

GDK 523+181.48:42

Prispelo/Received: Marec/March 1998

Sprejeto/Accepted: Junij/June 1998

Pregledni znanstveni članek
Review scientific paper

ODZIV DREVESNIH TKIV NA POŠKODBE IN INFEKCIJO

1. ŽIVA SKORJA

Primož OVEN*

Izvleček

Povzete so ugotovitve raziskav o odzivu žive skorje na poškodbe in infekcijo.

Ključne besede: živa skorja, odziv, ligno-suberinska plast, nekrofilaktični periderm

RESPONSE OF TISSUES OF TREES TO WOUNDING AND INFECTION

1. LIVING BARK

Abstract

The literature on the response of living bark to wounding and infection is reviewed.

Key words: living bark, response, ligno-suberised layer, necrophylactic periderm

* dr., dipl. ing. les., asistent, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina c. VIII/34, 1000 Ljubljana, SLO

VSEBINA CONTENTS

1	UVOD	
	INTRODUCTION.....	115
2	SKORJA	
	BARK.....	116
2.1	ŽIVA SKORJA	
	LIVING BARK.....	116
2.2	ZGRADBA PERIDERMA	
	ANATOMY OF PERIDERM.....	117
3	RANITVENI, EKSOFILAKTIČNI, NEKROFILAKTIČNI PERIDERM	
	WOUND, EXOPHYLACTIC, NECROPHYLACTIC PERIDERM.....	120
3.1	MODEL NESPECIFIČNEGA ODZIVA ŽIVE SKORJE	
	MODEL OF NON-SPECIFIC RESPONSE OF THE LIVING BARK.....	122
3.2	ANATOMIJA NASTANKA NEKROFILAKTIČNEGA PERIDERMA	
	THE ANATOMY OF NECROPHYLACTIC PERIDERM FORMATION.....	124
3.3	DEJAVNIKI, KI VPLIVAJO NA NASTANEK NEKROFILAKTIČNEGA PERIDERMA	
	FACTORS INFLUENCING THE FORMATION OF NECROPHYLACTIC PERIDERM.....	128
	VIRI	
	REFERENCES.....	129
	ZAHVALA	
	ACKNOWLEDGEMENT.....	133

1 UVOD

INTRODUCTION

Drevesa v gozdu in v urbanem okolju so nenehno izpostavljeni poškodbam (Manion 1981; Tattar 1978). Med povzročitelje poškodb se uvrščajo različni dejavniki žive in nežive narave (vremenske nepravilnosti, živali, ...), v vse večji meri pa tudi človek. Tako se poškodovanost gozdnega drevja zaskrbnjujoče poveča zlasti pri poseku, spravilu hlodovine in gradnji gozdnih prometnic (Glej npr. Košir 1998). Največ poškodb na urbanem drevju nastane s prevoznimi sredstvi in kot posledica naraščajoče rekreacijske rabe zelenih površin. Nujno potrebni postopki drevesne nege so dodaten vir poškodovanosti urbanega drevja.

Pri mehanskem poškodovanju se zaščita, ki jo drevesu nudi sklenjen periderm prekine, z vodo nasičena tkiva - skorja, kambiji, les - pa pridejo v stik z atmosfero. Mehanska poškodba je tako prva faza v zaporedju kompleksnih procesov, ki se pričnejo z abiotičnimi spremembami in končajo z biotskim razkrojem v živem drevesu. Zaradi vdora zraka in izsuševanja začnejo poškodovana tkiva odmirati, se razbarvajo (diskolorirajo) in izgubijo osnovno funkcijo. Zaradi spremenjenega razmerja med kisikom in vodo postanejo poškodovana tkiva ugoden življenjski prostor za patogene organizme (Pearce 1996). Zaradi okužbe z glivami razkrojevalkami lesa pa se v živem drevesu slej ko prej pričnejo tudi razkrojni procesi, kar povzroči drastično zmanjšanje kvalitete lesa.

Obseg razbarvanja in razkroja v drevesu poskušajo omejiti pasivni in aktivni obrambni mehanizmi drevesa (Duchesne et al. 1992; Liese in Dujesiefken 1996; Pearce 1996). Pasivni obrambni mehanizmi (kemični, anatomski in morfološki) v drevesu obstajajo že pred poškodbo. Aktivni mehanizmi pa se sprožijo po poškodovanju in so kemični (fitoaleksini) ter anatomski.

Znanih je več teoretskih modelov, ki poskušajo pojasniti odziv drevesa na poškodovanje. Razvoj razbarvanja in razkroja v lesu poskušajo pojasniti naslednji modeli: model CODIT (Shigo in Marx 1977; Shigo 1986a, b), model dinamičnih reakcijskih con (Shain 1979), koncept vlažnostnih barier (Rayner in Boddy 1988) in model zaščitnega lesa (Grosser et al. 1991). Spremembe v poškodovani živi skorji pa pojasnjuje Mullick (1977) - Biggsov (1992b) model obnove sklenjenega periderma.

Kljub modelom, ki poskušajo pojasniti, kako v drevesu delujejo obrambni mehanizmi, ostaja razumevanje fiziologije odziva drevesnih tkiv fragmentarno. V treh prispevkih

bomo ločeno obravnavali odziv žive skorje, kambija in lesa. Povzeli bomo bistvene ugotovitve relevantnih raziskav in kritično ovrednotili obstoječe modele. Ker so skorjina tkiva na površini drevesa prva izpostavljena poškodbam, se bomo najprej posvetili odzivu skorje na poškodovanja in infekcijo.

2 SKORJA BARK

Skorja je netehnični izraz, s katerim označujemo vsa tkiva zunaj vaskularnega kambija (Sl. 1) ne glede na njihovo specifično zgradbo (Esau 1965; Srivastava 1963; Trockenbrodt 1990; Torelli 1983, 1984, 1990a). Z razvojem vaskularnega kambija, praviloma ob zaključku prvega leta v življenju drevesa, se prične debelinska (sekundarna) rast: v centripetalni smeri nastaja sekundarni ksilem, v centrifugalni pa sekundarni floem (Torelli 1983). Togo primarno krovno tkivo ali epiderm pri tem razpoka, nadomesti pa ga sekundarno krovno tkivo ali periderm. Periderm sestavljajo trije tipi celic: felogen (plutni kambij), felem (pluta) in feloderm. Pri večini drevesnih vrst se v sekundarnem floemu postopno razvijejo tudi eden ali več globinskih peridermov in izdvojijo zunanja tkiva, ki odmro (Torelli 1983). Mrtvo skorjo imenujemo tudi lubje ali ritidom, živo skorjo pa ličje (Glej Torelli 1983, 1984, 1990a). Na prerezih starejših delov drevesa lahko tudi s prostim očesom ločimo živo skorjo (ličje) in mrtvo skorjo (lubje), ki ju razmejuje najmlajši globinski periderm (Sl. 1). V strogem smislu pa živo skorjo sestavlja sekundarni floem in žive celice periderma, feloderm in felogen (Sl 2 in 3). Lubje ali ritidom pa vključuje vsa odmrla tkiva zunaj najmlajšega felogena, t.j. felemske celice najmlajšega periderma, sekundarni floem in globinske periderme (sliki 2 in 3) (Trockenbrodt 1990, Torelli 1983, 1984).

2.1 ŽIVA SKORJA LIVING BARK

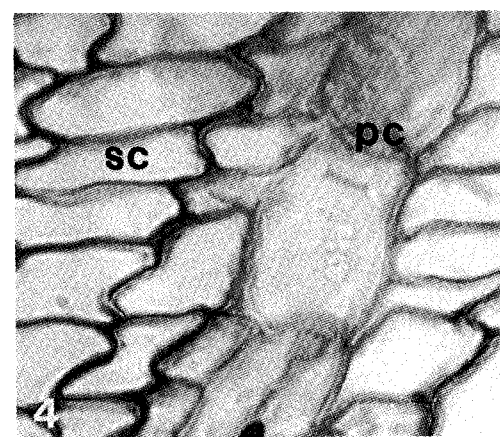
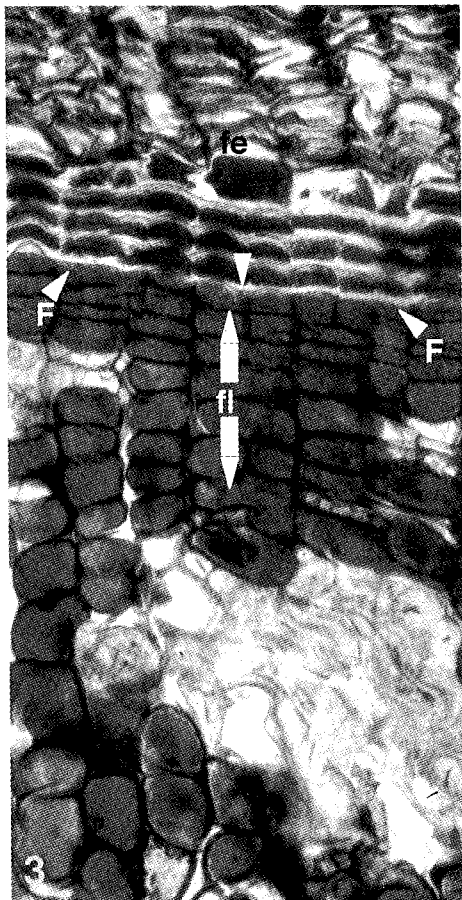
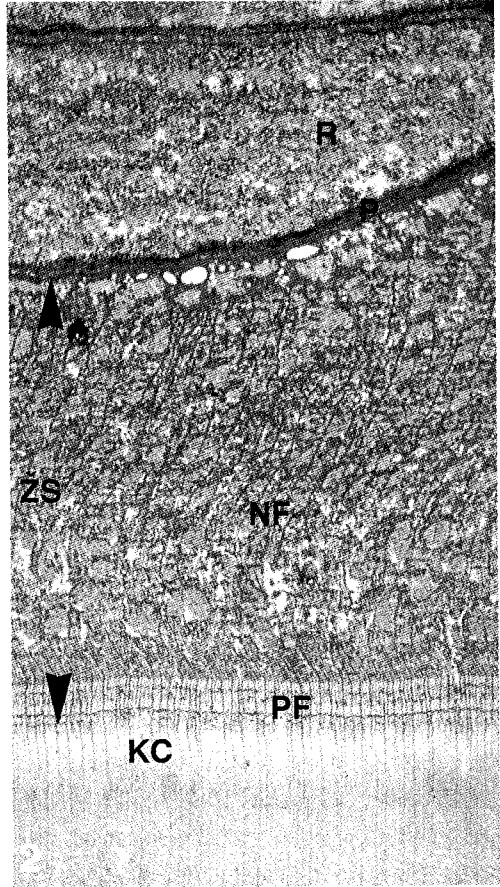
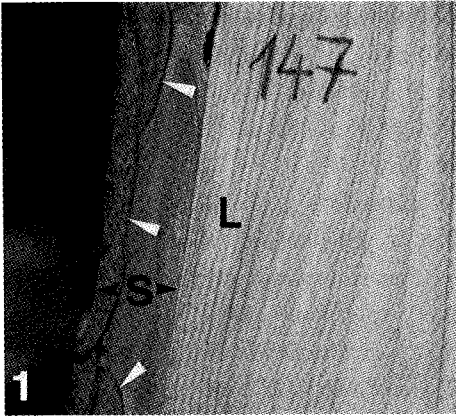
Tkiva žive skorje torej prispevata oba lateralna meristema, vaskularni kambij tvori sekundarni floem, felogen pa feloderm. S funkcionalnega vidika sekundarni floem nadalje delimo na notranji prevodni in zunanji neprevodni (skladiščni) del (sliki 2 in 4) (Holdheide 1951). Prevodni del sekundarnega floema praviloma sestoji iz neposrednih potomk vaskularnega kambija, neprevodni pa tudi iz elementov, ki nastanejo sekundarno iz floemskega parenhima. Zgradba sekundarnega floema, podobno kot sekundarni ksilem,

sestoji iz dveh sistemov: osnega ali aksialnega in trakovnega ali radialnega. Osni sistem prevodnega floema sestavljajo sistne celice (iglavci) (Sl. 4) oz. sitasti členi s celicami spremljevalkami (listavci), parenhimske celice in pri nekaterih vrstah tudi vlakna (Esau 1965). Večinoma enoredne trakove pri iglavcih sestavljajo samo parenhimske celice (Sl. 4) ali parenhimske in Strassburgerjeve celice (Den Outer 1967). Pri listavcih so trakovi lahko enoredni ali večredni, sestavljeni samo iz parenhimskih celic. V neprevodnem floemu se prostorski raspored celic, ki je značilen za prevodni floem, močno spremeni (Slika 2). Sitaste celice kolabirajo, parenhimske celice se inflirajo, ali pa se z naknadno rastjo iz njih razvijejo sklereide (Holdheide 1951). V splošnem je zgradba sekundarnega floema listavcev bolj pestra kot pri iglavcih (Glej tudi Holdheide 1951; Chang 1954; Whitmore 1962a, b; Srivastava 1963; Esau 1965; Den Outer 1967; Borger 1973; Torelli 1983, 1984; Oven 1993, 1997).

2.2 ZGRADBA PERIDERMA

ANATOMY OF PERIDERM

Periderm sestavljajo trije tipi celic: felem, felogen in feloderm (Sl. 3). Felogen ali plutni kambij je lateralni meristem, ki tvori navzven felem, na notranjo stran pa ozek pas feloderma. Felogen sestavljajo zidakaste inicialke s primarno steno, gosto citoplazmo, in izrazitim jedrom v času delitev. Feloderm sestavljajo žive celice, ki so po obliki podobne parenhimskim celicam (Holdheide 1951). Felem ali pluta je strnjeno tkivo brez medceličnih prostorov, izjema so mesta, kjer se razvijejo lenticelle (Parameswaran et al. 1976). Ločimo tri tipe felemskih celic: kristaliferni felem (flobafenske plutne celice), tankosteni felem (spužvaste celice) in debelostene felemske celice (sklerificirane feloide) (Godkin et al. 1983; Grozdits et al. 1982; Parameswaran et al. 1976).



Slike 1 - 4: Jelka (Abies alba Mill.), zgradba skorjinih tkiv. Sl. 1: radialni prerez. Sl. 2 - 4: prečni prerez.

- 1: *Najmlajši globinski periderm (⇔) razmejuje živo skorjo (ličje) in mrtvo skorjo (lubje = ritidom). L = les, S = skorja.*
- 2: *Živo skorjo sestavlja sekundarni floem ter žive celice najmlajšega globinskega periderma (Glej tudi Sl. 3). ŽS = živa skorja; PF = prevodni floem; NF = neprevodni floem, KC = kambijeva cona; P = najmlajši globinski periderm; R = ritidom.*
- 3: *Zgradba periderma. F = felogen, fe = felem; fl = feloderm.*
- 4: *Prevodni floem: sc = nekolabirane sitaste celice; pc = parenhimske celice floemskega traku.*

Figs 1 - 4: Silver fir (Abies alba Mill.), anatomy of bark. Fig. 1: radial section. Figs. 2 - 4: cross-section.

- 1: *Last formed sequent periderm (⇔) delimits living bark and dead bark (rhytidome). L = wood; S = bark.*
- 2: *Living bark is comprised of the secondary phloem and the living cells of the last formed periderm (See Fig. 3). ŽS = living bark; PF = conducting phloem; NP = nonconducting phloem; KC = cambial zone; P = last formed sequent periderm; R = rhytidome.*
- 3: *Anatomy of periderm. F = phellogen; fe = phellem; fl = pheloderm.*
- 4: *Conducting phloem: sc = noncollapsed sieve cells; pc = parenchyma cells of phloem ray.*

Celična stena felemskih kristalifer (flobafenske plutne celice) je sestavljena iz tanke celulozne in suberinske plasti. Ta je debelejša, če stena meji na felogenske ali debelostene felemske celice (Godkin et al. 1983; Grozdits et al. 1982). V lumnih so polifenoli, ki obdajajo romboidne kristale kalcijevega oksalata (Parameswaran et al. 1976).

Tankostene celice (spužvaste celice) imajo lignificirano združeno srednjo lamelo in plastovito celično steno, v kateri se izmenjujejo plasti suberina in voskov (Godkin et al. 1983).

Debelostene felemske celice (feloide) imajo odebeljeno in plastovito sekundarno steno.

Prvi površinski periderm, ki s pričetkom debelinske rasti nadomesti epiderm, lahko ostane npr. pri bukvi in gabru aktiven skozi celo življenje drevesa. Pri večini drevesnih vrst pa se redno razvijejo tudi globinski peridermi (Sl. 1 in 2). Prvi globinski periderm (in s tem ritidom) se npr. pri hrastu pojavi po 25 -36 letih, pri boru po 8 - 10, pri jelki po 50 in pri lipi po 10 - 12 letih (Torelli 1983). Časovni intervali, v katerih se tvorijo zaporedni globinski peridermi, so pri različnih vrstah različni, npr. pri hrastu 4-6 let, pri javorju pa 5- 30 let (Torelli 1983).

Suberizirani felem najmlajšega periderma relativno učinkovito ščiti drevo pred večino patogenih organizmov. Znanih je le nekaj gliv (npr. *Fomes annosus*, *Armillaria melea*), ki lahko razgradijo suberin in prodrejo v drevo (Biggs 1992a). Večina patogenih organizmov pa lahko okuži drevesna tkiva samo skozi poškodbo.

3 RANITVENI, EKSOFILAKTIČNI, NEKROFILAKTIČNI PERIDERM WOUND, EXOPHYLACTIC, NECROPHYLACTIC PERIDERM

Poleg rednih peridermov (površinski, globinski) se nov periderm razvije tudi po mehanskem poškodovanju ali infekciji žive skorje (Glej npr. Biggs 1992a, b). Če je nov periderm nastal kot posledica abiotske poškodbe, so praviloma uporabljali izraz ranitveni periderm (Esau 1965), v primeru, da je bil povzročitelj biotski, pa patološki periderm (Braun 1976, 1977), vendar raba obeh izrazov ni bila enoznačna. V preteklosti je veljalo prepričanje, da redni površinski in globinski peridermi ter ranitveni peridermi nastanejo na podoben način (Esau 1965). Razlika med njimi naj bi bila zgolj časovna in prostorska; ranitveni peridermi naj bi nastali po poškodbi in bili omejeni samo na mesto poškodbe

(Akai 1959; Bloch 1953). Ker so se ranitveni peridermi vedno pojavili na določeni oddaljenosti od interakcijske cone gostotelja in patogena, so njihov pojav označevali kot pasivni obrambni mehanizem drevesa, razvoj patogena pa naj bi omejili učinkovitejši, vendar manj očitni mehanizmi.

Mullick s sodelavci je prvi opozoril na anatomske in histokemične razlike med različnimi tipi peridermov. V skorji vrst *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes, *Abies grandis* (Dougl.) Lindl., *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. in *Thuja plicata* Donn. so bili prisotni trije tipi peridermov, ki so se razlikovali po mestu nastanka in po pigmentaciji felemskih celic (Mullick in Jensen 1973a): prvi rjavi periderm, rdeče-škrlatni globinski peridermi in rjavi globinski peridermi. Rjavi globinski peridermi so vedno nastali pod rdeče-škrlatnimi globinskimi peridermi, nikoli pa pod ritidomom (Mullick in Jensen 1973a). Ranitveni ali patološki peridermi, ki so nastali na mestu odpadlih iglic, ob starih smolnih kanalih in po poškodovanju skorje, pa so bili podobni rdeče-škrlatnim peridermom, ki se v nepoškodovani skorji sicer razvijejo pod ritidomom (Mullick in Jensen 1973b). Mullick je zato uvedel novo terminologijo. Peridermi, ki se razvijejo po odmrtnosti dela žive skorje (pri normalnem nastanku ritidoma ali po poškodovanju skorje), predstavljajo skupino nekrofilaktičnih peridermov, ki ščitijo živo tkivo pred neugodnimi posledicami odmiranja žive skorje (Mullick in Jensen 1973b). Rjavi prvi in rjavi globinski peridermi pa predstavljajo skupino eksofilaktičnih peridermov, ki v smislu sekundarnega krovnega tkiva ščitijo živa tkiva pred dejavniki okolja (Mullick in Jensen 1973b). Nekrofilaktični peridermi so se vedno pojavili pod plastjo tkiva, ki je bilo nepropustno za vodno raztopino železovih ionov (Mullick 1975, 1977). Mullick (1975) v tej plasti celic ni odkril suberina, zato je ta celični sloj označil za "nesuberinizirano nepropustno tkivo" (non-suberized impervious tissue). Nastanek nesuberiniziranega neprepustnega tkiva tako na mestih, kjer ni bilo poškodb (t.j. ob ritidomu), kot tudi ob ranah (npr. zaradi insektov ali mehanskih poškodb), dopušča domnevo, da je nastanek tega tkiva nespecifičen (Mullick 1975; Hudler 1984). Nastanek neprepustnega nesuberiniziranega tkiva in pod njim nekrofilaktičnega periderma je Soo (1977 iz Biggs et al. 1984) zabeležil pri večjem številu drevesnih vrst (*Picea glauca* (Moench) Voss., *Picea sitchensis* (Bong.) Carr., *Picea engelmannii* Parry., *Pinus contorta* Dougl., *Pinus monticola* Dougl., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Larix occidentalis* Nutt., *Abies grandis* (Dougl.) Lindl., *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes, *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg., *Sequoia sempervirens* (D. Don.) Endl., *Thuja plicata* Donn., *Cupressus macrocarpa* (Hartw.) Gord., *Taxus brevifolia* Nutt., *Robinia pseudoaccacia* L., *Gleditsia triacanthos* Inermis L., *Acer macrophyllum* Pursh., *Hibiscus syracus* Hamaboj.) in zaključil, da je njun pojav splošna značilnost rastlin s sekundarno rastjo. Tkivo, ki je bilo podobno neprepustni

nesuberinizirani plasti se je razvilo tudi pri vrstah *Larix decidua* Mill. (Bangerter 1984), *Picea abies* (L.) Karst. (Bangerter 1984; Lo in Schütt 1980), *Taxus baccata* L. (Kučera 1971) in *Abies fraseri* Pursh. (Poir.) (Arthur in Hain 1985).

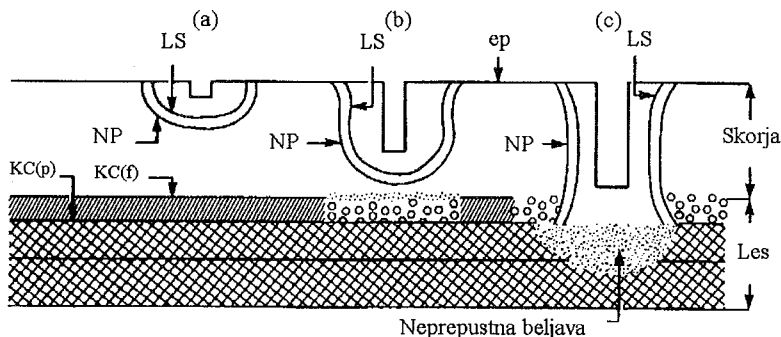
Kasnejše študije, ki so temeljile na izpopolnjenih tradicionalnih histokemičnih metodah in sodobnih mikroskopskih tehnikah, dokazujejo, da je tkivo, ki ga je Mullick opisal kot nesuberinizirano pravzaprav suberinizirano (Biggs 1984). Nastanek suberiniziranega neprepustnega tkiva in nekrofilaktičnega periderma so zabeležili pri naslednjih drevesnih vrstah: *Acer saccharum* Marsh., *Amelanchier arborea* (Michx. f.), *Betula papyrifera* Marsh., *Castanea dentata* (Marsh.) Barkh., *Fraxinus americana* L., *Morus rubra* L., *Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch, *Prunus avium* (L.) L., *P. persica* (L.) Batsch., *P. serotina* Ehrh., *Quercus alba* L., *Quercus rubra* L., *Tilia americana* L. (vse Biggs 1985b), *Betula pendula* in *B. pubescens* (Romakkaniemi in Poteri 1987), *Prunus dulcis* (Bostock in Middleton 1987), *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Thuja orientalis* L. var. *aurea*, *Taxus media* Rehd. *brownii*, *Metasquoia glyptostroboides* Hu & Cheng (Rittinger et al. 1987), *Eucalyptus marginata* Sm. (Jarrah) (Tippett in Hill 1984), *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. (Woodward in Pearce 1988b), *Populus tremula* L. in *Platanus x acerifolia* (Ait.) Wild (Trockenbrodt in Liese 1991), *Pinus sylvestris* L. (Wählstrom in Johansson 1992), *Salix caprea* L. in *Tilia tomentosa* Moench. (Trockenbrodt 1994), *Abies alba* Mill. (Oven in Torelli 1994), *Quercus robur* L. (Oven 1994), *Fagus silvatica* L. (Oven et al. 1998; Oven in Torelli 1998). Suberinizirane celične stene (ligno-suberinska plast, felem peridermov) so neprepustne za vodne raztopine (Biggs 1985a; Oven in Torelli 1994; Woodward in Pearce 1988a) in predstavljajo učinkovito zaščito pred večino patogenih organizmov (Kolattukudy 1984). Suberin je kompleksen polimer, sestavljen iz lipidov (dolge verige maščobnih kislin in maščobnih alkoholov, hidroksi maščobnih kislin in dikarbocikličnih kislin) in fenolnih komponent (Kolattukudy 1984).

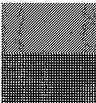



3.1 MODEL NESPECIFIČNEGA ODZIVA ŽIVE SKORJE

MODEL OF NON-SPECIFIC RESPONSE OF THE LIVING BARK

Model, prikazan na sliki 5, je najprej razvil Mullick (1977), Biggs (1992a) pa ga je je dopolnil z novimi dognanji o vlogi suberina v ligno-suberinski plasti. Model na anatomskem nivoju opisuje nespecifični odziv drevesnih tkiv na mehansko poškodovanje, vdor patogenov in insektov. Ključni dogodek v nespecifičnem odzivu žive skorje na poškodovanje je relativno hiter nastanek neprepustne ligno-suberinske plasti v neposredni bližini poškodbe (Glej tudi Woodward 1992). Nastala ligno-suberinska plast predvsem

zaradi neprepustnosti suberina štiti živo skorjo pod njim in ohranja okolje, v katerem se z rediferenciacijo parenhimskih celic razvije nekrofilaktični periderm (Biggs 1992a; Mullick 1977; Oven in Torelli 1994; Woodward 1992).



- LS - Nepropustna ligno-suberinska plast / *Non-impervious ligno-suberised layer*
 NP - Nekrofilaktični periderm / *Necrophylactic periderm*
 ep - Eksofilaktični periderm / *Exophylactic periderm*
 KC(f) - Mesto kambijeve cone v času razvoja novega felogena / *Position of vascular cambium at time of phellogen restoration*
 KC(p) - Mesto kambijeve cone v trenutku poškodovanja / *Position of vascular cambium at time of injury*
-  - Prevodna beljava, ki je nastala po poškodovanju / *Conducting sapwood formed after injury*
 - Prevodna beljava, ki je nastala pred poškodovanjem / *Conducting sapwood extant at time of injury*
 - Spremenjena kambialno-floemska cona / *Transformed cambial - phloic zone*
 - Cona, kjer se je razvil nov kambij / *Zone of newly restored vascular cambium*

Slika 5: Shematski prikaz anatomskega modela za nespecifične obrambne mehanizme pri različno globokih poškodbah žive skorje: (a) po poškodovanju tkiv tik pod živim felogenom; (b) globlja poškodba žive skorje sproži tudi odziv vaskularnega kambija, kljub temu, da ni neposredno poškodvan; (c) poškodba, ki sega do prevodne beljave (Mullick 1977; Biggs 1992a).

Figure 5: Diagrammatic views of the anatomical model for nonspecific defense mechanisms which follow: (a) injury limited to the vicinity of the living phellogen; (b) deeper injury in living bark triggers response of the vascular cambium although it is not directly wounded; (c) injury to the functional sapwood (Mullick 1977; Biggs 1992a).

Nastanek ligno-suberinske plasti je zato predpogoj za nastanek nekrofilaktičnega periderma (Woodward 1992). Ko se nekrofilaktični periderm združi z aktivnim, se obnovi sklenjena zaščita, ki jo drevesu nudi suberiziran felem peridermov. Po analogiji s skorjo

je Mullick (1977) predvideval (Glej sl. 5), da neprepustna tkiva nastanejo tudi v lesnem tkivu, vendar jih ni uspel dokazati. V svojem modelu še ni upošteval ugotovitve svojih sodobnikov, zlasti Shiga in Mara (1977), ki so bile objavljene v istem letu

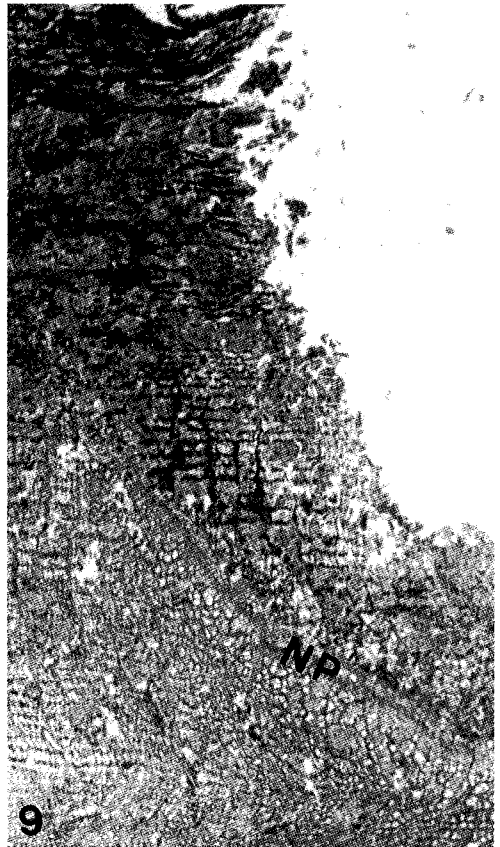
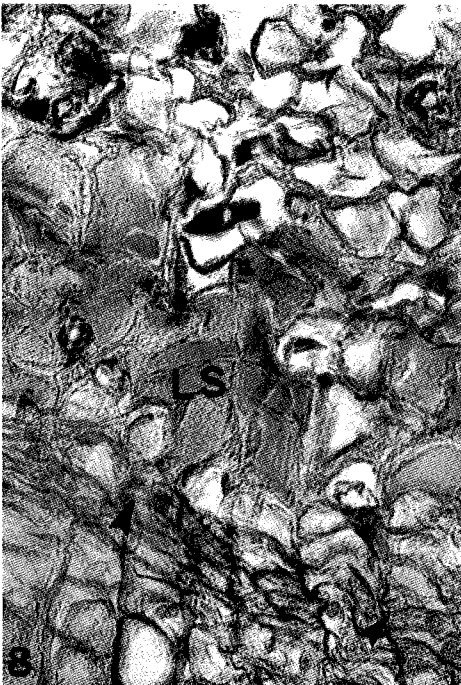
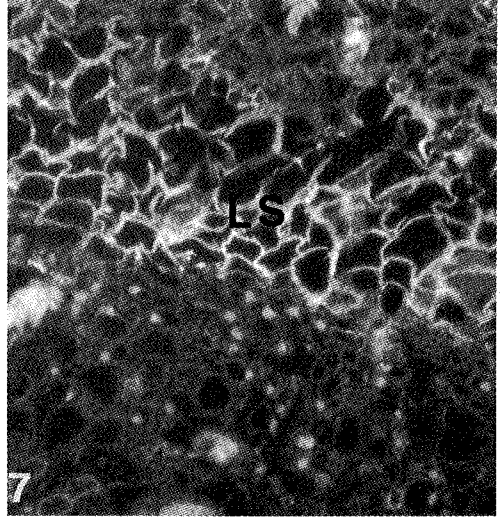
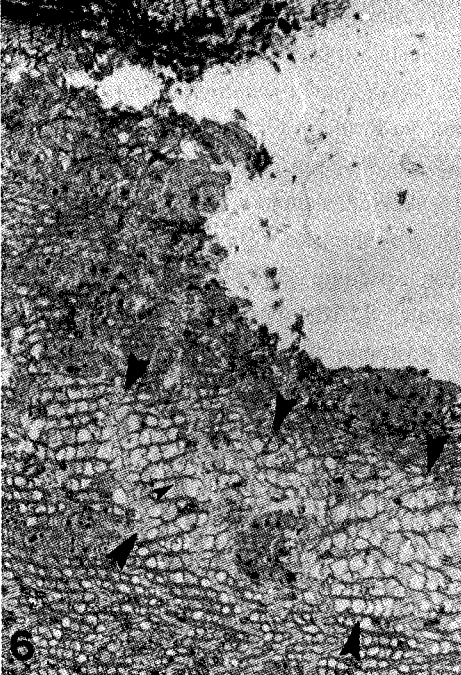
3.2 ANATOMIJA NASTANKA NEKROFILAKTIČNEGA PERIDERMA **THE ANATOMY OF NECROPHYLACTIC PERIDERM FORMATION**

Nastanek ligno-suberinske plasti in nekrofilaktičnega periderma pod njim poteka pri večini golosemenk (Woodward in Pearce 1988b; Oven in Torelli 1994; Oven in Torelli 1998) in kritosemenk (Biggs 1985b; Trockenbrodt 1994) v zaporedju naslednjih histoloških sprememb: (1) celice na površini poškodbe se izsušijo in odmrejo; (2) pod nekroznim tkivom se parenhimske celice osnega in trakovnega sistema povečajo (hipertrofija) in delijo (hiperplazija) (Sl. 6); (3) stene parenhima se odebelijo in lignificirajo; (4) ter zatem še suberinizirajo. (5) Pod tako nastalo ligno-suberinsko plastjo (Sl. 7) se z delitvami parenhimskih celic razvije nov felogen (Sl. 8); (6) in nato tudi nekrofilaktični periderm (Sl. 9). Zaradi zaporedja pri nastanku ligno-suberinske plasti in nekrofilaktičnega periderma se za opis prvega uporablja tudi izraz primarna suberinska plast za opis drugega pa sekundarna suberinska plast (Biggs 1986b; Pearce 1989).

Ligno-suberinska plast in nekrofilaktični periderm se razvijeta iz živih celic, ki so bile v tkivu prisotne že pred poškodbo, to so parenhimske celice, feloderm in felogen (Woodward 1992), pri vrstah, ki imajo v skorji smolne kanale pa tudi iz epitelnih celic (Oven 1997). Specifična anatomija skorje posameznih drevesnih vrst določa predvsem mesto, kjer se bo razvil nov periderm (Oven in Torelli 1997). Tako se pri bukvi, s širokimi sklerificiranimi floemskimi trakovi, ki segajo do kambija, ligno-suberinska plast in nekrofilaktični periderm, razvijeta v neposredni bližini kambija. Zdi se, da pri njenem nastanku sodelujejo tudi floemski derivati kambija, ki so nastali po poškodbi (Oven et al. 1998).

Ligno-suberinska plast in pod njo felogen nekrofilaktičnega periderma se pri večini drevesnih vrst najprej razvijeta v mlajših delih sekundarnega floema blizu kambija (Sl. 9) in zatem še v felodermu poškodovanega periderma (Biggs 1984). Pri tem je razdalja med nekrofilaktičnim felogenom in površino poškodbe večja v starejših delih žive skorje. Takšen časovni in prostorski pojav novega periderma je lahko posledica manjše vitalnosti parenhimskih celic (Kučera 1971), večjega deleža sklereid (Oven in Torelli 1994) in hitrejšega izsuševanja v starejših delih žive skorje (Trockenbrodt 1994).

Poseben vidik anatomskega odziva žive skorje na mehanska poškodovanja je nastanek travmatskih smolnih kanalov (Yamanaka 1984). Nastajajo pri drevesnih vrstah, ki imajo smolne kanale samo v skorji, v lesu pa ne (npr. *Cryptomeria japonica*, *Cunninghamia lanceolata* Hook., *Chamaecyparis obusta*, *C. pisifera* S. in Z., *C. pisifera* var *squarrosa* Mast., *C. lawsonia* ((A. Murr.) Parl.), *Thujopsis dolabrata* S. in Z., *Juniperus rigida* S. in Z.) (Yamanaka 1984). Travmatski smolni kanali v skorji nastanejo v zaporedju naslednjih sprememb (Yamanaka 1986; Yamanaka 1989): parenhimske celice se najprej delijo periklinalno nato pa se v shizogenem procesu sosednje celične stene predeljenih parenhimskih celic oddvojijo. Shizogeno nastale intercelularne prostore obdajajo periklinalno in antiklinalno deleče se celice, ki se postopno diferencirajo v epitelne celice (Yamanaka 1986). Zveza med pojavom travmatskih smolnih kanalov v skorji in nastankom nekrofilaktičnega periderma zaenkrat ni raziskana.



- Slike 6 - 9: Odziv jelove (Abies alba Mill.) skorje na mehansko poškodovanje. Prečni prerez.*
- 6: *Hipertrofija in hiperplazija parenhimskih celic pod nekroznim tkivom.*
 - 7: *Z debelitvijo, lignifikacijo in suberinizacijo sten hipertrofiranega parenhima se je razvila ligno-suberinska plast (LS).*
 - 8: *Z delitvami (➡) celic pod ligno-suberinsko plastjo (LS) se razvije nov felogen.*
 - 9: *Nekrofilaktični periderm (NP) se je najprej razvil v mlajših delih skorje.*

Figures 6 - 9: Response of bark of silver fir (Abies alba Mill.) to mechanical wounding. Cross-section.

- 6: *Hypertrophy and hyperplasia of parenchyma cells under necrotic tissue.*
- 7: *Ligno-suberised layer (LS) is formed by thickening, lignification and suberisation of cell walls of hypertrophied parenchyma.*
- 8: *New phellogen is developed by divisions (➡) of cells under a ligno-suberised layer (LS).*
- 9: *Formation of the necrophylactic periderm (NP) starts in the youngest living bark.*

3.3 DEJAVNIKI, KI VPLIVAJO NA NASTANEK NEKROFILAKTIČNEGA PERIDERMA

FACTORS INFLUENCING THE FORMATION OF NECROPHYLACTIC PERIDERM

Na hitrost nastanka nekrofilaktičnega (ranitvenega) periderma lahko posredno ali neposredno ugodno vplivajo različni dejavniki, kot npr.: prisotnost atmosferskega kisika (Adamovic 1962; Lev Yadun in Aloni 1990), z ranitvijo inducirani etilen (Lev Yadun in Aloni 1990) in višje temperature (20-25^o C) (Biggs 1986c; Romakkaniemi in Poteri 1987). Nizke temperature in vodni stres upočasnijo nastanek nekrofilaktičnega periderma (Biggs in Cline 1986; Puritch in Mullick 1975; Romakkaniemi in Poteri 1987). Ligno-suberinska plast in nekrofilaktični periderm se hitreje razvijeta v mlajših delih žive skorje (Prim. Rittinger et al. 1987; Oven in Torelli 1994). Razlike v hitrosti odziva med drevesnimi vrstami kot tudi znotraj posamezne drevesne vrste še niso zadovoljivo pojasnjene (Prim. Biggs 1992a, b; Woodward 1992). Hitrost odziva oz. nastanka ligno-suberinske plasti in nekrofilaktičnega periderma je odvisna tudi letnega časa. Pri poškodovanjih v zimskem obdobju se prve spremembe v razvoju neprepustne plasti (hipertrofija parenhima) pojavijo že v obdobju mirovanja, vendar razvoj nekrofilaktičnega periderma poteka počasneje kot pri poškodovanjih med rastno sezono (Mullick in Jensen 1976; Lo in Schütt 1980; Oven 1997). Tudi pri ranitvah ob zaključku rastne sezone (september) je odziv počasnejši kot med rastno sezono: razvoj ligno-suberinske plasti se nadaljuje tudi po zaključku redne kambijeve aktivnosti. Pri jesenskih ranitvah se odziv zaključi z nastankom ligno-suberinske plasti, nekrofilaktični periderm pa se v letu, ko je bila skorja poškodovana, ne razvije (Oven 1997). Od ranitvenega termina je odvisna tudi količina odmrle žive skorje ob robovih poškodb (Leben 1989).

Relativno dolg čas, ki preteče od trenutka poškodovanja do nastanka ligno-suberinske plasti (pri poletni ranitvah od 3 do 4 tedne) kaže, da imajo v skorji, poleg anatomskih sprememb, zaščitno vlogo tudi obstoječe in novonastale antimikrobne snovi (Ostrofsky 1982; Woodward in Pearce 1988a; Pearce 1996).

VIRI REFERENCES

- Adamovic, E. I., 1962. Results of anatomical study of the processes of cork regeneration on the stems of growing Birch. Lesn Arhangel'sk, 2, s. 3-9.
- Akai, S. 1959. Histology of defence in plants. V: J. Horsfall in A. Diamond. Plant Pathology. Vol II. Academic Press, New York. 392-467.
- Arthur, F. H. / Hain, F. P., 1985. Development of wound tissue in the bark of Fraser fir and its relation to injury by the balsam woolly adelgid. Journal of Entomological Science, 20, 1, s. 129-135.
- Bangerter, U. M., 1984. Der Verschlussmechanismus von Längswunden am Stamm von *Larix decidua* Mill. und *Picea abies* (L.) Karst. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, 129, 4, s. 339-398.
- Biggs, A. R., 1984. Intracellular suberin: occurrence and detection in tree bark. IAWA Bulletin, 5, 3, s. 243-248.
- Biggs, A. R., 1985a. Detection of impervious tissue in tree bark with selective histochemistry and fluorescence microscopy. Stain Technol., 60, s. 299-304.
- Biggs, A. R., 1985b. Suberized boundary zones and the chronology of wound response in tree bark. Phytopathology, 77, 7, s. 1191-1195.
- Biggs, A. R., 1986b. Phellogen regeneration in injured peach tree bark. Annals of Botany, 57, 4, s. 463-470.
- Biggs, A. R., 1986c. Prediction of lignin and suberin deposition in boundary zone tissue of wounded tree bark using accumulated degree days. Journal of the American Society for Horticultural Science, 111, 5, s. 757-760.
- Biggs, A. R., 1992a. Anatomical and physiological responses of bark tissues to mechanical injury. V: R. A. Blanchette and A. R. Biggs (Izd.), Defence mechanisms of woody plants against fungi., Berlin, Springer Verlag, s. 13-40.
- Biggs, A. R., 1992b. Responses of angiosperm bark tissues to fungi causing cankers and canker rots. V: R. A. Blanchette and A. R. Biggs (Izd.), Defence mechanisms of woody plants against fungi., Berlin, Springer-Verlag, s. 41-61.
- Biggs, A. R. / Cline, R. A., 1986. Influence of irrigation on wound response in peach bark. Can. J. Plant Pathol., 8, s. 405-410.
- Biggs, A. R. / Merrill, W. / Davis, D.D. 1984. Discussion: Response of bark tissues to injury and infection. Can. J. For. Res. 14, 3, s. 351-356.
- Bloch, R. 1953. Defence reactions of plants to the presence of toxins. Phytopathology, 43, s. 351-354.
- Borger, G. A., 1973. Development and shedding of bark. V: T. T. Kozłowski (Izd.), Shedding of plant parts., New York, Acad. Press, s. 205-236.
- Bostock, R. M. / Middleton, G. E., 1987. Relationship of wound periderm formation to resistance to *Ceratocystis fimbriata* in almond bark. Phytopathology, 77, 8, s. 1174-1180.
- Braun. H. J. 1976.: Das Rindensterben der Buche, *Fagus sylvatica* L., verursacht durch die Buchenwollschildeule *Cryptococcus fagi* Bär. I. Die Anatomie der Buchenrinde als Basis - Ursache. Eur. J. For. Path. 6, s. 136 - 146.
- Braun. H. J. 1977. Das Rindensterben der Buche, *Fagus sylvatica* L., verursacht durch die Buchenwollschildeule *Cryptococcus fagi* Bär. II. Ablauf der Krankheit. Eur. J. For. Path. 7, s. 76 - 93.

- Chang, Y. P., 1954. Bark structure of North American Conifers. *Tecn. Bull. U.S. D.A.*, 1095, s. 1-86.
- Duchesne, L. C. / Hubbes, M. / Jeng, R. S., 1992. Biochemistry and molecular biology of defense reactions in the xylem of angiosperm trees. V: R. A. Blanchette and A. R. Biggs (Izd.), *Defence mechanisms of woody plants against fungi*. Berlin, Springer-Verlag, s. 133-146.
- Esau, K., 1965. *Plant anatomy*. New York, John Wiley & Sons, s. 767.
- Godkin, S. E. / Grozdits, G. A. / Keith, C. T., 1983. The periderms of three North American conifers. Part 2: fine structure. *Wood Science and Technology*, 17, 1, s. 13-30.
- Grosser, D. / Lesnino, G. / Schulz, H., 1991. Histologische Untersuchungen über das Schutzholz einheimischer Laubbäume. *Holz als Roh und Werkstoff*, 49, 2, s. 65-73.
- Grozdits, G. A. / Godkin, S. E. / Keith, C. T., 1982. The periderms of three North American conifers. Part 1: anatomy. *Wood Science and Technology*, 16, 4, s. 305-316.
- Holdheide, W., 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. V: H. Freund (Izd.), *Handbuch der Mikroskopie in der Technik*. V/1, Frankfurt, Umschau, s. 193-367.
- Hudler, G. W., 1984. Wound healing in bark of woody plants. *Journal of Arboriculture*, 10, 9, s. 241-245.
- Kolattukudy, P. E., 1984. Biochemistry and function of cutin and suberin. *Can. J. Bot.*, 62, 3, s. 2918-2933.
- Košir, B., 1998. Poškodbe gorskih smrekovih sestojev zaradi pridobivanja lesa. XIX. gozdarski študijski dnevi "Gorski gozd", Logarska dolina, marec 1998. *Zbornik referatov*, s. 95 - 107.
- Kučera, L., 1971. Wungewebe in der Eibe (*Taxus Baccata* L.). *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zurich*, 116, 4, s. 445-470.
- Leben, C., 1989. Effect of bark removal above and below wounds in red maple on bark dieback and discolored wood columns. *Plant Disease*, 73, 7, s. 565-566.
- Lev Yadun, S. / Aloni, R., 1990. Polar patterns of periderm ontogeny, their relationship to leaves and buds, and the control of cork formation. *IAWA Bulletin*, 11, 3, s. 289-300.
- Liese, W. / Dujesiefken, D., 1996. Wound reactions of trees. V: S. P. Raychaudhuri and K. Marmorosch (Izd.), *Forest trees and palms. Diseases and control*, New Delhi, Calcutta, Oxford & IBH Publishing Co. PVT. Ltd., s. 21-35.
- 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.
- Manion, P. D., 1981. *Tree disease concepts*. Englewood Cliffs, New Jersey, USA, Prentice-Hall, Inc., s. 399.
- Mullick, D. B., 1975. A new tissue essential to necrophylactic periderm formation in the bark of four conifers. *Canadian Journal of Botany*, 53, 21, s. 2443-2457.
- Mullick, D. B., 1977. Nonspecific nature of defense in bark and wood during wounding, insect and pathogen attack. V: F. A. Loewus and V. C. Runeckles (Izd.), *Recent Advances in Phytochemistry 11. Structure, biosynthesis and degradation of wood*. Proceedings, 16th Annual Meeting, Phytochemical Society of North America, Vancouver, B.C., Canada, USA; Plenum Press, s. 395-441.
- Mullick, D. B. / Jensen, G. D. 1973a. Cryofixation reveals uniqueness of reddish-purple sequent periderm and equivalence between brown first and brown sequent periderms of three conifers. *Canadian Journal of Botany*, 51, 8, s. 135-143

- Mullick, D. B. / Jensen, G. D., 1973b. New concepts and terminology of coniferous periderms : necrophyllactic and exophyllactic periderms. Canadian Journal of Botany, 51, 1, s. 1459-1470.
- Mullick, D. B. / Jensen, G. D., 1976. Rates of non-suberized impervious tissue development after wounding at different times of the year in tree conifer species. Can. J. Bot., 54, s. 881-892.
- Ostrofsky, W. D. 1982., Exophyllactic and necrophyllactic periderm development in American beech. Dissertation. University of New Hampshire.
- Outer, R. W. d., 1967. Histological investigations of secondary phloem of Gymnosperms. Meded. Landbouwhogeschool, 67-7, s. 1-119.
- 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, s. 97.
- Oven, P., 1994. Possible influence of dessication and aeration on wound reactions in the living bark of the common oak (*Quercus robur* L.). V: Proceedings of The First International Conference on the Development of Wood Science and Technology and Forestry, Buckinghamshire, July 6-8, 1994, Buckinghamshire College of Higher Education, s. 1-22.
- 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. (Response of secondary phloem and xylem, and cambium to mechanical wounding in the silver fir (*Abies alba* Mill.), Norway spruce (*Picea abies* Karst.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European larch (*Larix decidua* Mill.). Dissertation Thesis.) Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Odd. za lesarstvo. XXIV, 167 s.
- 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., 1997. Wound response of the secondary phloem in conifers. EU COST Action E6, Eurosilva, Forest Tree Physiology Research. Finland, Saariselkä, September 4th - 7th 1997. Proceedings: Programme, Abstracts, s. 52.
- Oven, P. / Torelli, N., 1998. Die Entstehung der ligno-subernisierten Schicht und des nekrophyllaktischen Periderms bei Tanne und Buche. Augsburger Baumpflege, 17 - 19. 3. 1998. Augsburg. Jahrbuch der Baumpflege 1998, Thalacker Medien: 239 - 241.
- Oven, P. / Torelli, N. / Shortle, W., / Zupančič, M., 1998. The formation of a ligno-suberised layer and wound periderm in beech bark (*Fagus sylvatica* L.). Flora, v tisku.
- Parameswaran, N. / Kruse, J. / Liese, W., 1976. The fine structure of periderm and lenticel in Spruce bark. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie, 77, 3, s. 212-221.
- Pearce, R. B., 1989. Cell wall alterations and antimicrobial defense in perennial plants. V: N. G. Lewis and M. G. Paice (Izd.), Plant cell wall polymers. Biogenesis and biodegradation, Washington, DC, American Chemical Society, s. 346-360.
- Pearce, R. B., 1996. Tansley Review No. 87. Antimicrobial defences in the wood of living trees. New Phytologist, 132, 2, s. 203-233.
- Puritch, G. S. / Mullick, D. B., 1975. Effect of water stress on the rate of non-suberized impervious tissue formation following wounding in *Abies grandis*. Journal of Experimental Botany, 26, 95, s. 903-910.

- Rayner, A. D. M. / Boddy, L., 1988. Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology. Chichester, Sussex, UK, John Wiley & Sons Ltd., s. 587.
- Rittinger, P. A. / Biggs, A. R. / Peirson, D. R., 1987. Histochemistry of lignin and suberin deposition in boundary layers formed after wounding in various plant species and organs. *Canadian Journal of Botany*, 65, 9, s. 1886-1892.
- Romakkaniemi, P. / Poteri, M., 1987. Effects of some environmental conditions on the response of birch bark to wounding. *European Journal of Forest Pathology*, 17, 4-5, s. 298-304.
- Shain, L., 1979. Dynamic response of differentiated sapwood to injury and infection. *Phytopathology*, 69, 6, s. 1143 - 1147.
- Shigo, A. L., 1986a. A new tree biology dictionary: terms, topics, and treatments for trees and their problems and proper care. Durham, New Hampshire 03824, USA, 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. / Marx, H. G., 1977. Compartmentalization of decay in trees. *USDA Forest Service Agriculture Information Bulletin*, 405, s. 73.
- Srivastava, L. M., 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 48, 1, s. 1-142.
- Tattar, T. A., 1978. Diseases of shade trees. New York, USA, Academic Press, s. 361.
- Tippett, J. T. / Hill, T. C., 1984. Role of periderm in resistance of *Eucalyptus marginata* roots against *Phytophthora cinnamomi*. *European Journal of Forest Pathology*, 14, 7, s. 431-439.
- Torelli, N., 1983. Skorja - izvor, zgradba in terminologija. (Bark - its origin, structure and terminology). Les 3-4, s. 53 - 56.
- Torelli, N., 1984. Prispevek k terminologiji skorje. Les 1-2, s. 33 - 35.
- Torelli, N., 1990a. Les & skorja - slovar strokovnih izrazov. (Wood and bark). Ljubljana, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, s. 71.
- Trockenbrodt, M. 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. *IAWA Bull.* n.s. 11, s. 141-166.
- Trockenbrodt, M., 1994. Light and electron microscopic investigations of wound reactions in the bark of *Salix caprea* L. and *Tilia tomentosa* Moench. *Flora*, 189, s. 131-140.
- Trockenbrodt, M. / Liese, W., 1991. Untersuchungen zur Wundreaktion in der Rinde von *Populus tremula* L. und *Platanus X acerifolia* (Ait.) Willd. *Angewandte Botanik*, 65, 3-4, s. 279-287.
- Wahlstrom, K. T. / Johansson, M., 1992. Structural responses in bark to mechanical wounding and *Armillaria ostoyae* infection in seedlings of *Pinus sylvestris*. *European Journal of Forest Pathology*, 22, 2-3, s. 65-76.
- Whitmore, T. C., 1962a. Studies in systematic bark morphology. I. Bark morphology in Dipterocarpaceae. II. General features of bark construction in Dipterocarpaceae. *New Phytol.*, 61, 2, s. 191-220.
- Whitmore, T. C., 1962b. Why do trees have different sorts of bark? *New Scientist*, 16, s. 330-331.
- Woodward, S., 1992. Responses of gymnosperm bark tissues to fungal infections. V: R. A. Blanchete and A. R. Biggs (Izd.), Defence mechanisms of woody plants against fungi. Berlin, Springer-Verlag, s. 62-75.
- Woodward, S. / Pearce, R. B., 1988a. The role of stilbenes in resistance of Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) to entry of fungal pathogens. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 33, 1, s. 127-149.

- Woodward, S. / Pearce, R. B., 1988b. Wound-associated responses in Sitka spruce root bark challenged with *Phaeolus schweinitzii*. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 33, 1, s. 151-162.
- Yamanaka, K., 1984. Normal and traumatic resin-canals in the secondary phloem of conifers. *Journal of the Japan Wood Research Society*, 30, 5, s. 347-353.
- Yamanaka, K., 1986. The formation of normal and traumatic resin canals in the functional phloem of conifers. *Proceedings of XVIII IUFRO World Congress, Ljubljana, Yugoslavia, September 7-21, 1986, University of Ljubljana*, s. 1-5.
- Yamanaka, K., 1989. Formation of traumatic phloem resin canals in *Cryptomeria japonica* D. Don. *Second Pacific Regional Wood Anatomy Conference, October 15-21, 1989, College, Laguna, Philippines*, 10, 3, s. 351.

ZAHVALA

ACKNOWLEDGEMENT

Pregledni članek je nastal v okviru temeljnega raziskovalnega projekta JA-7082-041-95, ki ga financira Ministrstvo za znanost in tehnologijo.

