

UDK 630*423.1:630*425.1:630*851:630*174.7 Abies alba Mill.

Nekateri ksilotomski, fiziološki in gozdno gojitveni vidiki umiranja jelke v Sloveniji***Some Xylotomical, Physiological and Silvicultural Aspects of Silver Fir Dieback in Slovenia (NW Yugoslavia)****Einige xylotomische, physiologische und waldbauliche Aspekte des Tannensterbens in Slowenien**

Nikolaj TORELLI,* Katarina ČUFAR,** Dušan ROBIČ***

Izvleček

Podana je analiza umiranja jelke v Sloveniji (SZ Jugoslavija) z vidika nazadovanja rasti ter nekaterih fizioloških in histometričnih posebnosti nastajanja prirastnih plašev. Zabeležena je ozka korelacija med mikrorastišnimi parametri in umiranjem. Po letu 1950 se pojavlja drastično nazadovanje rasti, ki se odraža v manjšem temeljničnem prirastu. Pogoste so tudi nesklenjene ali manjkajoče branike. Višinski prirastek je zmanjšan le pri močno prizadetih drevesih. V splošnem delež ostane lesa in dimenzije traheid ostanejo nespremenjene. Pojav suhe cone v beljavi, ki mu sledi nastanek mokrega srca, je verjetno posledica hitre redukcije krošnje. Diskutiran je fiziološki mehanizem nastanka mokrega srca v beljavi jelke in njegova podobnost z nastankom rdečega srca pri bukvi.

Synopsis

The silver fir dieback in Slovenia (NW Yugoslavia) was evaluated and the growth depression, some physiological and histometrical aspects of growth layer formation investigated. The drastic growth depression after 1950 was reflected in the poor basal area increment and discontinuous as well as missing rings. Only in the most diseased trees was the height increment affected. Generally the latewood percentage and tracheid characteristics remained unchanged. The pure physiological mechanism of wetwood formation in sapwood of fir and its comparison with the red heart formation in beech is discussed. A strong correlation between microsite parameters and dieback was observed.

Auszug

Es wurde das Tannensterben in Slowenien (NW Jugoslawien), Zuwachsdpression, einige physiologischen und histometrischen Aspekte der Jahringbildung untersucht. Erhebliche Zuwachsminderung nach dem 1950 spiegelt sich im armen Grundflächenzuwachs und unvollständigen bzw. ausfallenden Jahringbildung. Spätholzanteil und Tracheideigenschaften blieben im allgemeinen unverändert. Die Möglichkeit eines reinphysiologischen Mechanismus von Naßkernbildung im Splintholz der Weißtanne und derer Vergleich mit der Rotkernbildung bei der Rotbuche wurden diskutiert. Ein straffer Zusammenhang zwischen den Mikrostandortparametern und dem Tannensterben wurde festgestellt.

Uvod

Po najnovjših opazovanjih Inštituta za gozdno in lesno gospodarstvo v Ljubljani iz leta 1985 (1) je zdravstveno stanje jelke v Sloveniji naslednje:

navidezno neprizadeta drevesa	6,1 %
rahlo nazadujoča drevesa	9,5 %
nazadujoča drevesa	14,4 %
resno ogrožena drevesa	23,3 %
umirajoča drevesa	46,7 %

* Skrajšana verzija naročenega referata »Histometrical, dendrometrical analyses and other biological symptoms related to fir dieback in Slovenia«, ki je bil objavljen v Proceedings 18. IUFRO svetovnega kongresa. Div. 5: 184—196 in ki bo v nekoliko spremenjeni obliki izšla še v IAWA Bul. 9.

* Prof. dr. mag. dipl. ing. — YU, BF VTOZD za lesarstvo, Ljubljana.

** Asist. mag. dipl. ing. — YU, BF VTOZD za lesarstvo, Ljubljana.

*** Pred. mag. dipl. ing. — YU, BF VTOZD za gozdarstvo, Ljubljana.

Domnevno se lesne lastnosti obolelih dreves spremenijo.

Material in metode

Na reprezentativnem jelovo-bukovem rastišču (Abieti-Fagetum dinaricum omphalodetosum & haquetietosum) na krasu v bližini Pokojišča pri Vrhniku smo v marcu 1985 posekali 22 jelovih (*Abies alba* Mill.) vzorčnih dreves in jih vizualno ocenili kot:

1 — navidezno zdrava (št. 24, 25, 26, 27, 29),

2 — drevesa z drastično redukcijo listne površine in z razvito sekundarno krošnjo (št. 3, 4, 6, 7, 8, 22, 23),

2 — drevesa z vmesnimi značilnostmi (št. 9, 10, 11, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 28).

Za meritve smo odvzeli v povprečju enajst kolutov na drevo. Vsa

drevesa so bila vladajoča ali sovladajoča, stara 142—236 let, s premerom v prsni višini 43—74 centimetrov in s totalno višino 24,0—36,0 metrov. Za vsa drevesa smo izdelali debelne analize in po dendroloških kriterijih lokalizirali nesklenjene in manjkajoče branike oziroma prirastne plašče. Na treh nivojih smo gravimetrično izmerili vlažnostne profile. Analizirali smo višinsko, debelinsko, temeljnično in volumensko rast in prirastek.

V obdobju od 1964 do 1982 smo na sedmih rastiščih v Sloveniji sistematično opazovali 2383 dreves, pri čemer smo simptom propadanja ocenjevali po gozdarski klasifikaciji IUFRO.

Pri dveh drevesih, ocenjenih z 1, in pri dveh, ocenjenih s 3, smo po Morkovih (2) kriterijih na treh nivojih primerjali delež kasnega lesa za obdobji pred letom 1950

(tj. predpostavljen začetek deklinacije jelke) in po njem. Preliminarno smo merili dolžine traheid in debeline celičnih sten za dve navidezno zdravi in dve nazadujoči jelki za obdobje po letu 1950.

Za testiranje osmotskega vodnega transporta iz beljave v mokrino skozi suho cono kot »semipermeabilno membrano« smo izdelali napravo. Ploščice, ki so služile kot semipermeabilna membrana med ekspresatom mokrega srca in beljave, so imele 38 mm v premeru in bile debele 2—4 mm in smo jih izsekali takoj po poseku.

Rezultati in diskusija

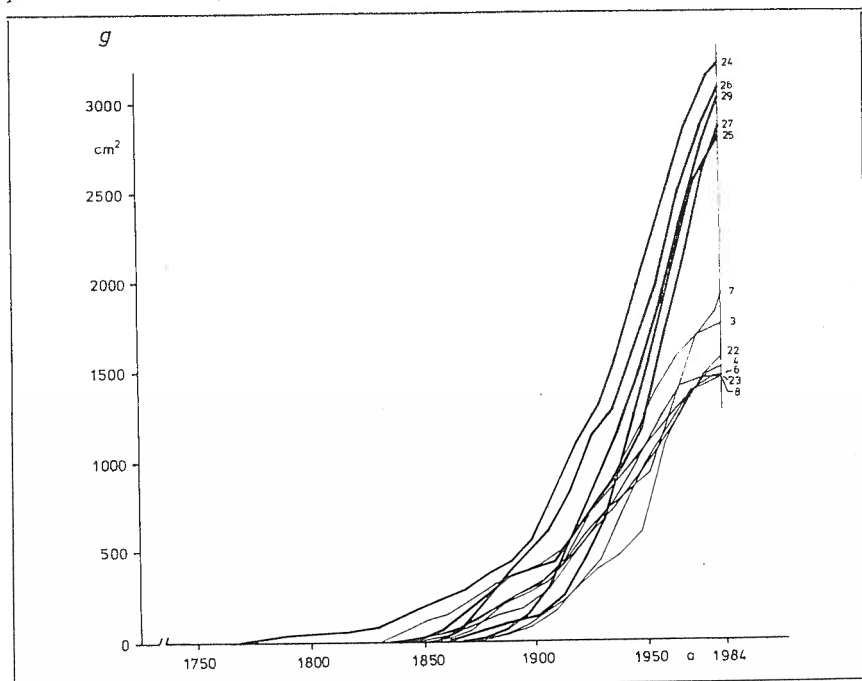
Odvisno od stopnje poškodovanosti obolela drevesa vselej izkazujejo bolj ali manj izrazito usihanje temeljnične rasti in prirasta, začeni v zgodnjih petdesetih letih (sl. 1). Pri osmih testnih drevesih (št. 3, 4, 6, 7, 8, 10, 21 in 23) smo opazili dodatni drastični padec po letu 1970. V nasprotju z nemškimi opazovanji (3) suho poletje 1976 ni bistveno vplivalo na rast drevja.

Zaradi izostrenih fizioloških gradientov se širina prirastnega plašča pri obolelih drevesih bazipetalno drastično zmanjšuje (sl. 2). Pri najbolj prizadetih primerkih je mogoče zaslediti neskljenjene oziroma manjkajoče prirastne plašče vse bliže krošnji (sl. 3), kar je mogoče pripisati hitro zmanjšujoči se listni površini. Znano je, da kambijevo rast pretežno uravnava bazipetalni tok fotosintetskih produktov, zlasti ogljikovih hidratov in hormonskih rastnih regulatorjev. Vsak zunanji vpliv na terminalno rast (npr. vodni deficit, zračna polucija itd.) listnih primordijev vpliva v določeni meri na rast (4, str. 105). Prav tako je logično predpostaviti, da krošnjiški indeks, listna površina in njena presnovna aktivnost vplivajo na ksilogenezo vzdolž debla. Ko se drevje stara, pri čemer postajajo spodnje veje fiziološko neučinkovite oziroma se čistijo, se relativna višina maksimalne debeline prirastnega plašča postopoma umika navzgor. Pri obolelih drevesih z rastišč, ki jih je prizadela polucija, je mogoče opazovati podoben pomik maksimalne debeline prirastnega plašča, ki pa je še bolj izražen kot sicer.

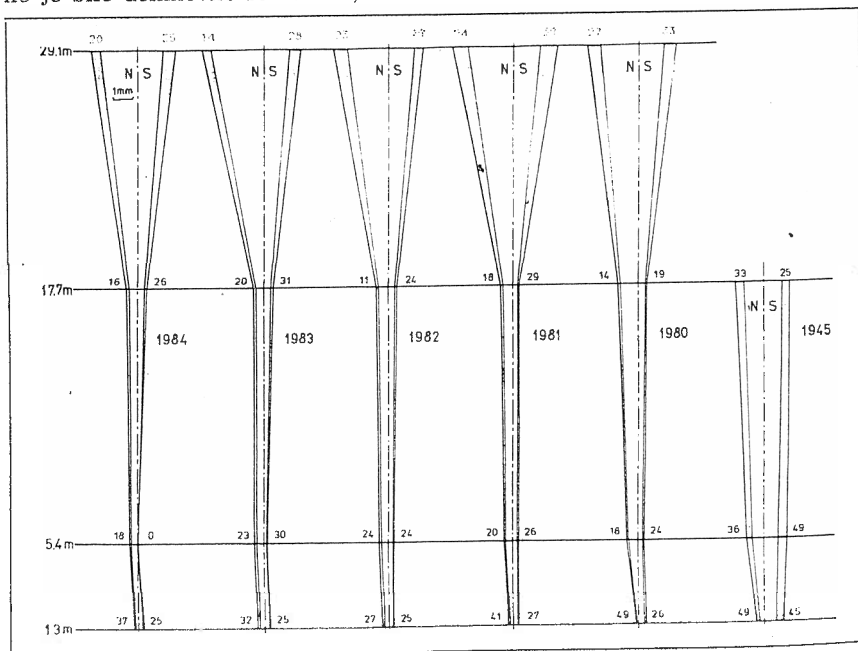
Isto velja za prevladanost (supresijo), ki se prav tako odraža v postopni redukciji ksilemske produkcije, pri čemer se vse več ksilema odlaga v zgornjem delu debla. S stopnjevanjem prevladanosti kambij na drevesni bazi tvori le še neskljenjene prirastne plašča ali pa preneha z delitvijo, pri čemer je rast vse bolj omejena le na območje krošnje (4, str. 107). Še več, sezonsko trajanje kambijeve rasti je pri prevladanih dre-

vesih često krajše kot pri vladajočih. Kozlowski in Peterson (1962 iz 4, str. 108) sta opazovala progresivno zakasnitev začetka kambijeve rasti v spodnjem delu debla z naraščajočo stopnjo prevladanosti pri *Pinus resinosa*. Hud vodni deficit utegne imeti podoben učinek, ki se prav tako kaže v pojavu neskljenjenih in manjkajočih prirastnih plaščev oziroma branik (5, str. 175). Naša preliminarna opazovanja potrjujejo, da

Slika 1. Temeljnična rast navidezno zdravih (debela linija) in močno prizadetih dreves (tanka linija)



Slika 2. Navpični porazdelitev radialne rasti na severni in južni strani pri močno prizadetem drevesu št. 7 za zadnjih 5 let in za leto 1945, ko je bilo domnevno še zdravo, z odstotnim deležem kasnega lesa

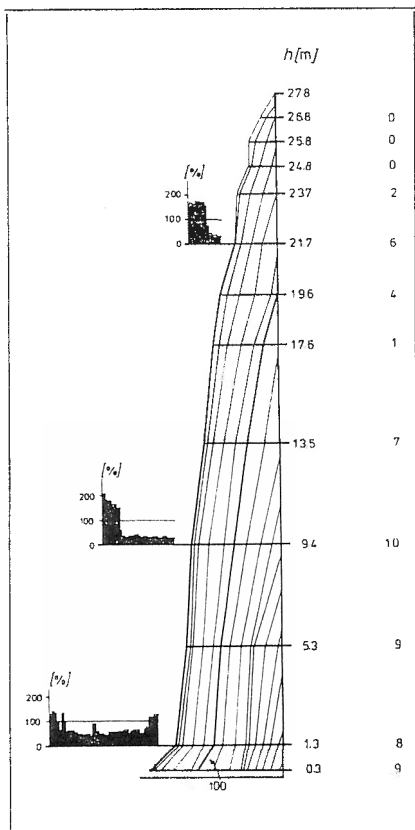


obolela drevesa z rastišč, ki jih je prizadela zračna polucija, izkazujejo primerljive spremembe.

Zanimivo je, da usiha višinska rast le pri najbolj prizadetih primerkih (sl. 4). Očitno terminalni poganjek reagira zadnji, tako da izkazuje analiza višinske rasti razmeroma majhne razlike med prizadetimi in vizualno neprizadetimi drevesi. Včasih razlik ni mogoče dokazati.

Primerjalna analiza deleža kasnega lesa na treh nivojih pri obolelih in navidezno neprizadetih drevesih ne kaže signifikantnih razlik za obdobje pred in po letu 1950. Deleži so podobni tistim, kot jih je opisal in grafično predstavil Ylinen (1951 iz 6) za rdeči bor, za katerega je značilen maksimum deleža kasnega lesa v branikah, širokih 1—2 mm, s tendenco padanja v smeri širših in ožjih branik (sl. 2). Značilno za obolela drevesa je, da zlasti na bazi izkazujejo izrazito oster prehod med ranim in kasnim lesom. V nasprotju z Ecksteinom et al. (7) in Ecksteinom in Liesejem (8) povečanega deleža kasnega lesa pri obolelih jelkah nismo opazili.

Slika 3. Močno prizadeto drevo št. 23: debelna analiza, vlažnostni profili in število nesklenjenih oz. manjkajočih branik na več nivojih



Zdi se, da je radialni premer traheid odvisen od ravnega hormona, ki se tvori v iglicah med njihovim aktivnim podaljševanjem, medtem ko je debelina stene v tesni zvezi s povečano dosegljivostjo asimilatov. Dasi imata oba procesa izvor v iglicah, sta fiziološko neodvisna in se njuna maksimalna učinkovitost ne realizira v različnem času (9). Ker oba procesa vključujeta transport, se formirajo fiziološki gradienti navzdol po deblu. Zato so nastale traheide različne glede na lego v deblu in čas nastanka v prirastnem plašču. Ko se dimenzije debla s časom povečujejo, se zaradi spremenjenih proporc drastično spreminjajo tudi fiziološki debelnostni gradienti (prim. 9). V tej miselni zvezi je mogoče začetek tvorbe kasnega lesa pripisati usihajoči oskrbi z avksinom, ki sledi prenehanju terminalne rasti. Oster prehod med ranim in kasnim lesom je često povezan z redukcijo rasti, ker prenehanje rasti iglic in fotosintezna zrelost sovpadata, kadar rast krošnje upada (9), na drugi strani pa se tvori prehodni les, če se fiziološka gradienta prekrivata ali medsebojno učinkuje-

ta, kar se navadno zgodi v mladih drevesih in pri hitro rastočih starejših drevesih. Opazovani oster prehod med ranim in kasnim lesom v bazalnem delu obolelih dreves je vsekakor mogoče pojasniti v smislu Larsonove interpretacije.

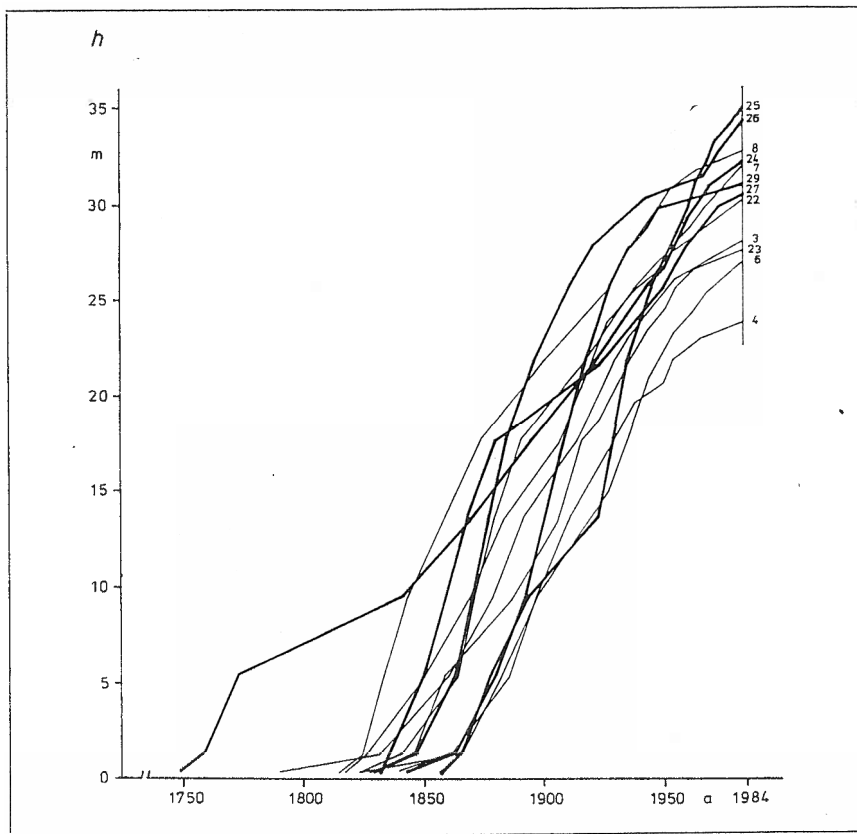
Preliminarne meritve dolžin traheid in debelin njihovih sten pri obolelih in pri navidezno zdravih drevesih niso pokazale signifikantnih razlik, tako da nismo mogli potrditi Brilliovih (10) niti Ecksteinovih et al. (7) rezultatov, ki izkazujejo zmanjšanje oziroma povečanje.

Iz dobljenih rezultatov lahko zaključimo, da so nastale rastne in strukturne spremembe primerljive s tistimi, ki jih povzročata vodni deficit ali pa prevladanost. Slikovito bi jih lahko označili kot stradanje kambija.

Vsa testirana drevesa izkazujejo bolj ali manj izrazito tvorbo mokrin, katerih določene oblike naj bi veljale kot simptomi umiranja jelke. Načelno ločimo pri jelki dva tipa mokrin:

a) mokrina, ki se razvije na pred-

Slika 4. Višinska rast navidezno zdravih (debela linija) in močno prizadetih dreves (tanka linija)



hodno nastali svetli oziroma neobarvani jedrovini in

b) nepravilna ali jezikasta mokrina v beljavi.

Doslej si niso edini glede vzrokov, ki vodijo v nastajanje mokrine v živih drevesih (11). Po Wardu in Zeikusu (12) naj bi bila invazija in preživetje bakterij bistvena predpogoja za sprožitev in tvorbo mokrine. Ker z vsemi izolacijami iz mokrine niso dokazali prisotnosti bakterij, bakterijski izvor mokrin ni splošno sprejet in prav mogoče je, da pride do njihovega nastanka po čisto fiziološki poti. Ob tem je treba pripomniti, da bakterije niso nujno neposreden vzrok za tvorbo mokrine. Lahko se naselijo šele po tem, ko se je vlažnost lesa povečala. Še več, bakterije so izolirali tudi iz dreves z očitno normalnim lesom in iz beljave in jedrovine primerkov z mokrino (12). Glive se pojavijo v lesu šele v kasnejšem stadiju, ko se je posušila krošnja (13).

Tvorbi nepravilne mokrine v beljavi jelke predhodi vidna dehidracija — situacija, ki močno spominja na tvorbo rdečega srca pri bukvi (prim. 14).

Predstavljamo si, da se pri umirajočih jelkah s pospešeno defoliacijo beljava ne transformira v jedrovino, temveč se intenzivno dehidrira, čemur pogosto sledi tvorba mokrine. Suha cona med mokrino in beljavo utegne biti končni rezultat dehidracije beljave, ki jo povzroča drastična redukcija krošnje skupaj z nekaterimi drugimi abiotskimi ali biotskimi dejavniki.

V tem kontekstu je treba omeniti, da je Coutts (15) opazoval suhe cone, ki so se tvorile v beljavi konifer, kot odziv na infekcijo s *Fomes annosus*. Voda se je transportirala iz inficiranih delov hlovdov v neinficirane verjetno zaradi sproščanja hidrostatske tenzije. Predpostavil je, da je infekcija s *Fomes annosus* poškodovala »tesnilni« mehanizem z razgradnjo pikenjskih torov ali celičnih sten. V deblih vrste *Abies grandis*, ki jih je inokuliral s *Fomes annosus*, je opazoval dehidracijo, ki se pojavlja daleč onstran meja glivne infekcije zlasti v »občutljivi« notranji beljavi. Zaključil je, da

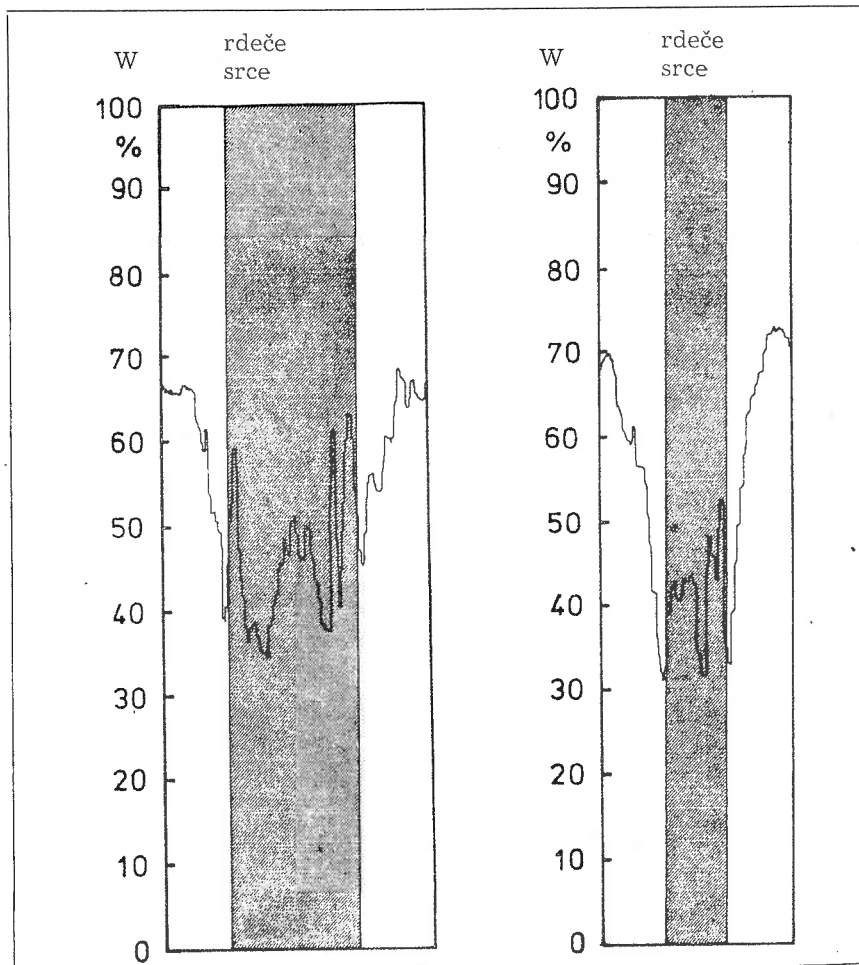
utegnejo biti nekatere snovi, ki difundirajo iz inficiranih regij, odgovorne za začetek nadomeščanja vode s plini v traheidah, in sicer preko delovanja na žive parenhimske celice. Suhe cone so se prav tako tvorile v živem ksilemu iglavcev, v katere je injiciral razredčene raztopine toksičnih kemikalij (16). Rezultate si razlaga s tvorbo in sproščanjem snovi iz umirajočih parenhimskih celic, ki naj bi povzročile plinsko embolijo v vodnih stolpcih pod tenzijo. V nadaljnjem eksperimentu sta Coutts in Risbeth (17) inducirala dehidracijo in kasnejšo tvorbo mokrine tako, da sta injicirala živosrebrni klorid v beljavo rastočih jelk.

Menimo, da utegne imeti dehidracija v suhi coni podoben učinek na parenhimske celice kot razredčene raztopine toksičnih kemikalij, to je postopno umiranje s spremenjenim metabolizmom (prim. 18) vključujoč razvijanje etilena (prim. 19, str. 204, 11, str. 292). Končno sodbo o pomenu dehidra-

cije si pridržujemo, dokler ne bomo zbrali več podatkov.

Zaradi dejstva, da v živem drevesu koeksistirajo vlažna beljava, mokrina in suha cona med njima, smo predpostavili možnost osmotskega transporta iz beljave v mokrino. Preliminarni eksperimenti z ekspresatom mokrine in beljave, ločenima s suho cono, ki je vsebovala tanko plast mokrine s hipotetično semipermeabilno membrano med njimi, nakazujejo možnost osmotskega transporta iz beljave v mokrino. Vsekakor je permeabilnost »membran« zelo nizka (prim. 20), saj smo v nekaterih poskusih zabeležili le šibak vodni tok ($1,5 \text{ cm}^3/12 \text{ h}$), v nekaterih pa nobenega. Kadar je prišlo do osmotskega transporta, so suhe cone ostale suhe, sicer so se napojile. Z eksperimenti nadaljujemo. Coutts in Risbeth (17) sta si predstavljala, da je lahko gibanje vode v mokrino posledica ugotovljene razlike v osmotskem tlaku med beljavo in mokrino, ki naj bi jo povzročila akumulacija me-

Slika 5. Radialna porazdelitev kapilarne vode v $h_{\text{tot}}/5$ za dve bukvi z rdečim srcem



tabolitov v slednji. Gibanje mora potekati preko suhe cone, to je plasti traheid, ki so jih blokirali plinski mehurčki in ki jih premoščajo žive parenhimske celice (prim. tudi 21, str. 107—109). Coutts in Risbeth (17) sta nadalje ugotovila, da mora biti pri transportu vode drevo fiziološko aktivno. Do mokrine ni prišlo po blokadi floema, in v izsekanih debelih segmentih. Opazila sta, da se je mokrina najhitreje tvorila v vitalnih drevesih in to v obdobjih, ko je bil metabolizem domnevno na višku.

Kot smo že omenili, je tudi rdeče srce pri bukvi obdano s podobno suho cono, ki bodisi kot celota ali bolj verjetno njen najbolj notranji del utegne delovati kot »semi-permeabilna membrana«, kar naj bi omogočilo pogosto opazovani dvig vlažnosti v rdečem srcu (Torelli, neobj., sl. 5).

Predlagani povsem fiziološki mehanizem nastajanja mokrine ne izključuje možnosti lokaliziranega patološkega izvora, kot ga je opisal Coutts (15). Umetna blokada floema (17) in usihajoča oskrba s fotosintezno hrano in rastnimi substancami v umirajočem drevju utegnejo imeti isti učinek: izostanek tvorbe mokrine. Po naših opazovanjih drevesa v zadnjem stadiju umiranja z neskljenjenimi in manjkajočimi prirastnimi plašči ne izkazujejo tipičnih mokrin ali pa so le-te neizrazite in lokalizirane.

Naša terenska opazovanja dovoljujejo hipotezo, da vitalnost jelk variira v skladu z mikrorastišnimi razlikami. S tem, da so izključno favorizirali jelko, je ta zasedla celotni možni mikrorastišni spekter. To je povzročilo ostro vitalnostno diferenciacijo. Ker je ekološko manj prilagodljiva, hitreje reagira na neugodne kot na ugodne vplive. Veliko število dreves, ki so bila na začetku opazovalne dobe, tj. 1964, ocenjena kot nevitarna, danes hitro propadajo oziroma so že odmrle in obratno. Indirektna verifikacija podobnosti med rastišči in sestoji (s pomočjo gozdne vegetacije), kjer smo posekali vzorčna drevesa, je pokazala, da izkazujejo koeficienti floristične podobnosti (QS); a) precej simetrično distribucijo, b) precej visoke srednje vrednosti

(QS = 71,64) in c) majhno variabilnost (KV = 7,85 %). Vse to potrjuje visoko uniformnost ravnih pogojev in sestojev, od koder izvirajo analizirana drevesa.

Nadalje kaže urejena matrica indeksa podobnosti, da ni neposredne zveze med umiranjem jelke in floristično označenimi rastišnimi skupinami. Razlike se pojavljajo le v različnih mikrorastišnih situacijah. Podrobna mikrorastišna analiza je izkazala signifikantne korelacije med umiranjem in a) skalovitostjo in kamnitostjo ($r = 0.47^*$), b) sklenjenostjo tal ($r = 0.55^{**}$) in c) bližino gozdnih prometnic ($r = 0.43^*$). Ponovno je bila tudi potrjena vzorčna zveza med odmiranjem, pojavom sekundarne krošnje ($r = 0.77^{**}$) in obliki krošnje ($r = 0.86^{**}$).

Dolgoročno sistematska opazovanja 2383 vzorčnih dreves v obdobju med 1964 in 1982 (Robič mscr.) so pokazala tesno zvezo med vitalnostjo in umiranjem ($r = -0.70^{**}$). Pretežni del dreves, ki so bila na začetku opazovalnega obdobja ocenjena kot zelo vitalna, so to življenjsko karakteristiko ohranila do danes, druga drevesa, čeprav rastoča v neposredni bližini, pa so medtem večinoma odmrle.

Literatura

- Šolar, M.: Air pollution and forest decline in Slovenia. 18. IUFRO World Congress, Ljubljana, 1986, Proc. Div. 2, vol. I: 368—380.
- Mork, E.: Die Qualität des Fichtenholzes unter besonderer Rücksichtnahme auf Schleif- und Papierholz. Papier-Fabrikant (1928) 26: 741—747.
- Bauch, J.: Biological alterations in the stem and root of fir and spruce due to pollution influence. V: B. Ulrich and J. Pankrath (izd.), Effects of air pollutants in forest ecosystems, 377—386. D. Reidel publ. Comp. Dordrecht/Holland, 1983.
- Kozlowski, T. T.: Growth and development of trees. Vol. II. Cambial growth, root growth, and reproductive growth. Academic Press, New York, London, 1971.
- Kozlowski, T. T.: Water relations of trees (gradivo z omejeno distribucijo) (1975 ?): 161—189.
- Trendelburg, R., Mayer-Wegelin, H.: Das Holz als Rohstoff. Ed. 2. Carl Hanser, München, 1955.
- Eckstein, D.; Greve, U.; Frühwald, A.: Anatomische und mechanisch-technologische Untersuchungen am Holz einer SO₂-geschädigten Fichte und Tanne. Holz als Roh- und Werkstoff (1981) 39: 477—487.

- Eckstein, D.; Liese, W.: Veränderungen der Holzstruktur bei Rauchgeschädigten Fichten. IUFRO IX. Internationale Tagung über die Luft Verunreinigung und Forstwirtschaft. Marianske Lazne, ČSSR (1974): 205—214.
- Larson, P. R.: The physiological basis for wood specific gravity in conifers. IUFRO Div. 5 Meet. Proc. Vol. 2 (1973): 672—680.
- Brill, H.: Diss. Hamburg, 1982.
- Hillis, W. E.: Secondary changes in wood. Recent advances in phytochemistry (1977) 11: 247—309.
- Ward, J. C.; Zeikus, J. G.: Bacteriological, chemical and physical properties of wetwood in leaving trees. Mitt. Bundesforschungsanstalt f. Forst- u. Holzwirtschaft (1980) Nr. 131: 133—166.
- Bauch, J.; Klein, P.; Frühwald, A.; Brill, H.: Alterations of wood characteristics in *Abies alba* Mill. due to »fir-dying« and considerations concerning its origin. Eur. J. For. Path. (1979) 9: 321—331.
- Torelli, N.: The ecology of discoloured wood as illustrated by beech (*Fagus sylvatica* L.). IAWA Bulletin (1984) 5: 121—127.
- Coutts, M. P.: The formation of dry zones in the sapwood in conifers. I. Induction of drying in standing trees and logs by Fomes annosus and extracts of infected wood. Eur. J. For. Path. (1976) 6: 372—381.
- Coutts, M. P.: 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. (1977) 7: 6—12.
- Coutts, M. P.; Risbeth, J.: The formation of wetwood in Grand fir. Eur. J. For. Path. (1977) 7: 13—22.
- Nobuchi, T.; Matsuno, H.; Harada, H.: Relationship between heartwood phenols and cytological structure in the transition zone from sapwood to heartwood of sugi (*Cryptomeria japonica* D. DON). In Proceedings of Pacific Regional Wood Anatomy Conference in Tsukuba, Ibaraki Japan, Ed. S. Sudo. IAWA and S5.01 of the IUFRO (1984): 132—134.
- Shigo, L.; Hillis, W. E.: Heartwood, discolored wood, and microorganisms in living trees. Annual Review of Pathology (1973) 11: 197—222.
- Bauch, J.: Biologische Eigenschaften des Tannennasskernes. Mitt. Bundesforschungsanstalt f. Forst- u. Holzwirtschaft (1973) Nr. 93: 213—224.
- Zimmermann, M. H.: Xylem structure and the ascent of sap. Springer series in Wood Science. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.