

GDK: 182:174.4 *Abies alba* (046)

Prispelo / Received: 15. 09. 2005

Sprejeto / Accepted: 17. 10. 2005

Izvirni znanstveni članek

Original scientific paper

## SEZONSKA DINAMIKA KSILOGENEZE IN FLOEMOGENEZE PRI NAVADNI JELKI (*Abies alba* Mill.)

Jožica GRičAR<sup>1</sup>, Primož OVEN<sup>2</sup>, Katarina ČUFAR<sup>3</sup>

### Izvleček

Preučili smo dinamiko nastajanja ksilemskega in floemskega letnega prirastnega plašča oz. branike pri navadni jelki (*Abies alba*) v rastni sezoni 2003. Vzorce floema, kambija in ksilema smo vsak teden vzeli iz dveh navidezno zdravih odraslih jelk. Raziskave s svetlobnim mikroskopom so pokazale, da se je na floemski strani začela diferenciacija enega do dveh slojev floemskih derivatov še pred začetkom kambijeve aktivnosti. Kambijeve delitvena aktivnost se je začela hkrati na ksilemski in floemski strani v začetku maja. Kambijeve aktivnosti se je zaključila konec avgusta. Diferenciacija terminalnih traheid kasnega lesa je potekala do konca oktobra, floemskih celic pa do konca septembra. Število celic, nastalih na ksilemski strani, je bilo večje kot na floemski. Zdi se, da je bila po obodu drevesa širina ksilemske branike bolj variabilna od floemske.

**Ključne besede:** navadna jelka (*Abies alba* Mill.), kambij, ksilem, floem, traheide, sitaste celice, diferenciacija

## SEASONAL DYNAMICS OF XYLOGENESIS AND PHLOIEMOGENESIS IN SILVER FIR (*Abies alba* Mill.)

### Abstract

The dynamics of xylem and phloem growth ring formation in silver fir (*Abies alba* Mill.) was studied during the growing season 2003. Blocks of tissue, containing phloem, cambium and outer xylem, were taken weekly from two apparently healthy silver fir trees. According to the observations of transverse sections under light microscope, the cambial cell divisional activity began in early May on the phloem and xylem side simultaneously. Prior to this activity, differentiation of one or two layers of the phloem derivatives began to take place. Cambial activity ceased at the end of August. Differentiation of the terminal late wood tracheids adjacent to cambium was completed by the end of October and of the phloem cell by the end of September. Cell production on the xylem side of healthy firs was more intense and the variability in widths of the growth rings across the stem circumference was also greater compared to the phloem.

**Key words:** silver fir (*Abies alba* Mill.), cambium, xylem, phloem, tracheids, sieve cells, differentiation

<sup>1</sup> J. G., univ.dipl.inž.les., BF, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina C. VIII/34, Ljubljana, SLOVENIJA

<sup>2</sup> doc. dr. P. O., BF, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina C. VIII/34, Ljubljana, SLOVENIJA

<sup>3</sup> prof. dr. K. Č., BF, Oddelek za lesarstvo, Rožna dolina C. VIII/34, Ljubljana, SLOVENIJA

**VSEBINA  
CONTENTS**

<b>1</b>	<b>UVOD .....</b>	<b>59</b>
	INTRODUCTION	
<b>2</b>	<b>MATERIAL IN METODE.....</b>	<b>60</b>
	MATERIAL AND METHODS	
<b>3</b>	<b>REZULTATI .....</b>	<b>61</b>
	RESULTS	
<b>4</b>	<b>DISKUSIJA IN ZAKLJUČKI .....</b>	<b>64</b>
	DISCUSSION AND CONCLUSIONS	
<b>5</b>	<b>SUMMARY .....</b>	<b>65</b>
<b>6</b>	<b>VIRI .....</b>	<b>66</b>
	REFERENCES	
<b>7</b>	<b>ZAHVALA .....</b>	<b>68</b>
	ACKNOWLEDGMENTS	

## 1 UVOD INTRODUCTION

Debelinska rast drevesa se začne s celičnimi delitvami v vaskularnem kambiju, ki dodaja nove celice ksilemskemu in floemskemu tkivu. V procesu diferenciacije, ki zajema post-kambijsko rast celic, odlaganje sekundarne celične stene ter pri ksilemu še lignifikacijo in programirano celično smrt, se celice specializirajo za opravljanje svojih funkcij (PANSHIN / DE ZEEUV 1980, LARSON 1994, FINK 1986, OVEN 1993, KOZLOWSKI / PALLARDY 1997, PLOMION *et al.* 2001, WODZICKI 2001). V zadnjem času so bile objavljene številne raziskave o sezonski dinamiki kambijeve aktivnosti in nastajanju ksilemske branike pri različnih drevesnih vrstah (WODZICKI 1971, SKENE 1972, KUTSCHA *et al.* 1975, ANTONOVA / STASOVA 1993, 1997, FRITTS *et al.* 1999, HORACEK *et al.* 1999, GINDL *et al.* 2001, DESLAURIERS *et al.* 2003a, b, DESLAURIERS / MORIN 2005, MÄKINEN *et al.* 2003, SCHMITT *et al.* 2004). Prese- netljivo skromno pa je raziskan nastanek sekundarnega floema (ALFIERI / EVERT 1968, 1973, GOLINOWSKI 1971, LARSON 1994). Slednje je mogoče pojasniti z večjim za- nimanjem za komercialno rabo lesa. Ksilem je veliko primernejši tudi za dendrokološke in dendrokronološke študije, saj floemsko tkivo pri tovrstnih raziskavah doslej ni bilo zadovoljivo uporabljeno. Floemski prirastek je izpostavljen razmeroma hitrim se- kundarnim spremembam tkiva, kot so kolaps, sklerifikacija in inflacija aksialnega paren- hima. Starejše neprevodno floemsko tkivo se sčasoma zgneči v radialni smeri, deformira in kasneje največkrat tudi odpade. Razločno je tako mogoče prepoznati le strukturo ene ali dveh najmlajših branik prevodnega floema (ALFIERI / EVERT 1968, 1973, GOLI- NOWSKI 1971, PANSHIN / DE ZEEUV 1980, LARSON 1994).

Cilj pričujoče raziskave je bil raziskati anatomijo tkiv med že diferenciranim ksilemom in floemom ter preučiti sezonsko dinamiko nastanka ksilemske in floemske branike pri navadni jelki (*Abies alba* Mill.) na celičnem nivoju. V ta namen so bili v tedenskih inter- valih med rastno sezono 2003 odvzeti intaktni vzorci floema, kambija in ksilema in preučeni s svetlobnim mikroskopom.

## 2 MATERIAL IN METODE MATERIAL AND METHODS

Za študijo smo izbrali dve navidezno zdravi, dominantni odrasli jelki (*Abies alba* Mill.) iz dinarskega jelovega bukovja na Ravniku pri Planini (500-700 m n.v.), približno 50 km JV od Ljubljane. Na tej testni ploskvi Katedra za tehnologijo lesa, Oddelka za lesarstvo opravlja raziskave in preučuje stanje 300 poskusnih odraslih jelk od leta 1988 (TORELLI *et al.* 1999). Izbrani drevesi sta bili stari približno 150 let s premerom v prsni višini okrog 50 cm. Intaktne vzorce (30 x 10 x 10 mm<sup>2</sup>), ki so vsebovali najmlajši del žive skorje, največ dve ksilemski braniki in kambij, smo odvezemali v prsni višini (1,3 m nad tlemi) dreves v tedenskih intervalih skozi celotno rastno sezono 2003, t.j. od konca aprila do sredine novembra. Takoj po odvzemu smo material fiksirali v FAA (25 ml 37 % formalin, 450 ml 50 % etanol in 25 ml 100 % očetna kislina). Po enem tednu je sledila dehidracija vzorcev v etanolu (30 %, 50 %, 70 %). Za svetlobno mikroskopijo smo z mikrotomom LEICA SM 2000R pripravili 25 µm debele rezine prečnih prerezov ter jih obarvali z barviloma safranin in astra modro, ki celice v različnih fazah nastajanja sekundarne celične stene in lignifikacije selektivno obarvata. Trajne preparate smo pripravili z euparalom in jih opazovali v svetlobnem polju in polarizirani svetlobi z mikroskopom Nikon Eclipse E800 LM. Nediferencirane celice ksilema in floema smo identificirali po modro obarvanih, tankih, primarnih celičnih stenah ter protoplastu v celičnih lumnih. Rdeče obarvane celične stene ter prazni lumni so bili značilni za zrele odmrle traheide. Diferencirane celice floema smo določili s pomočjo polarizirane svetlobe. Meritve smo opravili s sistemom za analizo slike Lucia G 4.8. Prešteli smo število ksilemskih celic v fazi postkambijske rasti, število ksilemskih celic v procesu odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije ter število že diferenciranih traheid v treh radialnih nizih, iz katerih smo izračunali povprečje. Podatke smo obdelali s programom Microsoft Excel.

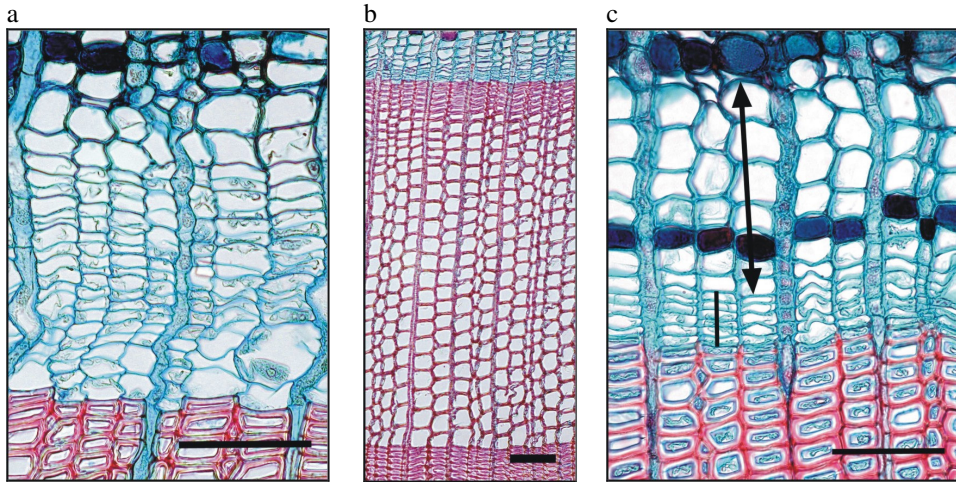
### **3 REZULTATI RESULTS**

#### **3.1 TRAJANJE KAMBIJEVE AKTIVNOSTI DURATION OF THE CAMBIAL ACTIVITY**

Z metodo odvzema intaktnih vzorcev smo določili začetek in konec kambijeve delitvene aktivnosti ter nastajanja ksilemske in floemske branike v letu 2003. Kambijeve celice smo prepoznali po ozkih radialnih dimenzijah ter modro obarvanih (nelignificiranih) tankih primarnih celičnih stenah. Kambijeva delitvena aktivnost se je začela med 23. 4. ter 30. 4. 2003. Število kambijevih celic je tedaj naraslo do 14, nastale so prve celice v fazi postkambijske rasti (slika 1a). Postkambijske ali ekstrakambijske spremembe ne potekajo v kambiju, temveč v procesu diferenciacije. Površinska rast pri traheidah gre v glavnem na račun povečanja radialne dimenzije. Rast traheid v dolžino navadno ne presega 20% (PANSKIN / DE ZEEUW 1980). V drugi polovici junija, v obdobju prehajanja ranega v kasni les, je kambij sestavljalo do 10 celic. Število kambijevih celic je nato počasi upadalo do popolnega zaključka kambijeve delitvene aktivnosti konec avgusta. Število celic v dormantnem kambiju se je zmanjšalo na sedem do osem (slika 1b).

#### **3.2 SEKUNDARNI KSILEM SECONDARY XYLEM**

Ksilemske celice ob kambiju v fazi postkambijske rasti so bile še vedno obdane le s tanko, modro obarvano, nelignificirano primarno celično steno. Njihove radialne dimenzije pa so bile večje kot pri celicah kambija. To je bilo še najbolj očitno pri traheidah ranega lesa. Začetek sinteze sekundarne celične stene smo določili v polarizirani svetlobi. Tanka celična stena se je z odlaganjem slojevite sekundarne celične stene vidno debelila. Iz celičnih vogalov je v centripetalni smeri celične stene rdeča barva nadomestilo modro, kar je nakazovalo začetek lignifikacije celičnih sten traheid. Modro obarvane notranje plasti celičnih sten ob lumnu ter ostanki protoplazme v lumnih so bili značilni za še ne popolnoma formirane ksilemske celice. Ko se je proces diferenciacije ksilemskih elementov zaključil, so bile celične stene rdeče obarvane, lumni pa prazni (slika 1b).

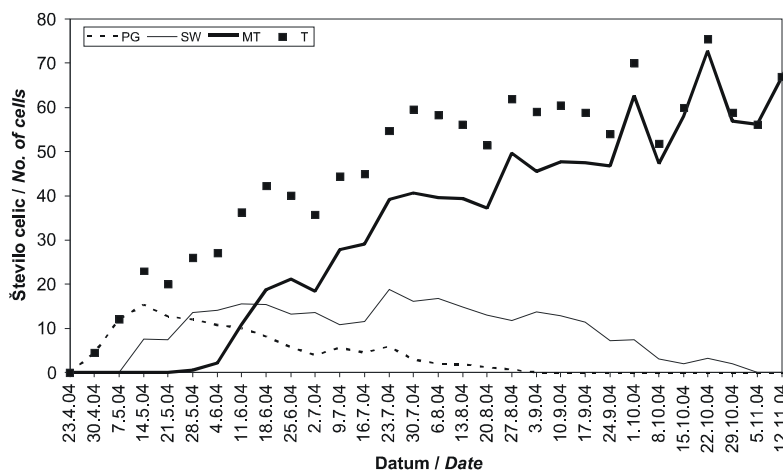


Slika 1: a – Začetek kambijeve delitvene aktivnosti; b – Dormanten kambij (črta) in popolnoma oblikovana ksilemska branika 2003; c – Floemska branika 2003 (puščica). Daljica = 100  $\mu$ m

Figure 1: a – Beginning of the cambial divisional activity; b – Dormant cambium (line) and fully developed xylem growth ring 2003; c – Phloem growth increment 2003 (arrow). Scale bars = 100  $\mu$ m

Prve ksilemske celice v fazi postkambijske rasti so se pojavile med 23. 4. ter 30. 4. 2003 (slika 1a). Sinteza sekundarne celične stene se je začela dva tedna po začetku kambijeve aktivnosti, sredi maja. Inicialne traheide ranega lesa so za popoln razvoj potrebovale štiri tedne. Prehod iz ranega v kasni les smo zasledili sredi junija, ko je nastala več kot polovica celotne ksilemske branike 2003. Največ celic v fazi postkambijske rasti (do osem celic) je bilo opaženih v obdobju nastajanja ranega lesa, t.j. od sredine maja do sredine junija. Potem je število celic začelo upadati do popolnega zaključka konec avgusta. Dinamika odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije je bila ravno tako največja v prvi polovici rastne sezone. V obdobju nastajanja kasnega lesa je bilo število celic v fazi odlaganja sekundarne celične stene in lignifikacije bolj ali manj konstantno do sredine avgusta. Razvoj terminalnih traheid kasnega lesa je potekal skoraj dva meseca (do konca oktobra) po zaključku kambijeve delitvene aktivnosti konec avgusta. Na koncu rastne sezone je bila branika pri jelkah široka med 53 in 77 celicami (slika 2). Različno število ksilemskih celic med posameznimi vzorci, odvzetimi iz istega drevesa je rezultat različne kambijeve aktivnosti po obodu drevesa. To se kaže v t.i. »negativnem prirastku« (ksilemski prirastek

v določenem tednu je manjši kot v predhodnem) in popači poskus dejanskega ovrednotenja rasti dreves na posameznem rastišču. Različno število celic v ksilemski braniki je bilo zlasti opazno v drugi polovici rastne sezone (v obdobju nastajanja kasnega lesa), ko je stopnja delitev v kambiju upadla in je nastalo manj celic v daljšem časovnem obdobju. Preračunavanje izmerjenih tedenskih prirastkov in uporaba različnih funkcij, ki se prilagajajo biološkimi trendom sezonske rasti drevesa, skušajo odpraviti te variabilnosti v številu celic oziroma širini znotraj iste branike po obodu debla drevesa ter s tem ustrezno oceniti ksilemski razvoj posameznega drevesa in v naslednjem koraku tudi izbranega rastišča v teku določene rastne sezone (ROSSI *et al.* 2003, DESLAURIERS *et al.* 2003a, b, DESLAURIERS / MORIN 2005).



Slika 2: Dinamika nastajanja ksilemske branike in posameznih faz ksilogeneze v letu 2003; PG – postkambijska rast, SW – odlaganje sekundarne celične stene in lignifikacija, MT – odrasle traheide, T – celoten ksilemski prirastek

Figure 2: Dynamics of xylem growth ring formation and individual phases of xylogenesis in the year 2003; PG – postcambial growth, SW – secondary cell wall formation and lignification, MT – mature tracheids, T – total xylem increment

### 3.3 SEKUNDARNI FLOEM SECONDARY PHLOEM

Sekundarni prevodni floem je pri navadni jelki sestavljen iz živih aksialno usmerjenih sitastih celic ter različnih tipov parenhimskih celic, ki lahko vsebujejo kristale kalcijevega

oksalata, tanine itd. Zaradi temno obarvane vsebine je dobro vidni aksialni parenhim največkrat razporejen v bolj ali manj urejenih tangencialnih pasovih, ki dajejo vtis, kot da gre za letnice. Tangencialni pasovi aksialnega parenhima razmejujejo rani in kasni floem (slika 1c). Včasih se lahko pojavi še drugi pas aksialnega parenhima ob koncu vegetacijskega obdobja, ki pa največkrat ne oblikuje neprekinjenega tangencialnega pasu in je značilen za širše floemske branike, ki vsebujejo več kot pet celic kasnega floema. V primerjavi s kambijevimi celicami imajo sitaste celice ranega floema debelejšše celične stene in večje radialne dimenzije. Za floemske sitaste celice pri navadni jelki je značilna nelignificirana (modro obarvana) sekundarna celična stena.

Prve sitaste celice ranega floema, ki so nastale na začetku kambijeve delitvene aktivnosti, so nastale konec aprila. Pred tem sta se ena do dve kambijevi celici na floemski strani radialno povečali in vstopili v proces diferenciacije brez predhodnih delitev. Tangencialni pas aksialnega parenhima, ki je razmejeval rani in kasni floem, je nastal konec maja. Rani floem, sestavljen iz največ štirih sitastih celic z velikimi radialnimi dimenzijami, je bil popolnoma oblikovan konec junija. Sledilo je nastajanje kasnega floema, sestavljenega iz dveh do štirih sitastih celic z majhnimi radialnimi dimenzijami (slika 1c). Njihova diferenciacija je potekala dokaj enakomerno in počasi do konca septembra. Na enem izmed vzorcev, odvzetih v oktobru, smo zasledili drugi nesklenjeni pas aksialnega parenhima ob koncu rastne sezone.

#### **4 DISKUSIJA IN ZAKLJUČKI** **DISCUSSION AND CONCLUSIONS**

Kambijeva delitvena aktivnost se je začela hkrati na ksilemski in floemski strani. Diferenciacija floemskih celic se je začela hitreje kot ksilemskih, kjer sta se eden do dva floemska derivata radialno povečala brez predhodnih delitev v kambiju, kar potrjujejo opazovanja drugih avtorjev pri iglavcih *Pinus sp.*, *Picea mariana*, *Abies balsamea* in *Larix laricina* (ALFIERI / EVERT 1968, 1973, KUTSCHA *et al.* 1975, LARSON 1994). Te celice naj bi bile po nekaterih mnenjih floemske sitaste celice, ki so med prezimovanjem zastale v različnih razvojnih fazah celične diferenciacije in zaključijo svoj razvoj spomladi naslednjo vegetacijsko sezono. Svojo funkcijo naj bi opravljale, dokler se nove sitaste celice dokončno ne oblikujejo (ALFIERI / EVERT 1968, 1973, KUTSCHA *et al.*



1975, LARSON 1994). Prve popolnoma oblikovane inicialne traheide ranega lesa smo zasledili štiri tedne po začetku kambijeve aktivnosti. Diferenciacija terminalnih traheid kasnega lesa pa je potekala več kot dva meseca in pol po zaključku delitev v kambiju, kar potrjujejo tudi starejše na različnih iglavcih iz zmernega klimatskega podnebja (WHITMORE / ZAHNER 1966, WODZICKI 1971, SKENE 1972, KUTSCHA *et al.* 1975, GINDL *et al.* 2001, SCHMITT *et al.* 2003, GRIČAR *et al.* 2003, 2005). Že v predhodni raziskavi smo potrdili, da so pri navadni jelki zaključni procesi diferenciacije povezani s trajanjem kambijeve aktivnosti in posledično tudi s širino ksilemske branike, vendar pa se zaključijo pred zimo (GRIČAR *et al.* 2005).

Diferenciacija ranega floema se je zaključila približno v obdobju prehajanja ranega v kasni les. Obdobje nastajanja ranega floema je bilo v splošnem krajše kot nastajanje kasnega, navkljub podobnemu številu celic. Nastajanje ksilemske branike oziroma diferenciacija terminalnih traheid je potekala nekoliko dlje kot celic floemske branike. Kljub temu pa je bila ksilemska branika ob koncu rastne sezone nekajkrat širša od floemske, kar potrjuje večjo frekvenco delitev na ksilemsko stran, pričakovano v normalnih razmerah (PANSHIN / DE ZEEUV 1980, LARSON 1994, FINK 1986, OVEN 1993, KOZLOWSKI / PALLARDY 1997, PLOMION IN SOD. 2001). Ksilemski prirastek je v primerjavi s floemskim kazal veliko variabilnost po obodu drevesa, tudi zato, ker je bila ksilemska branika nekajkrat širša. Kot že omenjeno, je bil ksilemski prirastek opazno večji od floemskega, saj sta bili preiskovani drevesi zdravi s širokimi ksilemskimi branikami. Razmerje ksilemskega in floemskega prirastka je odvisno od eksogenih in endogenih dejavnikov, ki določajo začetek, hitrost in zaključek rastne sezone (PANSHIN / DE ZEEUV 1980, LARSON 1994, FINK 1982, OVEN 1993, KOZLOWSKI / PALLARDY 1997, PLOMION *et al.* 2001). V fiziološko zelo izostrenih razmerah je floemski prirastek večji od ksilemskega, ki lahko tudi izostane. Pojav zelo ozkih, nepopolnih ali celo manjkajočih ksilemskih branik v nekaj zaporednih letih največkrat vodi do propada drevesa (PANSHIN / DE ZEEUV 1980, LARSON 1994).

## 5 SUMMARY

Seasonal dynamics of xylem and phloem growth ring formation in two apparently healthy silver fir (*Abies alba*) trees from Ravnik (700 m a.s.l.), Dinaric silver fir-beech forest,

were studied at a cellular level during the growing season 2003. Blocks of tissue, containing inner part of the living bark, the cambium and the youngest two xylem growth rings were taken weekly from the breast height of the stems (1.3 m above ground) between the end of April and mid-November. Samples were immediately fixed in FAA (formaldehyde-alcohol-acetic acid solution) and dehydrated in graded series of ethanol. Permanent transverse sections of 25 µm in thickness were prepared, stained with safranin and astra blue and mounted in Euparal. The light microscopy (bright field and polarized light) and image analysis were used for identification and counting of xylem and phloem cells in various stages of cell development. The cambial cell divisional activity started at the beginning of May on the phloem and xylem side simultaneously. Prior to this activity, the differentiation of one or two layers of the phloem derivatives began. Cambial activity ceased at the end of August. Transition from early wood to late wood took place in mid-June. Tangential band of axial parenchyma, which separated early phloem from late phloem, was observed at the end of May. Differentiation of the terminal late wood tracheids adjacent to cambium was completed by the end of October and of the phloem cell by the end of September. Cell production was on the xylem side of healthy firs more intense and also the variability in widths of the growth rings across the stem circumference was greater compared to the phloem.

## 6 VIRI REFERENCES

- ALFIERI F.J. / EVERT R.F. 1968. Seasonal development of the secondary phloem in *Pinus*. American Journal of Botany, 55: 518-528
- ALFIERI F.J. / EVERT R.F. 1973. Structure ad seasonal development of the secondary phloem in the *Pinaceae*. Botanical Gazette, 134: 17-25
- ANTONOVA G.F. / STASOVA V.V. 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. Trees, 7: 214-219
- ANTONOVA G.F. / STASOVA V.V. 1997. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix decidua* Ldb.) stems. Trees, 11: 462-468
- DESLAURIERS A. / MORIN H. / URBINATI C. / CARRER M. 2003a. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forest of Quebec (Canada). Trees, 17: 477-484

- DESLAURIERS A. / MORIN H. / BEGIN Y. 2003b. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada). *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 190-200
- DESLAURIERS A. / MORIN H. 2005. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables. *Trees*, 19: 402-408
- FINK S. 1986. Microscopical investigations on wood formation and function in diseased trees. *IAWA Bulletin n.s.*, 7, 4: 351-355
- FRITTS H.C. / SHASHKIN A. DOWNES G.M. 1999. A simulation model of conifer ring growth and cell structure. V: Wimmer R, Vetter RE (eds.) *Tree – Ring Analysis. Biological, Methodological and Environmental Aspects*. CABI Publishing: 3-32
- GINDL W. / GRABNER M. / WIMMER R. 2001. Effects of altitude on tracheid differentiation and lignification of Norway spruce. *Canadian Journal of Botany*, 79: 815-821
- GOLINOWSKI W.O. 1971. The anatomical structure of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, XL, 1: 150-180
- GRIČAR J. / STRAŽE A. / ČUFAR K. 2003. Differentiation of the last formed tracheids in wood of silver firs (*Abies alba*) having various cambial productivity. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 70: 87-100
- GRIČAR J. / ČUFAR K. / OVEN P. / SCHMITT U. 2005. Differentiation of terminal latewood tracheids in silver fir trees during autumn. *Annals of Botany*, 95: 959-965
- HORACEK P. / SLEZINGEROVA J. / GANDELOVA L. 1999. Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). V: Wimmer R, Vetter RE (eds.) *Tree – Ring Analysis. Biological, Methodological and Environmental Aspects*. CABI Publishing: 33-54
- KOZLOWSKY T.T. / PALLARDY S.G. 1997. *Growth control in woody plants*. Academic Press Inc. San Diego London Boston New York Sydney Tokyo Toronto: 641 str.
- KUTSCHA N.P. / HYLAND F. / SCHWARZMANN J.M. 1975. Certain seasonal changes in balsam fir cambium and its derivatives. *Wood Science and Technology*, 9: 175-188
- LARSON P.R. 1994. *The vascular cambium*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 725 str.
- MÄKINEN H. / NÖJD P. / SARANPÄÄ P. 2003. Seasonal changes in stem radius and production of new tracheids in Norway spruce. *Tree Physiology*, 23: 959-968
- OVEN P. 1993. Anatomija skorje in njen odziv na mehanska poškodovanja pri zdravih in prizadetih jelkah (*Abies alba* Mill.). Magistrsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 97 str.

- PANSHIN A.J. / DE ZEEUW C. 1980. Textbook of wood technology. Fourth edition. New York, McGraw-Hill: 722 str.
- PLOMION C. / LEPROVOST G. / STOKES A. 2001. Wood formation in trees. *Plant Physiology*, 127: 1513-1523
- ROSSI S. / DESLAURIERS A. / MORIN H. 2003. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia*, 21: 33-39
- SCHMITT, U. / GRÜNWALD, C. / GRIČAR, J. / KOCH, G. / ČUFAR, K., 2003. Wall structure of terminal latewood tracheids of healthy and declining silver fir trees in the Dinaric region, Slovenia. *IAWA Journal*, 24, 1: 41-51
- SCHMITT U. / JALKANEN R. / ECKSTEIN D. 2004. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. *Silva Fennica*, 38: 167-178
- SKENE D.S. 1972. The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr. and its relation to tree vigour. *Annals of Botany*, 36: 179-187
- TORELLI N. / SHORTLE W.C. / CUFAR. K. / FERLIN F. / SMITH K.T. 1999. Detecting changes in tree health and productivity of silver fir in Slovenia. *Eur. J. For. Path.*, 29: 187-197
- WHITMORE F.W. / ZAHNER R. 1966. Development of the xylem ring in stems of young red pine trees. *Forest Science*, 12: 198-210
- WODZICKI T.J. 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus sylvestris* L. *Journal of Experimental Botany*, 22: 670-687
- WODZICKI T.J. 2001. Natural factors affecting wood structure. *Wood Science and Technology*, 35: 5-26

## 7 ZAHVALA ACKNOWLEDGMENTS

Delo je financirala Agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije. Za pomoč pri postavitvi eksperimentov in laboratorijskemu delu se zahvaljujemo sodelavcema Katedre za tehnologijo lesa, Oddelka za lesarstvo Martinu Zupančiču, uni. dipl. inž. les., in Petru Cundru, inž. les. Skladu kmetijskih zemljišč in gozdov Slovenije se zahvaljujemo, ker nam je omogočil delo na terenu.