

GDK 811.13 : 815.9

Prispelo / Received: 15. 02. 1999

Sprejeto / Accepted: 20. 04. 1999

Pregledni znanstveni članek  
Review scientific paper

## ODZIV DREVESNIH TKIV NA POŠKODBE IN INFEKCIJO 2. KAMBIJEVA CONA

Primož OVEN\*

### Izvleček

Odziv kambijeve cone na poškodovanja in infekcijo je kompleksen prostorski in časovni proces nastajanja zaščitnih tkiv in regeneracije sistema sekundarnih vaskularnih tkiv. Odziv na robu rane vključuje razvoj kalusa, nastanek primarne zaščitne ligno-suberinske plasti in novega periderma na površini kalusa ter novega vaskularnega kambija v osrednjem delu kalusa. Z aktivnostjo novega vaskularnega kambija se prične proces preraščanja rane. Barierna cona (CODIT) je specializirano zaščitno tkivo, ki nastaja distalno od roba rane kot odziv kambijeve cone, ki je že obstajala v trenutku poškodovanja. Obravnavamo dejavnike, ki vplivajo na variabilnost odziva.

Ključne besede: mehanska poškodba, kambijeve cone, ranitev, odziv, kalus, ligno-suberinska plast, nekrofilaktični periderm, barierna cona, poranitveni les, preraščanje rane

## RESPONSE OF TREE TISSUES TO WOUNDING AND INFECTION 2. THE CAMBIAL ZONE

### Abstract

*The response of the cambial zone to wounding and infection is a complex process which involves the formation of protective tissues and regeneration of the secondary vascular tissue system. At wound margins the response includes the formation of callus, the development of primary ligno-suberised layer and new periderm on the surface of the callus and new vascular cambium inside it. Through the activity of the new vascular cambium the process of wound closures starts. The barrier zone (CODIT) is a specialised tissue, formed distally from the wound margins as a response of the cambial zone, extant at the time of injury. Factors influencing the variability of response are reviewed.*

*Key words: mechanical wound, cambial zone, wounding, response, callus, ligno-suberised layer, necrophylactic periderm, barrier zone, woundwood, wound closure*

\* dr., asist., Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Katedra za tehnologijo lesa, 1000 Ljubljana, Rožna dolina c. VIII/34, SVN.

**VSEBINA**  
**CONTENTS**

**1 UVOD**

INTRODUCTION..... 191

**2 VASKULARNI KAMBIJ, KAMBIJ, KAMBIJEVA CONA**

VASCULAR CAMBIUM, CAMBIUM, CAMBIAL ZONE ..... 191

**3 DELITVE V KAMBIJEVI CONI PO POŠKODOVANJU**

DIVISIONS IN CAMBIAL ZONE AFTER WOUNDING..... 194

**4 DEJAVNIKI, KI VPLIVAJO NA HITROST PRERAŠČANJA POŠKODB**

FACTORS INFLUENCING THE RATE OF WOUND CLOSURE 198

**5 DIFERENCIACIJA IN ZGRADBA PORANITVENEGA LESA NA VEČJI RAZDALJI OD ROBOV POŠKODB**DIFFERENTIATION AND ANATOMY OF WOUNDWOOD  
DISTALLY TO THE WOUND EDGE..... 199**6 BARIERNA CONA MODELA OMEJITVE RAZKROJA V DREVESU (CODIT)**BARRIER ZONE OF THE MODEL  
COMPARTMENTALIZATION OF DECAY IN TREES (CODIT). 204**7 VIRI**

REFERENCES ..... 208

**8 ZAHVALA**

ACKNOWLEDGEMENT..... 217

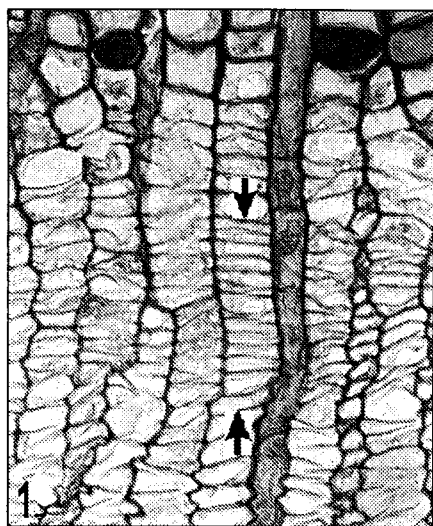
## 1 UVOD INTRODUCTION

Raziskovanje odziva kambija na poškodovanja ima pestro zgodovino. Pionirji drevesne fiziologije in anatomije drevesnih tkiv so z umetno povzročenimi poškodbami poizkušali dokazati obstoj in izvor kambija. Larson (1994) povzema zelo zanimive poskuse, ki so jih izvedli npr. Duhamel, Meyen, Dalbert, Trecul in Hartig. Kljub izjemni domišljiji pri zastavitvi eksperimentov njihova opazovanja žal niso bila sistematična. Kasneje so poškodbe kambija izkoristili tudi za študiji zakonitosti pri diferenciaciji celic in ontogenezi posameznih celičnih tipov lesa in skorje (KURODA / SHIMAJI 1985). Raziskave o obrambnih mehanizmih drevesa pa so pokazale, da ima tkivo, ki ga kambij tvori po poškodovanju, tudi zaščitno vlogo (HEPTING / BLAISDELL 1936, SHIGO / MARX 1977).

V pričujočem sestavku bomo povzeli dognanja, ki izvirajo iz izrazito fizioloških raziskav kambija, kot tudi tista, ki sodijo v sklop raziskav o nastanku zaščitnih tkiv. Najprej si oglejmo terminologijo, zgradbo in funkcijo kambija.

## 2 VASKULARNI KAMBIJ, KAMBIJ, KAMBIJEVA CONA VASCULAR CAMBIUM, CAMBIUM, CAMBIAL ZONE

Vaskularni kambij je sloj aktivno delečih se celic, ki v fazi sekundarne (debelitvene) rasti prispeva nova sekundarna tkiva: navzven sekundarni floem, na notranjo stran pa sekundarni ksilem (TORELLI 1990 a, IAWA 1964). Vaskularni kambij je sekundarni obstranski meristem (TORELLI 1990a). Izraz kambij se pogosto uporablja sinonimno (LARSON 1994), vendar pa raba obeh izrazov ni enoznačna, saj obstajata dva koncepta vaskularnega kambija: "enocelični" in "večcelični" (SCHMID 1976). Terminološke razlike med obema konceptoma smo povzeli po Schmidu (1976) in jih strnili v preglednici 1. Vaskularni kambij v strogem smislu označuje enocelični sloj inicialk, v širšem smislu pa poleg inicialk vključuje tudi floemske in ksilemske materinske celice (TORELLI 1990 a). V smislu "enoceličnega" koncepta se za opis cone delečih se celic, t.j. inicialk in floemskih ter ksilemskih materinskih celic, uporablja izraz kambijeva cona (slika 1).



Slika 1: Jelka (*Abies alba* Mill.). Prečni prerez kambijeve cone na višku rastne sezone.  
(Arhiv Katedre za tehnologijo lesa)

Figure 1: Silver fir (*Abies alba* Mill.): Cross-section of the cambial zone at the peak of the growing season. (Archives of Chair of Wood Technology)

Vaskularni kambij sestavljajo (1) fuziformne ali vretenaste in (2) trakovne inicialke. Razpored vretenastih inicialk je lahko etažen ali neetažen. Za iglavce in filogenetsko primitivnejše listavce je značilen neetažen razpored vretenastih inicialk (TORELLI 1998). Fuziformne inicialke se delijo (b) aditivno oz. periklinalno (debelinska rast - nastajanje novih floemskih in ksilemskih celic) in (a) multiplikativno (z debelinsko rastjo usklajena površinska rast kambija) (TORELLI 1998). Pri listavcih z etažnim kambijem so multiplikativne delitve antikline, pri listavcih z neetažnim kambijem in iglavcih pa pseudotransverzalne. Trakovne inicialke se delijo antiklinalno prečno in radialno. S prečnimi delitvami trakovnih inicialk trakovi rastejo v višino, z radialnimi pa v širino. S transformacijskimi delitvami in redukcijo fuziformnih inicialk nastajajo tudi nove trakovne inicialke (ESAU 1965, TORELLI 1998). Z delitvami fuziformnih inicialk nastajajo kambijevi derivati, iz katerih se nato diferencirajo vse celice osnega sistema (traheje, vlakna, osne parenhimske celice, traheide, sitasti elementi in celice spremljevalke ter sitaste celice), z delitvami trakovnih inicialk in diferenciacijo derivatov pa vse celice radialnega sistema lesa in skorje.

Preglednica 1: Terminologija, ki se uporablja za opis vaskularnega kambija (po Schmidu 1976) ter diferencijskih faz ksilemskih in floemskih celic (po Butterfieldu 1975)

Table 1: Terminology used to describe the vascular cambium (according to Schmid 1976), and differentiating stages of xylem and phloem cells (according to Butterfield 1975)

"ENOCELIČNI KONCEPT"			CITOLOŠKE SPREMEMBE	"VEČCELIČNI KONCEPT"	
Sekundarni floem			Diferencirano tkivo	Sekundarni floem	
Diferencirajoči floem			Odlaganje sekund. stene Povečevanje celic Omejene celične delitve	Diferencirajoči floem	
Vaskularni kambij	Kambijeva cona = meristem	Floemske materinske celice	Periklinalne delitve	Floemske materinske celice	Vaskularni kambij = meristem
		Kambijeva inicialke (trakovne, vretenaste) Ksilemske materinske celice	Periklinalne in antiklinalne delitve Periklinalne delitve	Kambijeva inicialke (trakovne, vretenaste) Ksilemske materinske celice	
Diferencirajoči ksilem			Omejene celične delitve Povečevanje celic Odlaganje sekundarne stene	Diferencirajoči ksilem	
Sekundarni ksilem			Diferencirano tkivo	Sekundarni ksilem	

Po zadnji delitvi se prične diferenciacija novih celic, ki jo lahko razdelimo v nekaj različnih faz. V preglednici 1. navajamo diferencijske faze celic po Butterfieldu (1975). Ko ima celica samo primarno steno, se prične postkambialna (ekstrakambialna) rast (TORELLI 1998). Pri tem različni tipi lesnih vlaken pri listavcih in traheide iglavcev rastejo v dolžino v obliki apikalne intruzije (PANSWIN / ZEEUW 1980, TORELLI 1998). Druga faza diferenciacije je razvoj sekundarne stene in inkrustacija lignina v celično steno. Sekundarna stena se najprej razvije v osrednjem delu celice, ko ta še postkambialno raste, in napreduje proti vrhovoma celice (ESAU 1965, WARDROP 1965). Celica v tej fazi dobi končno obliko in dimenzijo. V splošnem se diferenciacija zaključi z odmrtjem žive vsebine celic oz. s "programirano smrtjo celice" (UGGLA et al. 1996). Parenhimske celice ksilema in floema zadržijo protoplast, dokler so del beljave oz. žive skorje.

Število celic v kambijevi coni (v najširšem smislu) se med rastno sezono spreminja glede na razmerje med frekvenco nastajanja celic in njihovo diferenciacijo. Ko kambijeva cona postane aktivna, se celice delijo hitreje kot se nastali derivati diferencirajo, zato se debelina kambijeve cone spomladi poveča. S pričetkom diferenciacije se vzpostavi

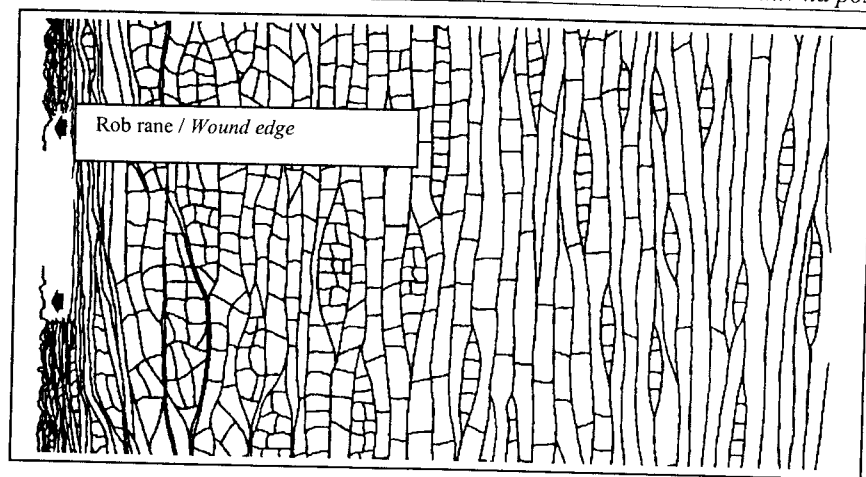
ravnovesje, širina kambijeve cone pa se ustali. Ker se ob zaključku rastne sezone frekvenca delitev zmanjša, diferenciacija pa poteka hitreje, se kambijeva cona zoži (WILSON 1966). Debelina ksilemskega prirastak je v tesni zvezi z debelino kambijeve cone (OVEN 1993, OVEN et al. 1995). Vsi dejavniki, ki vplivajo na fiziološko stanje drevesa, posredno določajo tudi širino kambijeve cone in s tem širino branike.

### **3 DELITVE V KAMBIJEVI CONI PO POŠKODOVANJU** DIVISIONS IN CAMBIAL ZONE AFTER WOUNDING

Z delitvami v kambijevi coni torej nastajajo derivati, iz katerih se v zapletenem procesu citomorfogeneze na notranjo stran diferencira ksilem, na zunanjo stran pa floem. Tudi kompleksen odziv kambijeve cone na poškodovanja in infekcijo je mogoče razdeliti na dva procesa z izrazito časovno in prostorsko komponento: (a) spremembe delitvenega vzorca v kambijevi coni in (b) pričetek diferenciacije poranitvenega lesa (BANGERTER 1984, BARKER 1954, BIGGS 1992 a, KRIŽAJ 1993 a, KURODA / SHIMAJI 1984 b, KUČERA 1971, LARSON 1994, LIESE / DUJESIEFKEN 1996, LO 1988, OVEN 1997, PEARCE 1996, SOE 1959).

#### **3.1 NASTANEK KALUSA** FORMATION OF CALLUS

Začetni odziv kambija na poškodovanja se kaže v spremembi delitvenega vzorca v kambijevi coni (BANGERTER 1984). Pri tem je pričetek delitev trakovnih celic kambija pri iglavcih in listavcih podoben, razlike med njimi pa so vidne zlasti pri delitvah v območju fuziformnih celic kambijeve cone (KURODA 1986). Pri navadni smreki in evropskem macesnu so pod odmrliimi celicami kambijeve cone na robu poškodbe z antiklinalnimi in prečnimi delitvami predvsem trakovnih inicialk nastale izodiametrične materinske celice kalusa (slika 2) (BANGERTER 1984). Antiklinalne delitve so bile najbolj intenzivne na robu poškodbe, s tangencialno oddaljenostjo od roba poškodbe pa se je njihova frekvenca postopno manjšala. Prečne delitve so bile vidne tudi na večji tangencialni razdalji (slika 2). Z naraščajočo oddaljenostjo od roba poškodbe se je razporeditev celic v kambijevi coni normalizirala (BANGERTER 1984).



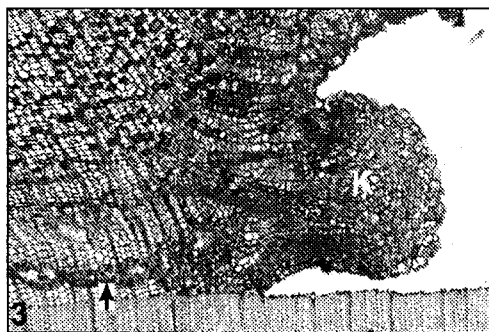
Slika 2: Evropski macesen (*Larix decidua* Mill.), tangencialni prerez: spremembe v kambijevi coni zaradi antiklinalnih in prečnih delitev (BANGERTER 1984)

Figure 2: European larch (*Larix decidua* Mill.), tangential section: changes in cambial zone due to the anticlinal and transversal divisions (BANGERTER 1984)

Pri nekaterih vrstah, npr. tisi (*Taxus baccata* L.), je na robovih poškodb kalus nastal z (a) razširitvijo trakov po antiklinalnih delitvah trakovnih materinskih celic, (b) z zmanjšanjem vretenastih kambijevih inicialk zaradi povečanja sosednjih trakovnih inicialk in (c) zmanjšanjem vretenastih inicialk zaradi prečnih delitev (KUČERA 1971).

Na razkriti površini lesa pri vrsti *Quercus pedunculata* se je kalus razvil iz lesnih trakov (HARTIG iz LARSON 1994), pri vrsti *Hibiscus rosa-sinensis* pa je nastal s povečanjem in delitvami trakovnih celic skorje, ki so še ostale na lesu po odstranitvi skorje (SHARPLES / GUNNERY 1939). Pri ameriški lipi (*Tilia americana*) je kalus nastal iz vseh nediferenciranih kambijevih derivatov (BARKER 1954), pri vrsti *Trema orientalis* pa samo iz nediferenciranih ksilemskih elementov (NOEL 1968). Pri topolih, nekaterih vrstah sadnega drevja (jablana, hruška, sliva) (SOE 1959) in pri tajvanski rdeči cipresi (*Chamaecyparis formosensis* Mats.) (LO 1988) se je kalus razvil iz parenhimskih celic trakov lesa in skorje v neposredni bližini rane ter v manjši meri tudi iz osnega parenhima lesa in skorje.

Na skorjinih jezikih (DE VRIES 1876) pri vrstah *Pinus strobus* L., *Populus trichocarpa* Torr. Et Gray (BROWN / SAX 1962), *Populus deltoides* Barth., *Abies alba* Mill. (TORELLI et al. 1990 a) ter *Fagus silvatica* L. (KRIŽAJ 1993 b) je kalus nastal prvenstveno iz materinskih celic lesnih trakov, ki so ostale na skorji. Pri papirjevki (*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.) je kalus nastal iz nediferenciranih celic lesa in iz materinskih celic kambija, prav tako pa tudi iz meristemskega sloja kambija (KEMING et al. 1989). Danes velja prepričanje, da kalus nastane predvsem iz nediferenciranih celic in le v manjši meri tudi iz inicialne plasti kambija (BIGGS 1992 b, MILLER / BARNETT 1993). Naše raziskave pa kažejo, da pri nastanku kalusa lahko sodelujejo tudi parenhimske celice floema (slika 3) (OVEN / TORELLI 1999). Poskusi s skorjinimi jeziki posredno dokazujejo, da je nastanek kalusa verjetno posledica zmanjšanja skorjinega tlaka takoj po poškodovanju (TORELLI et al. 1990 a, BROWN / SAX 1962).



Slika 3: Evropski macesen (*Larix decidua* Mill.): Prečni prerez tkiv na robu poškodbe. kalus (K), travmatski smolni kanali (→). (Arhiv Katedre za tehnologijo lesa)  
 Figure 3: Evropski macesen (*Larix decidua* Mill.): cross-section of tissues at wound edge. Callus (K), traumatic resin canals (→). (Archives of Chair of Wood Technology)



### 3.2 SPREMEMBE V KALUSU IN DIFERENCIACIJA PORANITVENEGA LESA CHANGES IN CALLUS AND DIFFERENTIATION OF WOUNDWOOD

Raziskovalci so v kalusu pozorno spremljali zlasti nastanek obeh meristemov (felogen, vaskularni kambij), histokemične spremembe na površini kalusa pa so slabo raziskane. Ne glede na njegov izvor, se je na površini kalusa najprej razvil nov felogen in kasneje še nov kambij globlje v kalusu (BANGERTER 1984, BIGGS / BRITTON 1988, KRIŽAJ 1993 b, NOEL 1968, OVEN / TORELLI 1999). Nov felogen in nov kambij se lahko pojavita tudi istočasno (NOEL 1968). Nov felogen se je najprej pojavil na mestu, kjer se je kalus stikal s skorjo oz. starim felogenom (BANGERTER 1984, BIGGS / BRITTON 1988, OVEN 1997, SHARPLES / GUNNERY 1939). Podobno kot felogen se je tudi kambij najprej pojavil v neposredni bližini starega kambija, t.j. na mestu, kjer je slednji mejil na kalus (BIGGS 1986 a, BIGGS / BRITTON 1988, BROWN / SAX 1962, LO 1988, OVEN 1997, SHARPLES / GUNNERY 1939). Periderm, ki se razvije na površini kalusa, spada v kategorijo nekrofilaktičnih peridermov.

Brown in Sax (1962) sta pred nastankom novega felogena na površini kalusa opazila plast celic, ki se je obarvala s safraninom in (napačno) zaključila, da se je površina suberinizirala. Nedvoumno je dokazana suberinizacija na površini kalusa pri breskvi (BIGGS 1986 a, BIGGS / BRITTON 1988) ter jelki, smreki, macesnu in rdečem boru (OVEN 1997, OVEN / TORELLI 1999). Suberin na površini kalusa je del sklenjene ligno-suberinske plasti, ki sega od eksofilaktičnega periderma, preko primarnega in sekundarnega floema na površino kalusa in se zaključuje na mestu, kjer se kalus stika s suberiniziranim lesnim trakom (BIGGS 1986 a, BIGGS / BRITTON 1988, OVEN 1997, OVEN / TORELLI 1999). V notranjem (ventralnem) delu kalusa breskve v neposredni bližini razkritega lesa je bila suberinizacija manj intenzivna kot na ostalem delu kalusne površine (BIGGS / BRITTON 1988). Preiskave pri iglavcih kažejo, da se ligno-suberinska plast najkasneje razvije na notranjem delu kalusa, zato je možnost okužbe v zgodnji fazi odziva največja prav na tem mestu (OVEN / TORELLI 1999). Ligno-suberinska plast, ki nastane po poškodovanju ali infekciji skorje, interpretiramo kot začasno zaščitno plast, ki jo relativno hitro nadomesti trajnejši periderm (OVEN 1998, OVEN et al 1999). Na notranjem delu kalusa pa periderm lahko izostane, zato trajno zaščitno vlogo prevzame ligno-suberinska plast (OVEN / TORELLI 1999). Bistvena razlika med ligno-suberinsko plastjo ter nekrofilaktičnim peridermom v skorji in kalusu

je ontogenetska (OVEN 1997). V prvem primeru se razvijeta iz živih parenhimskih celic, ki se v trenutku poškodovanja nahajajo v skorji, v drugem pa iz celic tkiva (t.j. kalusa), ki se razvije po poškodovanju (OVEN 1997). Ligno-suberinska plast na površini kalusa lahko na posameznih mestih razpoka zaradi intenzivne rasti kalusa (BIGGS 1986 a). Na mestih, kjer je ligno-suberinska plast prekinjena ali manjka, je možnost glivne okužbe največja (BIGGS 1986 a, BIGGS / BRITTON 1988). Nastanek sklenjene ligno-suberinske plasti in novega periderma na površini kalusa močno zmanjša nevarnost infekcije, vendar njun nastanek ni garancija, da se tkivo ne bo okužilo (BIGGS 1992 a).

Z delitvami novega vaskularnega kambija v kalusu in diferenciacijo njegovih derivatov nastaja poranitveni les. Pri navadni smreki, evropskem macesnu, jelki, rdečem boru (OVEN / TORELLI 1999) in tajvanski rdeči cipresi (LO 1988) so z delitvami novega kambija in diferenciacijo njegovih derivatov najprej nastale parenhimske celice, zatem traheoide, nato kratke neusmerjene traheide ter postopno vse bolj normalne traheide. Podobno zgradbo poranitvenega lesa je pri tisi opazoval tudi Kučera (1971), vendar meni, da so novi tipi celic nastali neposredno iz kalusnih celic.

Na robovih poškodb se tako razvije tudi makroskopsko viden obroč poranitvenega lesa, pri čemer kalus, ki oleseni ali pa tudi ne, predstavlja manjši del poranitvenega lesa (SHIGO 1986 b, 1989). Z nastankom poranitvenega lesa se prične proces preraščanja rane. Če poranitveni les od robov poškodbe raste preko razkritega lesa proti središču poškodbe, se lahko poškodba dokončno preraste. Pri tem se obnovi sklenjenost sekundarnega vaskularnega sistema in obeh meristemov, vaskularnega kambija in felogena (OVEN 1997).

#### **4 DEJAVNIKI, KI VPLIVAJO NA HITROST PRERAŠČANJA POŠKODB**

##### **FACTORS INFLUENCING THE RATE OF WOUND CLOSURE**

Kalus je prva faza v procesu preraščanja poškodbe (LIESE / DUJESIEFKEN 1996). Podatki o vplivu časa ranitve na obseg odmrlega kambija ob robovih poškodb, razvoj kalusa in preraščanje poškodbe pri različnih vrstah listavcev kažejo podobno sezonsko spreminjanje (Glej npr.: DUJESIEFKEN 1995). Pri spomladanskih ranitvah (marec, april) je pri vrstah *Fagus sylvatica* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Betula pendula* Roth.,

*Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L. in *Picea abies* (L.) Karst. odmrlo manj kambija, rast kalusa pa je bila hitrejša kot po poškodovanjih v zimskem času (DUJESIEFKEN / LIESE 1990 a, DUJESIEFKEN et al. 1991). Pri jelki, navadni smreki, evropskem macesnu in rdečem boru je začetek odziva kambijeve cone pri ranitvah v aprilu sovpadal s pričetkom aktivnosti nepoškodovanega kambija, pri jesenskih ranitvah (september) pa se je odziv poškodovane kambijeve cone nadaljeval tudi po zaključku redne aktivnosti nepoškodovane kambijeve cone (OVEN 1997). Razvoj kalusa, nastanek zaščitnih plasti na njegovi površini (ligno-suberinske plasti in nekrofilaktičnega periderma), pojav novega vaskularnega kambija in diferenciacija poranitvenega lesa so se zgodili najhitreje pri poškodovanjih na višku rastne sezone (junij) (OVEN 1997). Zanimivo je, da se je razvoj zaščitnih plasti na površini kalusa pri ranitvah v septembru zaključil z nastankom ligno-suberinske plasti (OVEN 1997).

Hitrost preraščanja poškodb je odvisna od velikosti (NEELY 1988b) in oblike poškodbe (NEELY 1970), ravnosti drevesa (NEELY 1988 a) in stopnje defoliacije (WARGO 1977), od drevesne vrste (MARTIN / SYDNOR 1987), znotraj vrste pa kaže genetsko pogojeno variabilnost (GALLAGHER / SYDNOR 1983).

Zaenkrat ni dokazov, da je hitrost preraščanja poškodbe v zvezi z obsegom razbarvanja in razkrojem v lesu pod poškodbo (SHAIN / MILLER 1988), vendar v popolnoma prerasli poškodbi ni patoloških procesov, ki so sicer značilni za odprte poškodbe (SHIGO 1986 a).

## **5 DIFERENCIACIJA IN ZGRADBA PORANITVENEGA LESA NA VEČJI RAZDALJI OD ROBOV POŠKODB DIFFERENTIATION AND ANATOMY OF WOUNDWOOD DISTALLY TO THE WOUND EDGE**

Podobno kot delitveni vzorec v kambijeви coni, se po poškodovanju spremeni tudi diferenciacija novih celic na večji tangencialni razdalji od roba rane (BAUCH et al. 1980).

Ena najbolj zanimivih razvojnih študij lesa, ki nastaja po poškodovanju, je nastala že v prejšnjem stoletju. De Vries (1876) je proučeval poškodovanja na več kot petdesetih

drevesnih vrstah, vendar najpogosteje pri vrstah *Caragana arborescens* Lam. in *Salix purpurea* L.. Les, ki je nastal v bližini poškodbe in se je razlikoval od normalnega lesa drevesne vrste, je imenoval poranitveni les. Primarni poranitveni les je bila notranja plast, ki je kot prva nastala iz poškodovanega kambija. Prečne delitve so bile tu številne, zato je nastala cona kratkih in slabo diferenciranih celic. Za primarnim poranitvenim lesom je postopno nastajal sekundarni poranitveni les, ki so ga sestavljale dolge in vse bolj normalne celice. Postopen prehod med obema tipoma poranitvenega lesa je De Vries zabeležil tako v neposredni bližini roba poškodbe v radialni (centrifugalni) smeri, kot tudi z večanjem razdalje od središča poškodbe v tangencialni smeri. Najbolj izrazit učinek poškodovanja je opazil v neposredni bližini rane, z oddaljenostjo od poškodbe pa se je učinek poškodbe zmanjševal.

Poranitveni les, ki ga tvori poškodovani vaskularni kambij pri večini kritosemenk, *Acer rubrum* L. (BAUCH et al. 1980, MULHERN et al. 1979, SHIGO in DUDZIK 1985, SMITH / SHORTLE 1990), *Juglans nigra* L. (SMITH 1980), *Acer saccharum* Marsh. (SHARON 1973), *Quercus velutina* Lam. in *Quercus alba* L. (PHELPS / MCGINNES 1977, PHELPS et al. 1975), *Betula papyrifera* Marsh. (BAUCH et al. 1980), *Betula pendula* Roth. (SCHMITT / LIESE 1990), *Juglans nigra* L. (ARMSTRONG et al. 1981), *Liquidambar styraciflua* L. (MOORE 1978, SHORTLE / COWLING 1978), *Lilodendron tulipifera* L. (LOWERTS et al. 1986), *Populus deltoides* Marsh. (SHIGO et al. 1977, TORELLI et al. 1990 a), *Ulmus x holandica* Mill. 'Belgica' (BONSEN et al. 1985), *Ulmus americana* L. in *Prunus pensylvanica* L. (RIOUX / OUELLETTE 1990, 1991), *Fagus sylvatica* L. (KRIŽAJ 1993 a), sestavlja 10 - 50 nepravilnih debelostenih parenhimskih celic (ki nastajajo kot prve), povečano je zlasti število trakov, manj pa je vlaken in trahej. V anatomiji poranitvenega lesa je mogoče zaslediti precejšnje variacije pri isti drevesni vrsti (KRIŽAJ 1993 a). Pri nekaterih rodovih (*Liquidambar*, *Eucalyptus*, *Prunus*) po poškodovanju nastanejo travmatski kanali gume (BIGGS / BRITTON 1988, MOORE 1978, WILKES 1986). Pri nekaterih vrstah lip (*Tilia tomentosa* Moench., *T. europaea* L.) je poškodovani vaskularni kambij tvoril felemu peridermov podobne celice (LIESE et al. 1988). V splošnem so osni elementi krajši in pogosto deorientirani (KRIŽAJ 1993 a, MOORE 1978, RADEMACHER et al. 1984). Primerljive dimenzije celic poranitvenega in mladostnega lesa kažejo na "juvenilizacijo" lesa, ki nastaja po poškodovanju (TORELLI 1990 b). Normalni in poranitveni les se razlikujeta tudi po celični sestavi. Npr. pri javorju, les normalno sestavlja 15 % trahej, 15 % parenhima, in

70 % vlaken. V tkivu, ki nastaja po poškodovanju kar 95 % vsega tkiva predstavljajo parenhimske celice, 5 % je trahej, vlakna pa manjkajo (RADEMACHER et al. 1984). Pri bukvi je bil v poranitvenem lesu povečan delež trakov (29,5 %, normalen les 16,9 %) in osnega parenhima (15,6 %, normalen les 6,5 %), manj pa je bilo vlaken (37,7 %, normalen les 45,8 %) in trahej (17,2 %, normalen les 30,8 %) (KRIŽAJ 1993 a). V petih letih po poškodovanju se je struktura poranitvenega lesa normalizirala (KRIŽAJ 1993 a).

Poranitveni les, ki nastaja pri večini golosemenk, sestavlja obilo osnega parenhima, traheoidne celice in deorientirane kratke traheide, npr. pri *Taxus baccata* L., *Pseudowintera colorata* (Raoul) (KUČERA 1971, 1977), *Chamaecyparis obusta* Sieb. & Zucc. (LEBEN 1985) in tudi tangencialni pasovi travmatskih smolnih kanalov, npr. pri *Abies balsamea* (L.) Mill. (TIPPETT / SHIGO 1981 a), *Abies sachalinensis* Mast (MATSUZAKI 1972), *Abies alba* Mill. (ČUFAR 1990, OVEN / TORELLI 1999, TORELLI et al. 1989), *Picea abies* (L.) Karst. (BANGERTER 1984, BOSSHARD / BANGERTER 1984, LO / SCHÜTT 1980, OVEN / TORELLI 1999), *Picea rubens* Sarg. (TIPPETT / SHIGO 1981 b), *Picea canadensis* (Mill.) B. S. P. (THOMSON / SIFTON 1925), *Cedrus libani* Loud. (FAHN et al. 1979), *Larix decidua* Mill. (BANGERTER 1984, BOSSHARD / BANGERTER 1984, OVEN / TORELLI 1999), *Larix laricina* (Du Roi) Koch. (TIPPETT / SHIGO 1981 b), *Tsuga canadensis* (L.) Carr. (BANNAN 1934), *Tsuga sieboldi* (KURODA / SHIMAJI 1983), *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. (LENEY / MOORE 1977) in *Pinus sylvestris* L. (OVEN / TORELLI 1999). S tangencialno oddaljenostjo od poškodbe se lumni travmatskih smolnih kanalov zmanjšajo, posamezni smolni kanali pa se tangencialno razmaknejo (OVEN 1997, TIPPETT et al. 1982). V poranitvenem lesu pri nekaterih borih, npr. *Pinus halepensis* Mill. (FAHN / ZAMSKI 1970, LEV YADUN / ALONI 1991 a, LEV YADUN / ALONI 1992), *Pinus resinosa* Ait. in *Pinus strobus* L. (TIPPETT / SHIGO 1980), tangencialnih nizov travmatskih smolnih kanalov niso zasledili, povečalo pa se je število difuzno razporejenih smolnih kanalov. Pri vrsti *Pinus radiata* D. Don. so v neposredni bližini poškodbe nastali smolni žepki (SOMERVILLE 1980). Tudi pri vrstah, ki v lesu tvorijo tangencialne nize travmatskih smolnih kanalov, se sosednji smolni kanali lahko združijo v smolne žepke (BANNAN 1934). Travmatski smolni kanali, ki nastajajo po poškodovanju, so praviloma osni in le redkeje tudi radialni (FAHN / ZAMSKI 1970).

Diferenciacija in morfologija posameznih celičnih tipov je podrobneje raziskana pri večini omenjenih drevesnih vrst. Pri iglavcih se iz prečno predeljenih celic kambija običajno najprej diferencira plast aksialnega parenhima, ki vsaj v začetni razvojni fazi izkazuje anatomsko podobnost s celicami kalusa (OVEN 1997). Parenhimske celice imajo sprva nelignificirano steno, vsebujejo škrobna zrna in gosto citoplazmo z izrazitimi jedri. Kasneje lahko celične stene olesenijo (BANGERTER 1984), pri jelki, navadni smreki, evropskem macesnu in rdečem boru pa smo v teh celicah zasledili tudi šibko pozitivno reakcijo na teste suberina (OVEN 1997). Na vseh stenah se razvijejo številne enostavne piknje. V pramenih parenhima so lahko vključene tudi traheoide in kratke traheide (OVEN 1997, BANGERTER 1984, TORELLI et al. 1990 a). V plasti parenhima se pogosto razvijejo tudi posamični travmatski smolni kanali (OVEN 1997).

Za parenhimskimi celicami običajno nastane ožja plast "prehodnih celic" in traheoid, zatem širša plast kratkih traheid in nazadnje še tkivo normalnih dimenzij (OVEN 1997). Med posameznimi celičnimi plastmi mej ni bilo mogoče natančno določiti (KUČERA 1971).

Traheide poranitvenega lesa imajo debelejše celične stene in manjše lumne kot traheide normalnega lesa, pogosto debelo sekundarno steno z veliko vsebnostjo lignina, plasti S3 ni, pojavljajo pa se helikalne razpoke, intercelularni prostori, "vijugaste" vzdolžne stene in obokane piknje na vseh vzdolžnih stenah (TIPPETT / SHIGO 1981 b, TIPPETT et al. 1982). V traheidah se lahko ponovno odloži sekundarna stena (S<sub>2</sub> in S<sub>3</sub> plast) (KUČERA 1977), vendar izvor dodatne plasti v celični steni ni jasen. Denne (1977) meni, da nastane v fazi debelitve celičnih sten zaradi povečane količine rastnih stimulatorjev po poškodovanju. Zdi se, da je dodatna plast v stenah traheid pravzaprav tilam podobna struktura, ki nastane z vraščanjem živih parenhimskih celic trakov v sosednje traheide (KURODA / SHIMAJI 1984 a). V traheidah se lahko nakopičijo tudi polifenolne snovi. Mesto obokanih pikenj na stenah traheid je odvisno od koncentracije avksina (LEITCH / SAVIDGE 1995). Velike (10,0 mg/l) in majhne koncentracije (0,1 mg/l) avksina povzročijo nastanek obokanih pikenj na tangencialnih stenah, vmesne koncentracije (npr. 1,0 mg/l) pa na radialnih stenah (LEITCH / SAVIDGE 1995).

Anatomija traheid poranitvenega lesa je odvisna tudi od sezonsko spremenljive širine in sestave kambijeve cone oz. od diferenciacijske faze celic v trenutku poškodovanja (Oven

1997). Starejše diferencirajoče celice odmrejo v zatečeni razvojni fazi ("fosilizacija"), protoplasti pa se nato razgradijo in obarvajo (DENNE 1977). Kučera (1971) meni, da celice v fazi postkambialne rasti lahko spremenijo potek diferenciacije.

V poranitvenem lesu se trakovne celice povečajo, nastajajo tudi novi enoredni in dvoredni trakovi, parenhimske celice trakov pa so krajše (LENEY / MOORE 1977, OVEN 1997, TORELLI et al. 1990 a). Pojav večjega števila trakov je verjetno posledica redukcije fuziformnih kambijevih inicialk v trakovne inicialke zaradi povečane sinteze etilena in motenega aksialnega toka avksina v neposredni bližini poškodbe (LEV YADUN / ALONI 1992).

Diferenciacija travmatskih smolnih kanalov je podrobneje opisana pri vrstah *Tsuga sieboldii* Car. (KURODA / SHIMAJI 1983), *Abies alba* Mill., *Picea abies* (Karst.) Mill., *Larix decidua* Mill. in *Pinus sylvestris* L. (OVEN 1997). Po poškodovanju se je v območju ksilemskih materinskih celic razvila skupina 3 - 5 večjih ovalnih celic, ki predstavljajo mesto bodočega smolnega kanala. Ko so te celice, zaradi dodatne produkcije kambijevih derivatov postale del postkambialno rastočih celic, so se na vogalnih stikih sosednjih celic pojavili rombični intercelularni prostori. Ti so se nato povečali, celice so se razmaknile in dobile tipično obliko epitelnih celic z gosto protoplazmo in izrazitimi jedri. Na isti histološki rezini lahko zasledimo različne diferenciacijske faze smolnih kanalov (OVEN 1997).

Med normalnimi in travmatskimi smolnimi kanali pri borih večina avtorjev ni opazila anatomskih razlik (FAHN / ZAMSKI 1970, TIPPETT / SHIGO 1980), kar naj bi potrjevalo domnevo o travmatskem značaju vseh smolnih kanalov (FAHN et al. 1979). Opazovanja pri drugih drevesnih vrstah nasprotujejo tej ugotovitvi. Za travmatske smolne kanale pri navadni smreki je bilo značilno več aksialnega parenhima kot pri smolnih kanalih v normalnem lesu in pogosta združitev sosednjih aksialnih smolnih kanalov (LO / SCHÜTT 1980).

Bosshard in Bangerter (1984) pojasnjujeta nastanek travmatskih smolnih kanalov pri smreki, macesnu in rdečem boru s konceptom funkcionalnega tropizma, t.j. s prilagoditvijo strukture na funkcionalne nujnosti. Primer funkcionalnega tropizma je pojav tilozoid v smolnih kanalih. Tilozoide nastanejo z razrastom epitelnih celic v lumnu

smolnega kanala in olesenitvijo celičnih sten epitelnih celic. Ti dogodki so domnevno povezani z zaključkom preraščanja rane in normalizacijo celičnega metabolizma (BOSSHARD / BANGERTER 1984).

## **6 BARIERNA CONA MODELA OMEJITVE RAZKROJA V DREVESU (CODIT)**

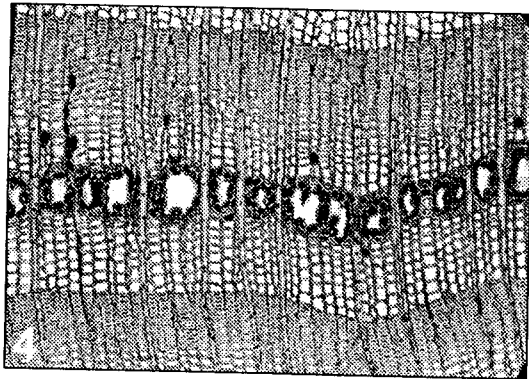
### **BARRIER ZONE OF THE MODEL COMPARTMENTALIZATION OF DECAY IN TREES (CODIT)**

Zaščitno vlogo tkiva, ki ga tvori poškodovani vaskularni kambij, sta prepoznala že Hepting in Blaisdell (1936). Za opis tega tkiva se je v strokovni literaturi uveljavil izraz barierna cona oz. kompartmentalizacijska stena 4 (SHIGO / MARX 1977). Stena 4 je osrednji element modelnega koncepta CODIT (=Compartmentalization Of Decay in Trees), ki poskuša pojasniti proces omejitve razkroja v drevesu z obstoječimi in novonastalimi zaščitnimi tkivi (SHIGO / MARX 1977). Stena 4: (a) je del poranitvenega lesa (SHORTLE et al. 1996), ki ga tvori kambij po mehanskem poškodovanju, glivni okužbi ali obojem in zato predstavlja nespecifični obrambni mehanizem (SHIGO 1984); (b) je specializirano tkivo (TIPPETT / SHIGO 1980), ki deluje kot izolacijsko tkivo med odmrlo beljavo in kambijem oz. lesom, ki nastaja po poškodovanju (SHIGO 1984); (c) ima povečan delež parenhimskih celic in s tem tudi večji zaščitni potencial kot normalni les (LIESE / DUJESIEFKEN 1989); (d) je najučinkovitejša in najtrajnejša omejitvena stena (PEARCE 1996); (e) ščiti najmlajši les in tudi vaskularni kambij, ki sta v letih po poškodovanju vitalnega pomena za nadaljnjo rast in preživetje drevesa (PEARCE 1996); (f) je zaradi strukturnih karakteristik mehansko šibko mesto (SHIGO 1986 a).

Pri večini listavcev ima vlogo stene 4 več deset celic debela plast s polifenoli zapoljenih parenhimskih celic (MULHERN et al. 1979, BAUCH et al. 1980, SHIGO / DUDZIK 1985, SMITH / SHORTLE 1990, SMITH 1980, SHARON 1973, LIESE / DUJESIEFKEN 1996, ARMSTRONG et al. 1981, SHIGO 1986, BONSEN et al. 1985, RIOUX / OUELLETTE 1990, KRIŽAJ 1993 b, TORELLI 1994, TORELLI / OVEN 1996) ali travmatski kanali gume (BIGGS / BRITTON 1988, MOORE 1978). Celice stene 4 so pri nekaterih vrstah tudi suberinizirane (*Fagus sylvatica* L. (TORELLI 1994, TORELLI / OVEN 1996), *Quercus robur* L. (PEARCE / RUTHERFORD 1981), *Prunus pennsylvanica* L., *Populus balsamifera* L., *Ulmus americana* L. (RIOUX / OUELLETTE



1990, 1991), *Acer saccharinum* L., *A. pseudoplatanus* L., *Betula pendula* Roth., *Carpinus betulus* L., *Celtis occidentalis* L., *Malus* sp., *Populus nigra* L. Italica, *Populus deltoides* Marsh., *Q. rubra* L., *Robinia pseudoacacia* L., *Salix* sp., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) K. L. Koch. (PEARCE 1990). V nasprotju s Pearce-om (1990), ki meni, da je suberinizacija odziv živih parenhimskih celic na okužbo tkiva z glivami, je Biggs (1986 a) suberinizacijo vedno zabeležil pri neokuženih poškodbah, pri okuženih pa samo v enem primeru. Nekatere glive (npr. *Leucostoma* spp.) lahko inhibirajo suberinizacijo (BIGGS 1986 b).



Slika 4: Jelka (*Abies alba* Mill.). Prečni prerez lesa. Travmatski smolni kanali predstavljajo kompartmentalizacijsko steno 4 (barierno cono) modela CODIT. (Arhiv Katedre za tehnologijo lesa)

Figure 4: Silver fir (*Abies alba* Mill.): Cross-section of wood. Traumatic resin canals represent compartmentalisation wall 4 (barrier zone) of the CODIT model. (Archives of Chair of Wood Technology)

Večina patogenih organizmov je po naravi sekundarnih, med njimi pa se pojavljajo tudi taki (npr. *Phytophthora cinnamoni*), ki lahko kolonizirajo najprej skorjina tkiva in nato ubijejo kambiji (RIOUX / OUELLETTE 1991). Pri *Ulmus americana* L. se je ob poškodbah, okuženih s patogenom, ki sodi med povzročitelje holandske bolezni (*Ophiostoma ulmi*), barierna cona suberinizirala samo mestoma in kasneje kot pri vrstah, ki so odporne na to bolezen (RIOUX / OUELLETTE 1991).

Vloga stene 4 pri golosemenkah lahko vrši plast s polifenoli zapolnjenih parenhimskih celic in/ali tangencialni niz(i) travmatskih smolnih kanalov (slika 4) (PEARCE 1989, TIPPETT / SHIGO 1981 a, TORELLI 1990 b). Pri doslej preiskanih iglavcih (*Taxus baccata* L., *Thuja plicata* D. Don (PEARCE 1990); *Abies alba* Mill., *Picea abies* (Karst.) Mill.; *Larix decidua* L., *Pinus sylvestris* L. (OVEN 1997, OVEN IN TORELLI 1999) in nekaterih listavcih (*Fraxinus excelsior* L., *Sophora japonica* L. (PEARCE 1990)) stena 4 ni bila suberinizirana, zato se zdi, da suberinizacija ni univerzalna značilnost stene 4 .

Histokemične preiskave so v steni 4 potrdile tudi prisotnost pigmentnih snovi (SHARON 1974) in fungitoksičnih fenolov (SHORTLE 1979 b). Izvlečki iz stene 4 so inhibirali rast gliv, razkrojevalk lesa (PEARCE 1982). Splošna lastnost stene 4 je njena neprevodnost v radialni in osni smeri (MULHERN et al. 1979). Zdi se, da je učinkovitost te bariere odvisna tudi od števila celic, ki jo sestavljajo, in njenega obsega okrog poškodbe (BLANCHETTE 1992). Stene 4 se tvorijo včasih daleč od mesta poškodbe ali pa le v neposredni bližini rane (SHIGO 1986 a). Kambij naj bi se odzval celo na poškodbo ali okužbo, ki ga ni neposredno prizadela (SHIGO / DUDZIK 1985). To naj bi nakazovalo možnost prenosa signala po simplastu od mesta ranitve v nepoškodovani del (SHIGO / DUDZIK 1985). Barierna cona verjetno preprečuje nastanek jedrovine zato, ker moti centripetalni transport karbohidratov, ki so prekurzorji jedrovinskih fenolov (WILKES 1985).

#### **6.1 DEJAVNIKI, KI VPLIVAJO NA NASTANEK BARIERNE CONE** **FACTORS INFLUENCING THE FORMATION OF A BARRIER ZONE**

Kljub številnim opisom anatomije barierne cone pri kritosemenkah je vpliv časa ranitve na njen pojav in zgradbo zelo slabo raziskan. Pri golosemenkah pa so podatki izčrpniji zlasti v zvezi z nastankom travmatskih smolnih kanalov.

Sezona poškodovanja ima večji vpliv na produkcijo travmatskih smolnih kanalov kot npr. rastnost drevesa, starost kambija na mestu poškodbe, razdalja med poškodbami (BANNAN 1934) ali morda zunanji pogoji (temperatura) (ZAMSKI 1972).

Pri poškodovanjih pred pričetkom rastne sezone so smolni kanali nastali tik ob letnici, pri poškodovanjih v ostalih obdobjih rastne sezone pa lahko nastajajo tako v ranem kot tudi v

kasnem lesu (BANNAN 1934). Naše raziskave pri jelki, navadni smreki in rdečem boru in evropskem macesnu kažejo, da pri ranitvah pred začetkom aktivnosti kambijeve cone nastane ob letnici praviloma plast aksialnega parenhima, nato plast kratkih traheid in šele zatem tudi travmatski smolni kanali (OVEN 1997). V posameznih primerih lahko nastane več zaporednih tangencialnih nizov aksialnih smolnih kanalov kot odziv na isto poškodbo, zaporedne tangencialne nize smolnih kanalov pa ločujejo plasti kratkih traheid (OVEN 1997, BANNAN 1934). Pri manjših poškodbah z iglami, travmatski smolni kanali pri rodovih *Abies* in *Tsuga* niso bili vedno strnjeni v tangencialnih nizih, kot je bil primer pri večjih ranah (BANNAN 1934).

Pri ranitvah pred pričetkom rastne sezone je bariera travmatskih smolnih kanalov nastala pri evropskem macesnu v 28 dneh, pri navadni smreki in rdečem boru v 42 dneh, pri jelki pa v 56 dneh (OVEN 1997). Bariera smolnih kanalov se je najhitreje razvila pri ranitvah na višku rastne sezone (junij): pri evropskem macesnu in navadni smreki v 14 dneh, pri rdečem boru in jelki pa v 28 dneh (OVEN 1997).

Največ travmatskih smolnih kanalov nastane pri poškodovanjih med aktivno rastno sezono (pozna pomlad in zgodnje poletje), kar kaže na zvezo med intenzivnostjo odziva in kambijevo aktivnostjo (BANNAN 1934). Poškodovanja ob zaključku rastne sezone (konec avgusta) so ponovno spodbudila kambijevo aktivnost in nastanek nekaj traheid v neposredni bližini poškodbe, pri posameznih drevesih pa tudi nastanek smolnih kanalov (OVEN 1997, FAHN et al. 1979). Kot odziv na poškodovanje v prejšnji vegetacijski sezoni, se travmatski smolni kanali pojavijo v ranem lesu naslednje branike (TIPPETT et al. 1982).

Tlak, veter, poškodba in rastne snovi so spodbudile nastanek smolnih kanalov pri vrsti *Pinus halepensis* Mill. (FAHN / ZAMSKI 1970). Najprej je nastala plast traheid brez smolnih kanalov, šele za njo pa tudi smolni kanali. Če so na poškodbo nanegli tudi avksin, so najprej nastali smolni kanali (FAHN et al. 1979). Avksin je spodbudil nastanek smolnih kanalov, giberilin pa ne (FAHN / ZAMSKI 1970). Podobno kot nastanek kalusa na robu poškodbe, je mogoče tudi nastanek barrierne cone pripisati sprostitvi skorjinega tlaka po poškodovanju (TORELLI et al. 1990 a).

## 7 VIRI REFERENCES

- ARMSTRONG, J. E. / SHIGO, A. L. / FUNK, D. T. / MCGINNES, E. A., JR. / SMITH, D. E., 1981. A Macroscopic and Microscopic Study of Compartmentalization and Wound Closure After Mechanical Wounding of Black Walnut Trees.- *Wood and Fiber*, 13, 4, s. 275-291.
- BANGERTER, U. M., 1984. Der Verschlussmechanismus von Längswunden am Stamm von *Larix decidua* Mill. und *Picea abies* (L.) Karst.- *Vierteljahrschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 129, 4, s. 339-398.
- BANNAN, M. W., 1934. Seasonal Wounding and Resin-cyst Production in the Hemlock, *Tsuga canadensis* (L.) Carr.- *Ann Bot.*, 48, s. 857-868.
- BARKER, W. G., 1954. A Contribution to the Concept of Wound Repair in Woody Stems.- *Can. J. Bot.* 32, s. 486-490.
- BAUCH, J. / SHIGO, A. L. / STARCK, M., 1980. Wound effects in the xylem of *Acer* and *Betula* species.- *Holzforschung*, 34, 2, s. 153-160.
- BIGGS, A. R., 1986 a. Comparative anatomy and host response of two peach cultivars inoculated with *Leucostoma cincta* and *L. personii*.- *Phytopathology*, 76, 9 s. 905-912.
- BIGGS, A. R., 1986 b. Wound age and infection of peach bark by *Cytospora leucostoma*.- *Can. J. Bot.*, 64, 3, s. 2319-2321.
- BIGGS, A. R., 1992 a. Anatomical and physiological responses of bark tissues to mechanical injury.- V: R. A. BLANCHETE and A. R. BIGGS (ed.), *Defence mechanisms of woody plants against fungi.*, Berlin, Springer Verlag, s. 13-40.
- BIGGS, A. R., 1992 b. Responses of angiosperm bark tissues to fungi causing cankers and canker rots.- V: R. A. BLANCHETE and A. R. BIGGS (ed.), *Defence mechanisms of woody plants against fungi.*, Berlin, Springer-Verlag, s. 41-61.
- BIGGS, A. R. / BRITTON, K. O., 1988. Presymptom histopathology of peach trees inoculated with *Botryosphaeria obtusa* and *Botryosphaeria dothidea*.- *Phytopathology*, 78, 8, s. 1109-1118.
- BLANCHETTE, R. A., 1992. Anatomical responses of xylem to injury and invasion by fungi.- V: R. A. BLANCHETE and A. R. BIGGS (ed.), *Defence mechanisms of woody plants against fungi.*, Berlin, Springer-Verlag, s. 76-95.

- BONSEN, K. J. M. / SCHEFFER, R. J. / ELGERSMA, D. M., 1985. Barrier zone formation as a resistance mechanism of elms to Dutch elm disease.- IAWA Bulletin, 6, 1, s. 71-77.
- BOSSHARD, H. H. / BANGERTER, U. M., 1984. Functional tropism in traumatic excretory tissue of *Larix decidua* Mill. and *Picea abies* (L.) Karst.- V: Proceedings of Pacific regional wood anatomy conference, 1-7, October, 1984, Tsukuba, Ibaraki, Japan, s. 46-48.
- BROWN, C. L. / SAX, K., 1962. The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues.- Amer. J. Bot. 49, 7, s. 683-691.
- BUTTERFIELD, B. G. 1975. Terminology used for describing the cambium.- IAWA Bull., 13-14.
- ČUFAR, K., 1990. Električna upornost tkiv, prirastne značilnosti in odziv na poškodbe pri zdravih in obolelih jelkah.- Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani, Oddelek za lesarstvo, 167 s.
- DE VRIES, H., 1876. Über Wundholz.- Flora, 59, s. 2-8, 17-25, 38-45, 81-88, 97-108, 113-121, 129-139.
- DENNE, M. P., 1977. Some effects of wounding on tracheid differentiation in *Picea sitchensis*.- IAWA Bulletin, 3, s. 49-50.
- DUJESIEFKEN, D. (Hrsg.) 1995. Wundbehandlung an Bäumen.- Braunschweig Bernhardt Thalacker Verlag: 151 s.
- DUJESIEFKEN, D. / LIESE, W., 1990 a. Einfluss der Verletzungszeit auf die Wundheilung bei Buche (*Fagus sylvatica* L.).- Holz als Roh und Werkstoff, 48, 3, s. 95-99.
- DUJESIEFKEN, D. / PEYLO, A. / LIESE, W., 1991. Einfluss der Verletzungszeit auf die Wundreaktionen verschiedener Laubbäume und der Fichte.- Forstwissenschaftliches Centralblatt, 110, s. 371-380.
- ESAU, K., 1965. Plant anatomy.- New York, John Wiley & Sons, 767 s.
- FAHN, A. / ZAMSKI, E., 1970. The influence of pressure, wind, wounding and growth substances on the rate of resin duct formation in *Pinus halepensis* wood.- Israel J. Bot., 19, 2-3, s. 429-446.
- FAHN, A. / WERKER, E. / BEN-TZUR, P. 1979. Seasonal effect of wounding and growth substances on development of traumatic resin ducts in *Cedrus libani*.- New Phytol., 82, 537-544 s.

- GALLAGHER, P. W. / SYDNOR, T. D., 1983. Promotion of wound closure in shade trees with exogenously-applied growth regulators.- *Journal of Arboriculture*, 9, 9, s. 229-232.
- HEPTING, G. H. / BLAISDELL, D. J., 1936. A protective zone in red gum fire scars.- *Phytopathology*, 26, s. 62-67.
- IAWA 1964. Multilingual Glossary of terms used in wood anatomy. Committee on Nomenclature, International Association of Wood Anatomists.- Winterthur Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia, 186 s.
- KEMING, C. / PENGZHE, L. / QINGHUA, L. / ZHENGLI, L., 1989. Regeneration of vascular tissues in *Broussonetia papyrifera* stems after removal of xylem.- *IAWA Bull.*, n.s., 10, 7, s. 193-199.
- KRIŽAJ, B., 1993 a. Nekaterne strukturne značilnosti poranitvenega lesa pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.).- *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 42, 4, s. 287-302.
- KRIŽAJ, B., 1993 b. Odziv lesa in kambija na mehanska poškodovanja ter les, nastal po poškodovanju pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) in navadni jelki (*Abies alba* Mill.).- *Magistersko delo*, Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, s. 149.
- KURODA, K., 1986. Wound effects on cytodifferentiation in the secondary xylem of woody plants.- *Wood Research*, 72, s. 67-118.
- KURODA, K. / SHIMAJI, K., 1983. Traumatic resin canal formation as a marker of xylem growth. - *Forest Science*, 29, 3, s. 653-659.
- KURODA, K. / SHIMAJI, K., 1984a. The pinning method for marking xylem growth in hardwood species.- *Forest Science*, 30, 2, s. 548-554.
- KURODA, K. / SHIMAJI, K., 1984b. Wound effects on xylem cell differentiation in a conifer. - *IAWA Bulletin*, 5, 4, s. 295-305.
- KURODA, K. / SHIMAJI, K., 1985. Wound effects on cytodifferentiation in hardwood xylem. - *IAWA Bulletin*, 6, 2, s. 107-118.
- KUČERA, L., 1971. Wungewebe in der Eibe (*Taxus baccata* L.).- *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 116, 4, s. 445-470.
- KUČERA, L. J., 1977. Modified tracheids adjacent to wound tissue in *Pseudowintera colorata* (Winteraceae).- *IAWA Bulletin*, 1, s. 10-11.
- LARSON, P. R., 1994. *The vascular cambium: development and structure*.- Berlin, Heidelberg, New York, London, Springer-Verlag, 725 s.

- LEBEN, C., 1985. Wound occlusion and discolouration columns in red maple.- *New Phytologist*, 99, 3, s. 485-490.
- LEITCH, M. A. / SAVIDGE, R. A., 1995. Evidence for auxin regulation of bordered-pit positioning during tracheid differentiation in *Larix laricina*.- *IAWA Journal*, 16, 3, s. 289-297.
- LENEY, L. / MOORE, L. D., 1977. Traumatic resin canals in western hemlock, *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.- *IAWA Bulletin*, 2, s. 23-24.
- LEV YADUN, S. / ALONI, R., 1991 a. An experimental method of inducing 'hazel' wood in *Pinus halepensis* (Pinaceae).- *IAWA Bulletin*, 12, 4, s. 445-451.
- LEV YADUN, S. / ALONI, R., 1992. A general hypothesis for the regulation of vascular ray differentiation.- *IAWA All Division 5 Conference 'Better wood products through science'*, Nancy, France, August 23-28, 1992, *IAWA-Bulletin*, 13, 3, 258 s.
- LIESE, W. / DUJESIEFKEN, D., 1988. Reaktionen von Bäumen auf Verletzungen.- *Gartenamt*, 37, 3, s. 436-440.
- LIESE, W. / DUJESIEFKEN, D. / BREMER, J., 1988. Wundreaktionen bei Linde nach Astung in der Baumpflege.- *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 107, 3, s. 184-196.
- LIESE, W. / DUJESIEFKEN, D., 1989. Wundreaktionen bei Laubbäumen.- V: Tagungsband. Symposium Ausgewählte Probleme der Gehölzphysiologie, 13-16. Juni 1989, Tharandt, Deutschland. s. 71-77.
- LIESE, W. / DUJESIEFKEN, D., 1996. Wound reactions of trees.- V: S. P. RAYCHAUDHURI and K. MARAMOROSCH (ed.), *Forest trees and palms. Diseases and control.*, New Delhi, Calcutta, Oxford & IBH Publishing Co. PVT. Ltd., s. 21-35.
- LO, H. C., 1988. Development of new vascular cambium from trunk callus in *Chamaecyparis formosensis* Mats.- *Memoirs of the College of Agriculture, National Taiwan University*, 28, 1, s. 54-67.
- LO, H. C. / SCHÜTT, P., 1980. Rindenkratzen als Schälenschutzmassnahme. Anatomische Reaktionen der Fichte in Abhängigkeit von Behandlungsmethode und termin.- *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 99, 1, s. 21-31.
- LOWERTS, G. / WHEELER, E. A. / KELLISON, R. C., 1986. Characteristics of wound-associated wood of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.).- *Wood and Fiber Science*, 18, 4, s. 537-552.
- MARTIN, J. M. / SYDNOR, T. D., 1987. Differences in wound closure rates in 12 tree species.- *HortScience*, 22, 3, s. 442-444.

- MATSUZAKI, S., 1972. Structural changes in tree tissue affected by environmental factors, with special reference to those in the bark structure of Todo-Fir (*Abies sachalinensis* Mast.).- Journal of the Japanese Forestry Society, 54, 9, s. 287-294.
- MILLER, H. / BARNETT, J. R., 1993. The formation of callus at the graft interface in Sitka spruce.- IAWA Journal, 14, 1, s. 13-21.
- MOORE, K. E., 1978. Barrier-zone formation in wounded stems of sweetgum.- Canadian Journal of Forest Research, 8, 4, s. 389-397.
- MULHERN, J. / SHORTLE, W. / SHIGO, A., 1979. Barrier zones in red maple: an optical and scanning microscope examination.- Forest Science, 25, 2, s. 311-316.
- NEELY, D., 1970. Healing of wounds on trees.- J. Am. Soc. Hort. Sci. 95, 5, s. 536-540.
- NEELY, D., 1988 a. Tree wound closure.- Journal of Arboriculture, 14, 6, s. 148-152.
- NEELY, D., 1988 b. Wound closure rates on trees.- Journal of Arboriculture, 14, 10, s. 250-254.
- NOEL, A. R. A., 1968. Callus formation and differentiation at an exposed cambial surface.- Ann. Bot., 32, s. 347-359.
- NOBUCHI, T. / HARADA, H., 1983. Physiological features of the 'white zone' of sugi (*Cryptomeria japonica* D. Don) - cytological structure and moisture content.- Journal of the Japan Wood Research Society, 29, 12, s. 824-832.
- OVEN, P., 1993. Anatomija skorje in njen odziv na mehanska poškodovanja pri zdravih in prizadetih jelkah (*Abies alba* Mill.).- Magistersko delo, Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, 97 s.
- OVEN, P., 1997. Odziv sekundarnega floema in ksilema ter kambija na mehanske poškodbe bele jelke (*Abies alba* Mill.), navadne smreke (*Picea abies* Karst.), rdečega bora (*Pinus sylvestris* L.) in evropskega macesna (*Larix decidua* Mill.).- Doktorska disertacija. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Odd. za lesarstvo. XXIV, 167 s.
- OVEN, P., 1998. Odziv drevesnih tkiv na poškodbe in infekcijo. 1. Živa skorja. (Response of tissues of trees to wounding and infection. 1. Living bark).- Zbornik gozdarstva in lesarstva 55: s. 113-133.
- OVEN, P. / TORELLI, N., 1994. Wound response of the bark in healthy and declining silver firs (*Abies alba*).- IAWA Journal, 15, 4, s. 407-415.
- 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 Pharm. 45, 2, suppl. I, s. 375-377.



- OVEN, P. / TORELLI, N., 1999. Response of the cambial zone in conifers to wounding.- Phyton (V recenziji).
- OVEN, P. / TORELLI, N. / SHORTLE, W. / ZUPANČIČ, M., 1999. The formation of a ligno-suberised layer and wound periderm in beech bark (*Fagus sylvatica* L.).- Flora, V tisku.
- PANSHIN, A. J. / ZEEUW, C. D., 1980. Textbook of wood technology.- New York, McGraw-Hill, 772 s.
- PEARCE, R. B., 1982. A mechanism for compartmentalization in oak.- Arboricultural Journal, 6, 4, s. 277-285.
- PEARCE, R. B., 1989. Cell wall alterations and antimicrobial defense in perennial plants. V: N. G. LEWIS and M. G. PAICE (ed.), Plant cell wall polymers. Biogenesis and biodegradation.- Washington, American Chemical Society, s. 346-360.
- PEARCE, R. B., 1990. Occurrence of decay-associated xylem suberization in a range of woody species.- European Journal of Forest Pathology, 20, 5, s. 275-289.
- PEARCE, R. B., 1996. Tansley Review No. 87. Antimicrobial defences in the wood of living trees.- New Phytologist, 132, 2, s. 203-233.
- PEARCE, R. B. / RUTHERFORD, J., 1981. A wound-associated suberized barrier to the spread of decay in the sapwood of oak (*Quercus robur* L.).- Physiological Plant Pathology, 19, 3, s. 359-369.
- PHELPS, J. E. / MCGINNES, E. A., JR. / LIEU, P. Y., 1975. Anatomy of xylem tissue formation associated with radial seams and crack in Black Oak.- Wood Science, 8, 1, s. 397-405.
- PHELPS, J. E. / MCGINNES, E. A., JR., 1977. Anatomical responses to basal injury in white and black oak.- Wood Science, 10, 1, s. 15-21.
- RADEMACHER, P. / BAUCH, J. / SHIGO, A. L., 1984. Characteristics of xylem formed after wounding in *Acer*, *Betula* and *Fagus*.- IAWA Bulletin, 5, 2, s. 141-151.
- RIOUX, D. / OUELLETTE, G. B., 1990. Histochemical detection of lignin and suberin in barrier zones formed in hosts and nonhosts in response to inoculation with *Ophiostoma ulmi*.- Third Euro African Regional Wood Anatomy Symposium organized by the Wood Science and Technology Laboratories of the ETH (Swiss Federal Institute of Technology), Zurich, Switzerland, July 22-27, 1990, IAWA Bulletin, 11, 3, s. 301.

- RIOUX, D. / OUELLETTE, G. B., 1991 Barrier zone formation in host and nonhost trees inoculated with *Ophiostoma ulmi*. I.- Anatomy and histochemistry. Can. J. Bot. 69, s. 2055 - 2073.
- SCHMID, R. 1976. The elusive cambium-another terminological contribution.- IAWA Bull. 4, s. 51- 58.
- SCHMITT, U. / LIESE, W., 1990. Wound reaction of the parenchyma in Betula.- IAWA Bulletin, 11, 4, s. 413-420.
- SHAIN, L. / MILLER, J. B., 1988. Ethylene production by excised sapwood of clonal eastern cottonwood and the compartmentalization and closure of seasonal wounds.- Phytopathology, 78, 10, s. 1261-1265.
- SHARON, E. M., 1973. Some histological features of *Acer saccharum* wood formed after wounding.- Canadian Journal of Forest Research, 3, 1, s. 83-89.
- SHARON, E. M., 1974. An altered pattern of enzyme activity in tissues associated with wounds in *Acer saccharum*.- Physiological Plant Pathology, 4, 3, s. 307-312.
- SHARPLES, A. / GUNNERY, H., 1939. Callus formation in *Hibiscus rosasinensis* L. and *Hevea brasiliensis* Mull. Arg.- Ann. Bot., 3, s. 827-839.
- SHIGO, A. L., 1984. Development and characteristics of discoloured wood.- IAWA Bulletin, 5, 2, 99 s.
- SHIGO, A. L., 1986 a. A new tree biology dictionary: terms, topics, and treatments for trees and their problems and proper care - Durham, New Hampshire, Shigo and Trees, Associates, 132 s.
- SHIGO, A. L., 1986b. A new tree biology: facts, photos, and philosophies on trees and their problems and proper care.- Durham, New Hampshire 03824, USA, Shigo and Trees, Associates, 595 s.
- SHIGO, A. L., 1989. Tree Pruning: A worldwide photo guide.- Durham, New Hampshire, Shigo and Trees, Associates, 617 s.
- SHIGO, A. L. / DUDZIK, K. R., 1985. Response of uninjured cambium to xylem injury.- Wood Science and Technology, 19, 3, s. 195-200.
- SHIGO, A. L. / MARX, H. G., 1977. Compartmentalization of decay in trees.- USDA Forest Service Agriculture Information Bulletin, 405, 73 s.
- SHIGO, A. L. / SHORTLE, W. C. / GARRETT, P. W., 1977. Genetic control suggested in compartmentalization of discolored wood associated with tree wounds.- Forest Science, 23, 2, s. 179-182.

- SHORTLE, W. C., 1979 b. Mechanisms of compartmentalization of decay in living trees.- *Phytopathology*, 69, 10, s. 1147-1151.
- SHORTLE, W. C. / COWLING, E. B., 1978. Development of discoloration, decay, and microorganisms following wounding of sweetgum and yellow-poplar trees.- *Phytopathology*, 68, 4, s. 609-616.
- SHORTLE, W. C. / SMITH, K. T. / DUDZIK, K. R., 1996. Decay diseases of stemwood: Detection, diagnosis, and management. V: S. P. RAYCHAUDHURI and K. MARAMOROSCH (ed.), *Forest trees and palms. Diseases and control.*, - New Delhi, Calcutta, Oxford & IBH Publishing Co. PVT. Ltd., s. 95-109.
- SMITH, D. E., 1980. Abnormal wood formation following fall and spring injuries in black walnut.- *Wood Science*, 12, 4, s. 243-251.
- SMITH, K. T. / SHORTLE, W. C., 1990. IAA oxidase, peroxidase, and barrier zone formation in red maple.- *European Journal of Forest Pathology*, 20, 4, s. 241-246.
- SOE, K., 1959. Anatomical studies of bark regeneration following scoring.- *J. Arnold. Arbor.*, 40, s. 260-267.
- SOMERVILLE, A., 1980. Resin pockets and related defects of *Pinus radiata* grown in New Zealand.- *New Zealand Journal of Forestry Science*, 10, 2, s. 439-444.
- THOMSON, R. B. / SIFTON, H. B., 1925. Resin canals in the Canadian spruce (*Picea canadensis* (Mill.) B.S.P.)- an anatomical study, especially in relation to traumatic effects and their bearing on phylogeny. - *Philol. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B.*, 214, s. 63-111.
- TIPPETT, J. T. / SHIGO, A. L., 1980. Barrier zone anatomy in red pine roots invaded by *Heterobasidion annosum*.- *Canadian Journal of Forest Research*, 10, 2, s. 224-232.
- TIPPETT, J. T. / SHIGO, A. L., 1981a. Barrier zone formation: a mechanism of tree defense against vascular pathogens.- *IAWA Bulletin*, 2, 4, s. 163-168.
- TIPPETT, J. T. / SHIGO, A. L., 1981b. Barriers to decay in conifer roots.- *European Journal of Forest Pathology*, 1, 1-2, s. 51-59.
- TIPPETT, J. T. / BOGLE, A. L. / SHIGO, A. L., 1982. Response of balsam fir and hemlock roots to injuries.- *European Journal of Forest Pathology*, 12, 6-7, s. 357-364.
- TORELLI, N., 1990 a. Les & skorja - slovar strokovnih izrazov.- Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, 71 s.
- TORELLI, N., 1990 b. On the origin of the barrier zone (wall 4, CODIT).- Third Euro African Regional Wood Anatomy Symposium organized by the Wood Science and

- Technology Laboratories of the ETH (Swiss Federal Institute of Technology), Zurich, Switzerland, July 22-27, 1990. IAWA Bulletin, 11, 2, 138 s.
- TORELLI, N., 1994. Reaction of beech and silver fir to mechanical wounding in view of CODIT model concept. - Proceedings of 1st Slovenian Symposium on Plant Physiology, Gozd Martuljek, Slovenia, 29 Sep.- 1 Oct., 1993, Ljubljana, The Slovenian Society of Plant Physiology, s. SP11.
- TORELLI, N., 1998. Zunajkambijska rast celic v lesu dvokaličnic.- Les 10, s. 293 - 298.
- TORELLI, N. / OVEN, P., 1996. Occurrence of suberin in the discoloured wood ("Red Heart") in beech (*Fagus sylvatica* L.).- Afro European Wood Anatomy Symposium, London/Kew, Abstracts. IAWA J., 17, 3, 265 s.
- TORELLI, N. / ČUFAR, K. / ROBIČ, D. / ZUPANČIČ, M. / KERMAVNAR, A. / GORIŠEK / OVEN, P., 1989. Possible alterations of wood in air polluted trees.- Project JFPPP762. Phase Report. Ljubljana. University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Wood Science and Technology, s. 98.
- TORELLI, N. / OVEN, P. / ZUPANČIČ, M., 1990a. Nastanek in značilnosti barierne cone ter lesa nastalega po ranitvi. (The origin and characteristics of barrier zone and wood formed after wounding). - Zbornik gozdarstva in lesarstva, 36, s. 3-16.
- TORELLI, N. / ZUPANČIČ, M. / OVEN, P. / ČUFAR, K., 1990b. Wall 4 ("barrier zone" CODIT) and xylem formed after wounding in silver fir (*Abies alba* Mill.).- V: Proceedings of VIIIth Symposium "Fundamental Research of Wood", Faculty of Wood Technology, Warsaw Agricultural University, Poland, 8-12 Oct. 1990, Committee of Wood Technology, Polish Academy of Sciences, s. 22-26.
- TORELLI, N. / ČUFAR, K. / ZUPANČIČ, M. / OVEN, P., 1990c. Barrier zones and wound-associated wood of silver fir and poplar.- Third Euro African Regional Wood Anatomy Symposium organized by the Wood Science and Technology Laboratories of the ETH (Swiss Federal Institute of Technology). Zürich, Switzerland. July 22-27, 1990. IAWA Bulletin, 11, 3, 303 s.
- TORELLI, N. / KRIŽAJ, B. / OVEN, P., 1994. Barrier zone (CODIT) and wound-associated wood in beech (*Fagus sylvatica* L.).- *Holzforschung und Holzverwertung*, 46, 3, s. 49-51.
- UGGLA C. / MORITZ T. / SANDBERG G. / SUNDBERG B. 1996. Auxin as a positional signal in pattern formation in plants.- *Proc. Natl. Acad. Sci. USA, Plant Biology* 93, s. 9282-9286.

- ZAMSKI, E., 1972. The correlation between size and number of vertical and radial resin ducts and the amount of secretion in *Pinus halepensis* wood.- La Yaaran, 22, 3, s. 49-50.
- WARDROP, A. B., 1965. Cellular differentiation in xylem. V: W. A. COTE (ed.), Cellular ultrastructure of woody plants.- Syracuse, University Press, s. 61-97.
- WARGO, P. M., 1977. Wound closure in sugar maple: adverse effects of defoliation.- Canadian Journal of Forest Research, 7, 2, s. 410-414.
- WILKES, J., 1985. Host attributes affecting patterns of decay in a regrowth eucalypt forest. IV. The responses of sapwood to injury.- *Holzforschung*, 39, 6, s. 321-326.
- WILKES, J., 1986. Host attributes affecting patterns of decay in a regrowth eucalypt forest. V. Barrier zones.- *Holzforschung*, 40, 1, s. 37-42.
- WILSON, B. F. 1966. Mitotic activity in the cambial zone of *Pinus strobus*.- *Am. J. Bot.*, 53: s. 364-372.

## 8 ZAHVALA ACKNOWLEDGEMENT

---

Pregledni članek je nastal v okviru aplikativnega raziskovalnega projekta Uvajanje arboristike v Sloveniji (LA-0507-0491-98), ki ga financirjo Ministrstvo za znanost in tehnologijo, Bober Gozdarstvo d.o.o., Tisa d.o.o in KPL - Gradnje, Rast, Inženiring, d.d.