

GDK: 176.1 *Fagus sylvatica* L.:160.202+523(045)

Prispelo / Received: 15. 4. 2004
Sprejeto / Accepted: 24. 5. 2004

Izvirni znanstveni članek
Original scientific paper

ZGRADBA REAKCIJSKIH CON PRI BUKVI (*Fagus sylvatica* L.)

Primož OVEN¹, Martin ZUPANČIČ², Maks MERELA³, Nikolaj TORELLI⁴

Izvleček:

Pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) smo raziskovali mejne kompartmentalizacijske plasti izvotljenih ter razkrajajočih se debelnih sredic. Mejne plasti pri vseh preiskanih drevesih anatomsko ustrezajo reakcijskim conam in ne bariernim conam kot jih predpostavlja model CODIT. V osrednjem delu reakcijske cone so bile traheje intenzivno okludirane z gumoznimi snovmi in suberiziranimi tilami. Lumni trakovnega in aksialnega parenhima, vlaknastih traheid in vse pikenjske odprtine so bili zapolnjeni z netopnimi depoziti. Za notranji del reakcijskih con je značilen razkroj celičnih sten in depozitov, suberizirane strukture pa so ostale nespremenjene. Pri reakcijskih conah, ki mejijo neposredno na duplino, je ta del manjkal, na površini reakcijske cone v duplini so vidna trosišča gliv. Povečana količina škroba v parenhimskih celicah in različne razvojne faze til v zunanjem delu reakcijske cone kažejo na aktivne kompartmentalizacijske procese. Aktivna obrambna in pasivna zaščitna funkcija reakcijskih con v živem drevesu sta podrobneje analizirani.

Ključne besede: bukev, *Fagus sylvatica* L., razkroj, izvotljena drevesa, dupline, kompartmentalizacija, reakcijska cona

ANATOMY OF REACTION ZONES IN BEECH (*Fagus sylvatica* L.)

Abstract:

Compartmentalization boundary layers surrounding hollow and decaying stem cores were investigated in beech (*Fagus sylvatica* L.). In all investigated trees, boundary layers corresponded anatomically to the reaction zones and not to the barrier zones as proposed by the CODIT model. In the central part of reaction zones, vessels were heavily occluded with deposits of gums and suberised tyloses, whereas the lumina of ray and axial parenchyma, fibre tracheids and all pit apertures were filled with insoluble deposits. The inner part of reaction zones exhibited decay of cell walls and deposits, leaving suberized structures intact. This part was absent in the reaction zones bordering directly on the hollow, although fungal fruit bodies were present on the surface of the reaction zone. Increased amount of starch grains and different growing stages of tyloses in the outer part of reaction zones indicated active compartmentalization processes. The paper discusses in detail the active defensive and passive protective function of reaction zones in the living trees.

Key words: beech, *Fagus sylvatica* L., decay, hollow trees, compartmentalization, reaction zone

¹ doc. dr., Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina VIII/34, 1001 Ljubljana, SLO

² univ. dipl. inž. les., Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina VIII/34, 1001 Ljubljana, SLO

³ univ. dipl. inž. les., Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina VIII/34, 1001 Ljubljana in LIP Radomlje d.o.o., Pelechova 15, Radomlje, SLO

⁴ prof. dr., Gozdarski inštitut Slovenije, Večna pot 2, Ljubljana, SLO

VSEBINA
CONTENTS

1	UVOD.....	53
	INTRODUCTION	
2	MATERIAL IN METODE.....	54
	MATERIALS AND METHODS	
3	REZULTATI.....	55
	RESULTS	
4	RAZPRAVA.....	59
	DISCUSSION	
5	POVZETEK.....	60
6	SUMMARY.....	61
7	VIRI.....	61
	REFERENCES	
	ZAHVALA.....	62
	ACKNOWLEDGEMENTS	

1 UVOD

INTRODUCTION

V gozdu in urbanem okolju so drevesa nenehno izpostavljena mehanskim poškodbam. Povzročajo jih dejavniki žive (npr. divjad) in nežive narave (snegolom, vetrolom) ter človek (sečnja, spravilo hlodovine, vandalizem, gradnja mestne infrastrukture, obžaganje itd.). Mehanska poškodba je prva faza v zaporedju kompleksnih procesov, ki v lesu sprožijo razvoj lokaliziranih sprememb, to so abiotska in/ali biotska diskoloracija, biološki razkroj in slednjic izvotlitev drevesa (SHIGO / MARX 1977).

Prostorsko omejitvev neugodnih posledic poškodovanj in infekcije v lesu je mogoče pojasniti s konceptom kompartmentalizacije. Koncept predpostavlja, da lahko drevesa z obstoječimi in novonastalimi tkivi ter biokemičnimi snovmi tesno oz. ozko omejijo poškodovana tkiva.

Za lažje razumevanje kompleksnega fiziološkega procesa sta SHIGO IN MARX (1977) razvila model CODIT (Compartmentalization Of Decay In Trees, Omejitvev razkroja v drevesu). Model CODIT predpostavlja, da posledice poškodovanj omejujejo štiri modelne stene; tri v lesu, ki je nastal pred poškodbo, četrta (stena 4 ali barierna cona) pa razmejuje les, nastal pred ranitvijo od lesa, nastalega po njej (SHIGO / MARX 1977). Bistvena lastnost modelnih sten CODIT-a je njihov statični karakter. Neugodne abiotske in biotske posledice ranitev se torej razvijajo v predelkih, ki jih v ksilemskem tkivu omejujejo stene 1, 2 in 3. Kadar stene popustijo, se procesi razširijo na sosednje anatomske predelke oz. kompartmente. Kot alternativo statičnemu modelu CODIT je SHAIN (1979) razvil model dinamičnih reakcijskih con. To so več milimetrov debele, temneje obarvane plasti lesa, ki nastanejo kot obrambni odziv živih parenhimskih celic lesa na glivno okužbo. Reakcijske cone so torej ves čas na mestu interakcije živih celic lesa in patogenega organizma. Kadar okužba napreduje v zdravo beljavo, se v območju interakcij z njo dinamično pomikajo tudi reakcijske cone (SHAIN 1979). Novejše raziskave kažejo, da imajo reakcijske cone vsaj pri bukvi statičen karakter, podobno kot stene 1,2 in 3 modela CODIT (SCHWARZE / BAUM 2000).

Zanimivo je, da sta zgradba in karakter kompartmentalizacijskih tkiv pri izvotljenih drevesih in pri drevesnih deblih z intenzivno razkrajajočo se sredico pomanjkljivo raziskani. Še bolj presenetljivo je, da avtor modela CODIT, SHIGO (1986a, b), pri njihovem opisu ni konsistenten. Tako na primer navaja, da so dupline omejene z močnimi zaščitnimi plastmi (1986a, str. 36). Na strani 273 istega dela navaja, da barierna cona ostane učinkovita zaščitna plast, tudi če popustijo mejne plasti (reakcijske cone) v lesu, ki je nastal pred

poškodovanjem. Nekateri mikroorganizmi lahko razgradijo tudi reakcijsko cono. V takšnem primeru ostane barierna cona edina zaščitna plast okrog dupline (SHIGO 1986a, str. 510). Majhne dupline običajno obdajajo reakcijske cone, velike pa omejuje barierna cona (SHIGO 1986a, b). SHIGO nadalje meni, da velikost in obliko duplin v deblu določajo reakcijske in barierne cone, oziroma, da se dupline razvijejo zato, ker drevesa kompartmentalizirajo poškodovan in inficiran les (SHIGO 1986a, b). Dokazov o naravi zaščitnih plasti pri duplinah v njegovih delih ni zaslediti.

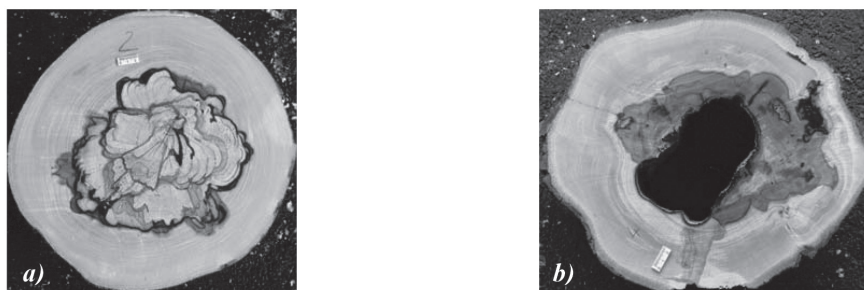
Cilj študije je zato bil raziskati zgradbo kompartmentalizacijskih plasti, ki pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) obdajajo dupline ali intenzivno razkrajajoče se debelne sredice.

2 MATERIAL IN METODE MATERIALS AND METHODS

Pri sedmih bukvah (*Fagus sylvatica* L.) (premer v prsni višini 38 - 56 cm), posekanih novembra 2001, so bile na čelih hlodov vidne izrazite spremembe v osrednjem delu debla (slika 1). Pri štirih drevesih je bil v osrednjem delu debla navzoč razkrajajoč se les, pri treh pa je bila sredica debla popolnoma ali delno izvotljena. Razkroj ter duplino so od zdrave beljave omejevale izrazite plasti temno obarvanega lesa, ki bi utegnile ustrezati reakcijskim ali bariernim conam.

Iz debel smo izžagali 50 cm dolge segmente, ki smo jih nadalje obdelovali v mizarški delavnici. Najprej smo jih razžagali prečno na 5 cm debele kolute. Po natančnem pregledu materiala smo označili lokacije bodočih vzorcev za anatomske preiskave. Pri vsakem drevesu smo tako izžagali vsaj štiri vzorce lesa, ki so mejili na duplino ali razkroj, ter vedno tudi kontrolne vzorce beljave.

Pravilno orientirane vzorce za ksilotomske postopke smo preučili makroskopsko (stereolupa Olympus; SZ-PT), nato pa shranili v mešanici formalina, etanola in očetne kisline. Z drsnim mikrotomom Leica SM2000R smo pripravili 15 µm debele rezine v treh anatomskih ravninah. Tkiva smo obarvali najprej z mešanico barvil akridin/krisoidin in nato še z astra modrim (glej: OVEN *et al.* 1999), ki so primerni za različne mikroskopske tehnike. Za klasično anatomsko opazovanje smo uporabili svetlo-poljsko mikroskopijo, za dokazovanje suberina pa fluorescenčno tehniko. Vsa opazovanja smo opravili na raziskovalnem mikroskopu Nikon Eclipse E 800, ki je opremljen z digitalnim fotoaparatom Nikon Coolpix 995. Pri fluorescenčni tehniki smo uporabili filterski blok UV – 2A, ki združuje vzbujevalni filter (EX 330-380), dikroično zrcalo (DM 400) in barierni filter (BA 420).



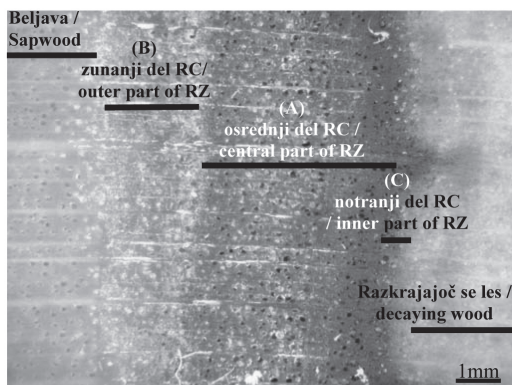
Slika 1: Bukev (*Fagus sylvatica* L.), prečni prerez; a) Reakcijske cone razmejujejo razkrajajoči se les in beljavo. b) Reakcijske cone razmejujejo beljavo in duplino. Ostanke rdečega srca. Figure 1: Beech (*Fagus sylvatica* L.), cross section; a) Reaction zones border decaying wood and separate it from sapwood. b) Reaction zones separate sapwood from hollow. Remains of red heartwood.

3 REZULTATI RESULTS

Makroskopske in natančne anatomske preiskave so razkrile, da so bile 3 do 7 mm debele, rjavo oz. temno rjavo obarvane plasti lesa, ki so beljavo ločevale od dupline ali razkroja, reakcijske cone in ne barierne cone (stena 4 modela CODIT) (slika 2).

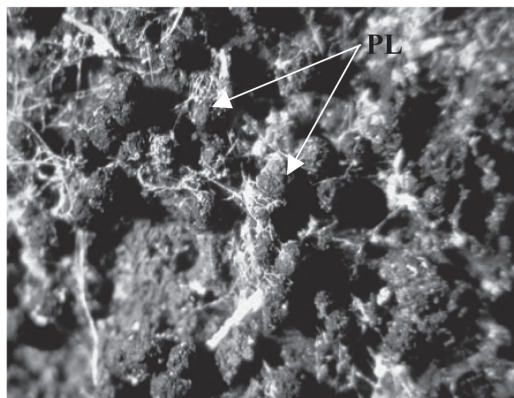
Reakcijske cone so bile priložnostno vidne tudi v razkrajajočem se lesu, vendar njihova konsistenca v primerjavi z okoliškim tkivom ni bila spremenjena. Reakcijske cone preučevanih bukev niso bile popolnoma homogene strukture, saj so jih sestavljale tri jasno ločljive plasti (slika 2). Te so: (A) osrednji del reakcijske cone, (B) zunanji del med beljavo in osrednjim delom reakcijske cone in (C) notranji del reakcijske cone med osrednjim delom in razkrajajočim se lesom.

V primerih, ko je reakcijska cona mejila neposredno na duplino (testnih dreves 3, 4 in 7), je notranji del reakcijske cone manjkal. Pri vzorcih smo na tangencialni površini reakcijske cone oz. lesa okrog dupline opazili trosišča gliv (slika 3), ne pa tudi biološkega razkroja. Podobna trosišča ima med drugimi tudi oglezna kroglica (*Hypoxylon fragiforme* (Scop.) J. Kickx).



Slika 2: Bukev (*Fagus sylvatica* L.); prečni prerez reakcijske cone (RC) med beljavo in razkrajajočim se lesom. Barvne razlike med posameznimi deli RC odražajo anatomske spremembe v lesnem tkivu.

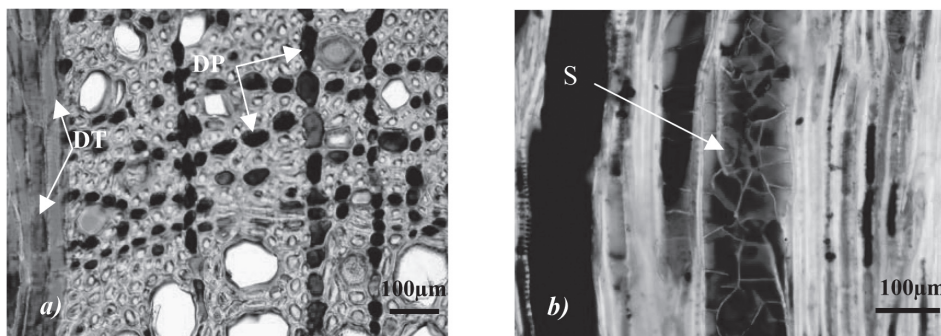
Figure 2: Beech (*Fagus sylvatica* L.); cross section of reaction zone (RC) between sapwood and decaying wood. Colour differences visible within the reaction zone indicate anatomic changes in wood tissue.



Slika 3: Bukev (*Fagus sylvatica* L.); površina lesa okrog dupline: plodišča gliv (PL).
Figure 3: Beech (*Fagus sylvatica* L.); wood surface around the hollow: fungal fruit bodies (PL).

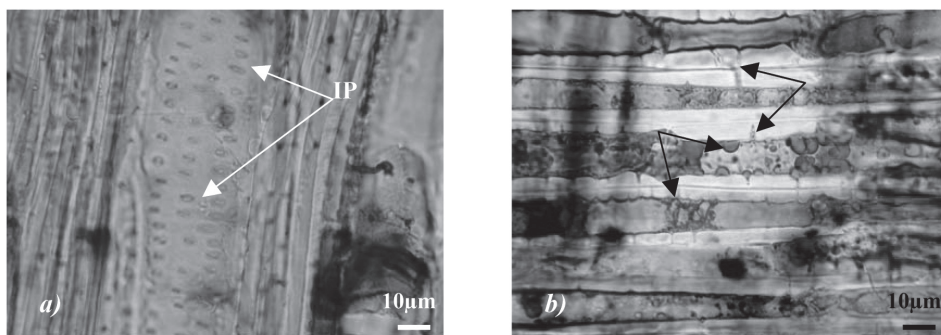
Anatomske značilnosti zunanjšega in osrednjega dela reakcijskih con pri bukvah z duplino so bile enake kot pri bukvah z razkrajajočo se sredico (glej anatomske slike 4, 5, 6 in 7).

V osrednjem delu reakcijske cone so bili lumni vlaknastih traheid in parenhimskih celic zapolnjeni s temno obarvanimi depoziti (slika 4a). Lumni trahej so bili zapolnjeni s suberiziranimi tilami in depoziti (slika 4b).



Slika 4: Bukev (*Fagus sylvatica* L.); a) Prečni prerez: depoziti v osnem parenhimu (DP), vlaknih in trakovih (DT). b) Lastna fluorescenca suberiziranih til (ST). UV mikroskopija. Figure 4: Beech (*Fagus sylvatica* L.); a) Cross section: deposits in axial parenchyma (DP), in fibres and rays (DT). b) Own fluorescence of suberised tyloses (ST). UV microscopy.

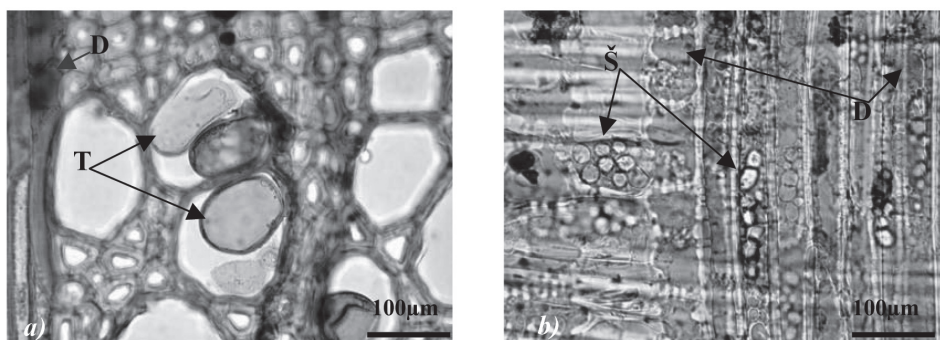
Depoziti so se odložili tudi na lestvičaste perforacije in v intervaskularne piknje (slika 5a). Depoziti so zapolnjevali pikenjske odprtine med celicami: piknje med trakovnim parenhimom in trahejami, kanale enostavnih pikenj med parenhimskimi celicami, piknje med aksialnim parenhimom in vlaknastimi traheidami in priložnostno pare obokanih pikenj vlaknastih traheid (slika 5b). Tile ter trakovne in aksialne parenhimske celice osrednjega dela reakcijske cone so bile suberizirane (slika 4b). V osrednjem delu reakcijske cone smo v nekaj primerih opazili tudi hife. Zdi se, da njihovo napredovanje v smeri proti beljavi preprečujejo depoziti in suberizirane tile.



Slika 5: Bukev (*Fagus sylvatica* L.), radialni prerez; a) Depoziti v intervaskularnih piknjah (IP) osrednjega dela reakcijske cone. b) Lumni trakovnega parenhima v osrednjem delu reakcijske cone so delno ali v celoti zapolnjeni z depoziti (→). Zapolnjeni so tudi kanali enostavnih pikenj.

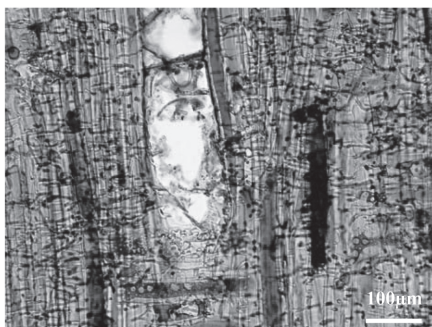
Figure 5: Beech (*Fagus sylvatica* L.), radial section; a) Deposits in intervacular pits (IP) of the reaction zone centre. b) Lumina of ray parenchyma in the reaction zone centre are partly or fully filled with deposits (→). Channels of simple pits are also filled.

V zunanjem delu reakcijske cone (slika 2) so bile zgradbene posebnosti podobne, vendar manj izrazite kot v osrednjem delu reakcijske cone. V trahejah so bile prisotne debelostene suberizirane tile, medtem ko depozitov ni bilo. V lumnih vlaknen, osnega in trakovnega parenhima so prevladovali svetlejši depoziti rumene, zelene in tudi rjave barve. V beljavi smo pred zunanjim delom reakcijske cone opazili različne razvojne faze til (slika 6a), v trakovnem in aksialnem parenhimu pa škrobna zrna (slika 6b), kar dokazuje, da je to aktivno nastajajoči del reakcijske cone.



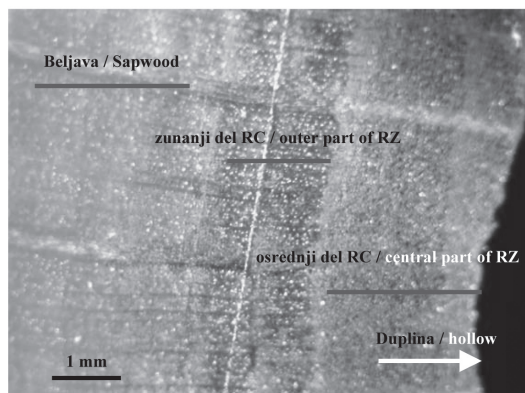
Slika 6: Bukev (*Fagus sylvatica* L.); a) Prečni prerez. V aktivnem delu reakcijske cone so vidne različne razvojne faze til (T). Depoziti v traku (D). b) Radialni prerez. Škrobna zrnca (Š) in depoziti (D) v osnem parenhimu in trakovih. Figure 6: Beech (*Fagus sylvatica* L.); a) Cross section. In the active parts of reaction zones, different growing stages of tyloses are evident (T). Deposits in the ray (D). b) Radial section. Starch grains (Š) and deposits (D) in axial parenchyma and in ray parenchyma cells.

V notranjem delu reakcijske cone so se pojavile različne stopnje biološkega razkroja. To potrjujejo gosti pleteži hif, delno razkrojene celične stene in depoziti (slika 7).



Slika 7: Bukev (*Fagus sylvatica* L.). Notranji del reakcijske cone. Radialni prerez. Pleteži hif v lumnih in celičnih stenah dokazujejo biološki razkroj. Figure 7: Beech (*Fagus sylvatica* L.). Inner part of reaction zone. Radial section. Masses of hyphae in lumina and in cell walls indicate biological decay.

Pregled kolotov z duplino (3 in 4) je pokazal, da sta beljava navznoter sledila zunanji in osrednji del reakcijske cone, izostal pa je notranji del (slika 8). S popolnim razkrojem sredice nastane duplina in takrat očitno propade tudi notranji del reakcijske cone.



Slika 8: Bukev (*Fagus sylvatica* L.). Prečni prerez reakcijske cone (RC) med beljavo duplino. Prisotna sta zunanji in osrednji del reakcijske cone, izostal pa je notranji del. Slika 8: Beech (*Fagus sylvatica* L.). Cross section of the reaction zone (RC) between sapwood and hollow. Outer and central parts of the reaction zone are visible, but the inner part is not detectable.

4 RAZPRAVA DISCUSSION

V nasprotju z navedbami SHIGA (1986a) naša raziskava kaže, da so kompartmentalizacijske plasti okrog duplin ali razkrajajočega lesa v osrednjem delu bukovih debel reakcijske cone in ne »stena 4 oz. barierna cona«, kot je definirana v modelu CODIT. Stena 4 je ključna in najmočnejša modelna stena, za katero je SHIGO (1986a) predpostavil, da se lahko razvije tudi na veliki oddaljenosti od mesta poškodovanja. Raziskave, ki smo jih opravili v Katedri za tehnologijo lesa, kažejo, da je prostorski obseg barierne cone pri različnih vrstah izjemno variabilen (TORELLI *et al.* 1990, TORELLI 2001). Bukev vsekakor sodi med vrste, pri katerih se barierna cona razvije samo v neposredni bližini rane, na oddaljenosti največ enega cm (TORELLI *et al.* 1990, TORELLI *et al.* 1994). Razloge za to je mogoče pripisati zgradbenim posebnostim skorje, še zlasti sklerificiranim floemskim trakovom, ki po ranitvi zavirajo sprostitvev skorjinega tlaka v radialni in tangencialni smeri (TORELLI *et al.* 1990). Pri smreki, na primer, nastane plašč travmatskih smolnih kanalov, ki ustreza steni 4 modela CODIT, okrog celotnega ksilemskega cilindra, ki je

nastal do trenutka ranitve; tudi na razdalji 50-70 cm pod rano in nad njo (OVEN 2003).

Sekundarna lignifikacija, razvoj til in njihova suberizacija ter odlaganje fungitoksičnih sekundarnih metabolitov v lumnih celic so interpretirane kot nespecifični odziv ksilemskih tkiv drevesa na ranitev. Identične sekundarne spremembe v lesu bukve so opisali številni raziskovalci (NEČESANY 1958, DUJESIEFKEN *et al.* 1989, DUJESIEFKEN / LIESE 1990, PEARCE 1990, GROSSER *et al.* 1991, SCHMITT / LIESE 1993, SCHWARZE / BAUM 2000). Kljub vsemu se zdi, da suberizacija ni značilnost vseh drevesnih vrst. Pri jelši in drugih brezovkah ni bilo mogoče dokazati suberina, izostale pa so tudi tile. (OVEN / TORELLI 2003, SCHMITT / LIESE 1993).

Menimo, da so reakcijske cone, ki mejijo neposredno na duplino, učinkovitejša kompartmentalizacijska plast kot v primerih, ko razmejujejo razkrajajočo se sredico in neprizadeto beljavo. To nakazujejo sicer prisotna, vendar domnevno latentna trosišča gliv na površini reakcijskih con oz. drevesnih duplin. Relativno učinkovitost reakcijskih con v teh primerih je mogoče pripisati tudi spremenjenim fizikalnim razmeram (relativna zračna vlažnost, razmerje med kisikom in vodo) (RAYNER / BODDY 1995), ki vladajo v drevesni duplini. Podobno vlogo ima tudi zaščitni les (GROSSER *et al.* 1991), ki se po odstranitvi skorje razvije na površini eksponiranega ksilemskega cilindra.

Reakcijske cone so pomembne kompartmentalizacijske plasti tudi s preživetvenega vidika, izvotljenih dreves. V arboristični praksi zatorej velja najodločneje odsvetovati nepotrebno čiščenje duplin.

5 POVZETEK

Pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) smo na makroskopski in mikroskopski ravni raziskovali zgradbo mejnih plasti pri 3 izvotljenih drevesih ter pri 4 drevesih z razkrojeno sredico. Za opazovanja v svetlem polju in za fluorescenčno mikroskopijo smo lesna tkiva obarvali s kombinacijo barvil akridin rdeče/krisoidin in astra modro (ACA) in jih preiskovali z raziskovalnim mikroskopom Nikon Eclipse E 800 (kombinacija filtrov v bloku UV – 2A). Mejne plasti pri vseh preiskanih drevesih anatomsko ustrezajo reakcijskim conam in ne bariernim conam, kot jih predpostavlja model CODIT. V osrednjem delu reakcijske cone so bile traheje intenzivno okludirane z gumoznimi snovmi in suberiziranimi tilami, z nepotnimi depoziti so bili zapolnjeni lumni trakovnega in aksialnega parenhima, vlaknastih traheid in vse pikenjske odprtine. Za notranji del reakcijskih con je značilen razkroj celičnih sten in depozitov, suberizirane strukture pa so ostale nedotaknjene. Pri reakcijskih

conah, ki mejijo neposredno na duplino, je ta del manjkal, na površini reakcijske cone v duplini so vidna trosišča gliv. Povečana količina škroba v parenhimskih celicah in različne razvojne faze til v zunanjem delu reakcijske cone indicirajo aktivne kompartmentalizacijske procese.

6 SUMMARY

The anatomy of boundary layers in 3 hollowed beech trees (*Fagus sylvatica* L.) and in 4 beech trees with decayed core was investigated on the macroscopic and microscopic level. Tissues were stained with Acridin red- Chrysoidin / Astra blue (ACA) for bright field and fluorescence microscopy and investigated with research microscope Nikon Eclipse E 800 (Filter combination UV – 2A). In all investigated trees, boundary layers corresponded anatomically to the reaction zones and not to the barrier zones as proposed by the CODIT model. Vessels were intensively occluded with deposits of gums and suberised tylosis, whereas insoluble deposits filled lumina of ray and axial parenchyma, fibre tracheids and all pit apertures in the central part of reaction zones. The inner part of reaction zones exhibited decay of cell walls and deposits, leaving suberized structures intact. This part was absent in the reaction zones bordering directly on the hollow, although fungal fruit bodies were present on the surface of the reaction zone. Increased amount of starch grains and different growing stages of tyloses in the outer part of reaction zones indicated active compartmentalization processes.

7 VIRI

REFERENCES

- DUJESIEFKEN, D., EBENRITTER, S., LIESE, W., 1989. Wound reactions in the wood of birch, beech and basswood.- Holz roh werkst 47, 12: 495-500.
- DUJESIEFKEN, D., LIESE, W., 1990. Time of wounding and wound-healing in beech (*Fagus-sylvatica* L.).- Holz roh werkst 48, 3: 95-99.
- GROSSER, D., LESNINO, G., SCHULZ, H., 1991. Histologic investigations of the protection wood of indigenous hardwoods.- Holz roh werkst 49, 2: 65-73.
- NEČESANY, V., 1958. Jadro buku. Struktura, vznika vyvoj. Slovenskej Akademie Vied, Bratislava: 256 str.
- OVEN, P., TORELLI, N., SHORTLE, W. C., ZUPANČIČ, M., 1999. The formation of a ligno-suberised layer and necrophylactic periderm in beech bark (*Fagus sylvatica* L.).- Flora 194, 2: 137-144.
- OVEN, P., 2003. Response of the cambial zone and the living bark in Silver fir and Norway spruce after wounding at different times of the year. - IAWA j. 24, 3: 324-325.
- OVEN, P., TORELLI, N., 2003. Odziv beljave črne jelše (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) na mehansko poškodovano

- nje in okužbo = Response of sapwood in black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) to mechanical wounding and infection.- Les 55, 6: 178-184.
- PEARCE, R. B., 1990. Occurrence of decay-associated xylem suberization in a range of woody species.- Eur. J. For. Path., 20, 5: 275-289.
- RAYNER, A. D. M., BODDY, L. 1995. Fungal Decomposition of Wood – Its Biology and Ecology. -Chippenham, Wiltshire, John Wiley & Sons: 587 str.
- SCHMITT, U., LIESE, W., 1993. Response of xylem parenchyma by suberization in some hardwoods after mechanical injury.- Trees, 8: 23-30.
- SCHWARZE, F. W. M. R., BAUM, S., 2000. Mechanisms of reaction zone penetration by fungi in wood of beech (*Fagus sylvatica*).- New Phytol., 146: 129-140.
- SHAIN, L., 1979. Dynamic-responses of differentiated sapwood to injury and infection.- Phytopathology 69, 10: 1143-1147.
- SHIGO, A. L., MARX, H. G., 1977. Compartmentalization of Decay in Trees.- USDA Forest Service Agriculture Information Bulletin, 405: 73 s.
- SHIGO, A.L., 1986a. A new tree biology. Facts, photos and philisophies on trees and their problems and proper care.-Durham, New Hampshire, Shigo and Trees Associates, 595 s.
- SHIGO, A.L., 1986b. A new tree biology - Dictionary.- Durham, New Hampshire, Shigo and Trees Associates, 132 s.
- TORELLI, N., OVEN, P., ZUPANČIČ, M., 1990. Nastanek in značilnosti barierne cone ter lesa nastalega po ranitvi.- Zbornik gozdarstva in lesarstva, 36: 3-16.
- TORELLI, N., KRIŽAJ, B., OVEN, P., 1994. Barrier zone (Codit) and wound-associated wood in beech (*Fagus sylvatica* L.). - Holzforsch. Holzverwert 46, 3: 49-51.
- TORELLI, N., 2001. Odziv drevja na globoke in površinske poškodbe na primeru bukve (*Fagus sylvatica* L.) s poudarkom na nastanku in ekologiji ranitvenega lesa ("rdeče srce") (pregled) = Response of trees on deep and superficial wounds as illustrated by beech (*Fagus sylvatica* L.) with particular emphasis on aetiology and ecology of wound initiated discoloured wood ("read hearth"). A review.- Gozdarski vestnik 59, 2: 85-94.

ZAHVALA

ACKNOWLEDGEMENTS

Delo je nastalo v okviru nacionalnega raziskovalnega projekta, Kompartimentalizacija mehanskih poškodb pri drevesih v urbanem okolju (J4-3263-0481-02), ki ga financira Ministrstvo za šolstvo, znanost in šport Republike Slovenije. Za pomoč pri obdelavi materiala se lepo zahvaljujemo sodelavcu inženirju Petru Cundru.