno vlažnostjo se pojavijo neenaki sušilni pogoji in z njimi sušilne napetosti, ki imajo za posledico pokanje lesa. Večina radialnih in tangencialnih razpok se zasnjuje že v živem drevesu med premikajem debla v vetru in jih omogoča strukturna heterogenost, vgrajene rastne napetosti, učinki ranitev in bakterijska oslabitev srednje lamele v MS. Večinoma se pokažejo šele med sušenjem.

Kaj storiti? Mokremu srcu se očitno ne moremo izogniti, lahko pa skrajšamo obhodnjo in nekoliko strnemo sklop ter tako pospešimo zgodnejše čiščenje vej. Tako bo manj štrcljev debelih vej, ki so še posebej problematični za okužbo in razvoj mokrega srca. Predvsem pa je treba preprečiti (tudi najmanjše) poškodbe, ki »normalno« nastajajo med podiranjem, pravilom in gradnjo gozdnih prometnic. Pred sušenjem bi bilo dobro izločiti deske z izrazitim mokrim srcem in jih sušiti posebej. Hkrati je treba pospešiti raziskave biologije nastanka mokrega srca.

9 POVZETEK

Mokro srce ali mokrina (MS) pri navadni jelki (*Abies alba* Mill.) je modificiran les z nenormalno visoko vlažnostjo. MS lahko nastane v jedrovini (jedrovinsko mokro srce, JMS) in/ali v beljavi (beljavno mokro srce, BMS). Vlažnost JMS je lahko enaka ali (večinoma) nižja kot v beljavi, medtem ko je vlažnost BMS primerljiva z vlažnostjo beljave.

MS lahko nastane bodisi v jedrovini (jedrovinsko mokro srce, MS) in/ali v beljavi (beljavno mokro srce, BMS).

Temnejša barva MS lahko sega od napojenega videza, preko svetlo sive, temnejše rjave do črnkaste diskoloracije. Kljub splošnemu prepričanju, da je MS posledica prisotnosti bakterij, bakterijski izvor MS ni splošno priznan. Na glive so redko naleteli v MS, vendar utegnejo imeti odločilno vlogo pri nastanku »patološkega« BMS.

MS obdajata dva tipa suhe cone (SC): (a) »Abscisijska« SC je v vlogi vzdrževanja homeostaze znotraj debla, pri čemer vzpostavlja ravnovesje med beljavo in listno površino. Posledica je abscisija najbolj notranjega ostarelega dela beljave. (b) »Poškodben« SC je rezultat poškodb prevodnih vodopredvodnih trahealnih elementov v beljavi in sproščanja hidrostatske tenzije z verjetno udeležbo umirajočih parenhimskih celic. Za MS je poleg visoke vlažnosti značilna visoka koncentracija kationov in fenolov, vonj po maščobnih kislinah in nizek ozmotski potencial, daje misliti, da utegne biti akumulacija tekočine v MS ozmotske narave. Očitna dehidracija MS nakazuje njegovo možno vlogo kot vodnega depoja za potrebe podaljšanih suš. Izvor vode v MS doslej ni bil zadovoljivo pojasnjen. Vnos vode lahko poteka po več poteh: (a) nastajanje presnovne vode kot rezultat respiracije med razkrojem; adsorpcijsko in retencijsko kapacitet povečuje bakterijska sluz in vioka koncentracija ekstraktivov. (b) Kapilarnost, ko pridejo poškodovani aksialni prevodni trahealni elementi v neposreden kontakt z zunanjim rezervoarjem proste vode (padavine, voda v tleh): penetracija skozi štrclje mrtvih vej in skozi razkrojene/poškodovane debelejšje korenine. (c) Ozmotski transport iz korenin (»kreninski tlak«) in beljave.

Zaradi bakterijske korozije srednje lamele med celicami, so lahko trdnostne lastnosti in elastičnosti MS nižje kot v beljavi in normalni jedrovini. V naši študiji (neobj. 2007) nismo našli trdnejše zveze med starostjo, drevesnimi dimenzijami, rastnostjo in pojavom JMS in BMS. Prisotnost MS vpliva na počasnejše sušenje lesa v primerjavi z normalno jedrovino in beljavo, vendar ne samo zaradi morebitne višje vlažnosti, temveč tudi zaradi manjše difuzivnosti. Pogosto pokanje v MS pripisujemo zgradbeni/anatomski heterogenosti zlasti debelne sredice (juvenilni in kompresijski les, grče), nepravilni razporeditvi vlažnosti, drastični menjavi lesne gostote po presvetlitvi, vgrajenim rastnim napetostim, slabitvi srednje lamele in površinskim ranam, ki imajo za posledico nastanek

parenhimske barijerne cone, ki predstavlja začetek tangencialnih razpok (kolesivosti). Na splošno ta šibka mesta popustijo šele, ko jih izpostavimo sušilnim napetostim.

10 SUMMARY

Wetheart (WH) in silver fir (*Abies alba* Mill.) is modified wood with an anomalously high moisture content (MC). WH can form both in the heartwood (heartwood wetheart, HWH) and/or in the sapwood (sapwood wetheart, SWH). MC in HWH may be equal to or (mostly) lower than the sapwood, whilst the MC of SWH is comparable to MC of sapwood. The darker color of WH can range from water-soaked, light gray to deeper browns, and blackish discolorations. Despite the common belief that WH is a result of bacterial presence, bacterial origin of WH is not universally accepted. Fungi have been rarely encountered in the WH. They might have a decisive role in formation of the »pathological« SWH.

WH is sourrained by two types of dry zone (DZ): (a) »Abscession« DZ functions to maintain homeostasis within a stem, keeping living sapwood in balance with leaf area, resulting in the abscission of the innermost senescent sapwood. (b) »Injury initiated« DZ results from damage to water conducting tracheary elements in sapwood and subsequent release of hydrostatic tension with probable participation of dying parenchyma cells. In addition to high MC, WH is characterized by high cation concentration and phenols, odour of fatty acids, and low osmotic potential than indicating that accumulation of liquid in wetwood might be osmotic in nature. Obvious dehydration of WH implies its probable role as water depot for needs in prolonged droughts. The origin of the WH- water has never been satisfactorily explained. Input of water can be via several routes: (a) Production of metabolic water as a result of respiration during decomposition; adsorptive and moisture holding capacity are increased by bacterial of slime and heavy deposits of extractives. (b) Capillarity when severed axial conducting tracheary elements are brought into immediate contact with external reservoirs of free water (precipitation, soil-water): penetration through dead branch stubs and decayed/damaged thicker roots. (c) Osmotic transport from roots (»root pressure«) and from sapwood.

Due to the bacterial corrosion of the middle lamella between cells strength properties and elastic

modulus of WH may be lower than in sapwood and normal heartwood. In our study (unpublished) no close relationship between age, tree dimensions, tree vigour, and occurrence of HWH and SWH could be found.

The presence of WH causes the lumber to dry more slowly than lumber with normal heartwood and sapwood of the same MC, not only because of higher MC, but also because of lower diffusivity. Frequent checking in WH is attributed to the structure/anatomical heterogeneity esp. in the corewood (juvenile- and compression wood, knots), uneven MC distribution, drastic change of wood density after exposition to light, incorporated growth stresses, weakening of the middle lamella and superficial wounding resulting in the formation of the parenchymatic barrier zone – an incipient form of ring shake. Generally these weak areas do not actually rupture until subjected to shrinkage stresses.

11 REFERENCE

- BAUCH, J. 1973. Biologische Eigenschaften des Tannensterbens. Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft št. 93: 213-224.
- BAUCH, J. 1980. Variation of wood structure due to secondary changes. V: Natural variations of wood properties: 69-97. Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft št. 131, Hamburg-reinbek, 69-97.
- BAUCH, J. 1983. Biological alterations in the stem and root of fir and spruce due to pollution influence. V: B. Ulrich, J. Pankrath (izd.) Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems: 377-386. D. Reidel Publishing Company; Dordrecht, Netherlands.
- BAUCH, J., HÖLL, ENDEWARD, R. 1975a. Some aspects of wetwood formation in fir. *Holzforchung* 29(6):198-205.
- BAUCH, J. P., KLEIN, A., FRÜHWALD, BRILL, H. 1975b. Alterations of wood characteristics in *Abies alba* Mill. due to »fir-dying« and considerations concerning its origin. *Eur. J. For. Pathol.* 9(6):321-331.
- 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.
- BERCHTOLD, R., ALCUBILLA, M., FOERST, K., REHFUESS, K.E. 1981. Standortkundliche Studien zum Tannensterben: Kronen- und Stammerkmale von Probestämmen aus fünf bayerischen Bestände. *Eur. J. of For. Pathol.* 11(4):233-247.
- BOSSHARD, H. H. 1967. Über die fakultative

- Farbkernbildung. Holz Roh- Werkstoff 25:409-416.
- BRILL, H., KLEIN, P., FRÜHWALD, A., BAUCH, J. 1980. Alterations of wood characteristics in *Abies alba* Mill. Due to fir-drying. V: Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft št. 131, Hamburg-Reinbek, 195-205.
- 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.
- 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.
- 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
- COUTTS, M. P., RISBETH, J. 1977. The formation of wetwood in Grand fir. Eur. J. For. Path. 7:13-22.
- FUKAZAWA, K., UJIE, M., LEE, K. Y., ISHII, T. 1985. Inorganic constituents in wood in relation to wetwood and crystal formation. Symposium on forest products research international achievements and the future: 22-26 Apr. 1985. v.1:16.15.1-16.15.9
- HAYGREEN, J.K., WANG, S. S. 1966. Some mechanical properties of aspen wetwood. For. Prod. J. 16(9):118-119.
- HENKEL, W. 2000. Beobachtungen zur Auto-Revitalisierung der Weisstanne (*Abies alba* Mill.). V: Proceedings of the 9th International European Silver Fir Symposium. IUFRO WP:1.05-16. Skopje.
- HOLZ-LEXIKON 1962, 1988 1. in 2. izd. DRW-Verlag, Stuttgart.
- HUGENTOBLE, U. G. 1965. Zur cytologie der Kewrnholzbildung. Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 110(2):321-342.
- JEREMIC, D., COOPER, P., SRINIVASAN, U. 2004. Comparative analysis of balsam fir wetwood, heartwood, and sapwood. Can. J. For. Res. 34:1241-1250.
- KLEIN, P., BAUCH, J., FRÜHWALD, A. 1979. Nasskerneigenschaften von Tannenholz. Holz-Zentralblatt 105, 101:1465-1466.
- KLEIN, E. 1992. Nasskern der Weisstanne und Wunden. Allgemeine Forst und Jagdzeitung 163(6):101-105.
- KNUTSON, D. M. 1973. The bacteria in sapwood, wetwood, and heartwood of trembling aspen. Can. J. Botany 51(2):498-500.
- KOZLIK, C. J., KRAHMER, R. L., LIN, R. L. 1972. Drying and other related properties of western hemlock sinker heartwood. Wood and Fiber 4(2):99-111.
- KUČERA, L. J. 1990- Der Nasskern, besonders bei der Weisstanne. Schweiz. Z. Forstwes. 141(11):892-908.
- LAGERBERG, T. 1935. Barrtgrädens Vattved /mokra srca pri iglavcih/. Svenska Skogsvardsforeningens Tidskr. 33(3):177-264.
- LARSEN, J. B. 1986. Das Tannensterben: Eine neue Hypothese zur Klärung des Hintergrundes dieser rätselhaften Komplexkrankheit der Weisstanne (*Abies alba* Mill.) Forstwiss. Cbl. 105:382-395.
- LIESE, W., DUJESIEFKEN, D. 1996. Wound reactions of trees. V: Forest trees and palms: diseases and control. Izd. S.P. Raychaudhuri & Karl Maramorosch, Oxford & IBH Publ. Co. Pvt. Ltd., new Delhi, Calcutta, 95-109.
- MICHELS, P. 1943. Der Naßkern der Weißtanne. Holz Roh-Werkstoff 6(3):87-99.
- 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.
- NEGER, F. W. 1908. Das Tannensterben in den sächsischen und anderen deutschen Mittelgebirgen. Thar. Forst. Jb. 85: 201.
- NOBUCHI, T., HARADA, H. 1983. Physiological features of the »white zone« of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) – cytological structure and moisture content. Mokuzai Gakkaishi 29(12):824-832. (v angleščini).
- PASSIALIS, C., TSOUIMIS, G. 1984. Characteristics of discoloured and wetwood in fir. IAWA Bull. New Ser. 5(2): 111-120.
- RAYNER, A. D. M., BODDY, L. 1988. Fungal decomposition of wood. John Wiley & Sons, Chichester, itd.
- SACHS, I. B., WARD, J. C., KINNEY, R. E. 1974. Scanning electron microscopy of bacterial wetwood, sapwood, and normal heartwood in poplar trees. V: Proc 7th Ann. Scanning Electron Microscopy Plant Sci. IIT. Res. Inst., Chicago, 453-460.
- SCHINK, B., WARD, J. C., ZEIKUS, J. G. 1981 a. Microbiology of wetwood: Importance of pectin degradation and *Clostridium* species in living trees. Applied and Environmental Microbiology 42(3):526-532.
- SCHINK, B., WARD, J. C., ZEIKUS, J. G. 1981 b. Microbiology of wetwood: role of anaerobic bacterial population in living trees. J. Gen. Microbiol. 123: 313-322.
- SCHINK, B., WARD, J. C. 1984. Microbic and anaerobic bacterial activities involved in formation of wetwood and discoloured wood. IAWA Bull. New Ser. 5(2): 105-109.
- SCHNEIDER, M. H., Zhou, L. 1989. Characterization of wetwood from four balsam fir trees. Wood and Fiber Science 21(1):1-16.
- SCHROEDER, H. A., Kozlik, C. J. 1972. The characterization of wetwood in western hemlock. Wood Sci. And technol. 6(2):85-94.
- SCHUCK, H. J. 1980. Schadbild und Ätiologie des Tannensterbens. I. Wichtung der Krankheitssymptome. Eur. J. For. Path. 10(2/3):125-135.

- SCHUCK, H. J. 1981. Untersuchungen über die Wasserleitung in am Tannensterben erkrankten Weisstannen (*Abies alba* Mill.) Forstwiss. Cbl. 100:184-189.
- SCHUCK, H. J. 1982. Die Bedeutung des Nasskerns für das Tannensterben. Holz-Zentralblatt 108, 23:225-336.
- SCHÜTT, P. 1981. Erste Ansätze zur experimentellen Klärung des Tannensterbens. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 132(6):443-452.
- SCHÜTT, P. 1994. Das Tannensterben in Mitteleuropa - neue Erklärungsversuche. Kolloquium "Genetik und Waldbau der Weisstanne". Dresden-Pillnitz.
- SHAIN, L. 1967. Resistance of sapwood in stems of loblolly pine to infection by *Fomes annosus*. Phytopathology 57:1034-1045.
- SHIGO, A. L. 1986. A new tree biology. Shigo and Trees, Associates, 4 denbow Road, Durham, new Hampshire.
- SHORTLE, W. C. 1990. Ionization of wood decay during previsual stages of wood decay. Biodeterioration research 3:333-348.
- SHORTLE, W. C., MENGE, J. A., COWLING, E. B. 1978. Interaction of bacteria, decay fungi, and live sapwood in discoloration and decay of trees. Europ. J. For. Res. 3:293-300.
- SHORTLE, W. C., BAUCH, J. 1986. Wood characteristics of *Abies balsamea* in New England states compared to *Abies alba* from sites in Europe with decline problems. IAWA Bull. 7(4):375-387.
- SHORTLE, W. C., SMITH, K. T., DUDZIK, K. R. 1996. Decay diseases of stemwood: detection, diagnosis, and management. V: Forest trees and palms: diseases and control. Izd. S.P. Raychaudhuri & Karl Maramorosch Oxford & IBH Publ. Co. Pvt. Ltd., new Delhi, Calcutta, 95-109.
- TORELLI, N. 1978. Beitrag zur Ökologie und Physiologie der fakultativen Farbkernbildung bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.). Diss. Biowiss. Fak. Humboldt- Univ., Berlin.
- TORELLI, N. 1984. The ecology of discoloured wood as illustrated by beech (*Fagus sylvatica* L.). IAWA Bull. N.s. 5:121-127.
- TORELLI, N. 1995. Reaction of beech and silver fir to mechanical wounding in view of CODIT model concept. Acta pharmaceutica 2, suppl. I:209-212.
- TORELLI, N. 2006. Vpliv razvoja, staranja in poškodovanj drevesa na lastnosti in kvaliteto lesa. Goz.vestn. 64(9):428-441.
- 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.
- TORELLI, N., ČUFAR, K. 1994. Electrical resistance to determine the tree condition. Proc. European symposium on nondestructive evaluation of wood, vol. 2:469-481. Univ. of Sopron, Hungary.
- 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.
- TORELLI, N., TRAJKKOVIĆ, J., SERTIĆ, V. 2006. Influence of phenolic compounds in heartwood of silver fir (*Abies alba* Mill.) on the equilibrium moisture content. Holz als Roh- und Werkstoff 64:341-342.
- WALTER, M. 1993. Der pH-Wert und das vorkommen niedermolekularer Fettsäuren im Nasskern der Buche (*Fagus sylvatica* L.). European Journal of Forest Pathology 23(1):1-10.
- WARD, J. C. 1984. The effect of wetwood on pulsed-current resistance in lumber before and during kiln-drying. Wood Fiber Sci. 16(4): 598-617.
- WARD, J. C. 1986. The effect of wetwood on lumber drying times and rates: an exploratory evaluation with longitudinal gas permeability. Wood Fiber Sci. 18(2): 288-307.
- WARD, J. C., ZEIKUS, J. G. 1980. Bacteriological, chemical and physical properties of wetwood in living trees. V: Natural variations of wood properties, izd. J. Bauch:133-165. Mitt. Der Bundesforschungsanstalt
- WARD, J. C., PONG, W. Y. 1980. Wetwood in trees: a timber-resource problem. United States Department of Agriculture, Forest service Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station general technical Report PNW - 112.
- WARD, J. C., ZEIKUS, J. G. 1980. Bacteriological, chemical and physical properties of wetwood in living trees. In Natural variations of wetwood in living properties. Izd. J. Bauch. Mitt. Bundesforschungsanstalt. Forst Holz wirtsch. No. 131: 133-165.
- WILCOX, W. W. 1968. Some physical and mechanical properties of wetwood in white fir. For. Prod. J. 18(12):27-31.
- WILCOX, W. W., PONG, W. Y. 1971. The effect of height, radial position, and wetwood on white fir wood properties. Wood and Fiber 4(4):272-277.
- WILCOX, W. W., SCHLINK, C. G. R. 1970. Absorptivity and pit structure as related to wetwood in white fir. Wood and Fiber 2(4):373-379.
- YAOLI, Z., LIPING, C., YONGJI, X. 2006. Aspirated pits in wetwood and micromorphology of microbial degradation in subalpine fir. Journal of Nanjing Forestry 30(1):53-56. SpringerLink - Journal Article
- ZIMMERMAN, M. H. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, etc.