

## Sezonska dinamika debelinske rasti dreves

### *Seasonal dynamics of radial growth of trees*

Jožica GRIČAR<sup>1</sup>

#### **Izvleček:**

Gričar, J.: Sezonska dinamika debelinske rasti dreves. *Gozdarski vestnik*, 67/2009, št. 4. v slovenščini z izvlečkom v angleščini, cit. lit. 40. Prevod avtorica, lektoriranje angleškega besedila Breda Misja, slovenskega Marjetka Šivic.

V zadnjem času so bile objavljene številne raziskave o sezonski dinamiki nastanka lesa pri različnih drevesnih vrstah, medtem ko je dinamika nastanka floemske branike slabše raziskana. Vpliv določenih podnebnih dejavnikov na mehanizem nastanka lesne ali floemske branike je mogoče raziskati pri drevesih, ki rastejo v naravnem okolju ali pa v poskusnih nadzorovanih razmerah. Medletne informacije o debelinski rasti so zelo pomembne za modeliranje v dendroklimatoloških in dendroekoloških raziskavah, saj pomagajo razumeti in pojasniti podnebne signale, ki so zabeleženi v širini in anatomski zgradbi branik. V članku sta opisani debelinska rast dreves in kambijeva aktivnost, naveden je tudi kratek pregled objav o medletni dinamiki nastanka lesa, ki trenutno potekajo v Evropi, ter potencial raziskav o nastanku floema.

**Glavne besede:** kambij, kambijeva aktivnost, ksilogeneza, floemogeneza, les, ličje, celična diferenciacija

#### **Abstract:**

Gričar, J.: Seasonal Dynamics of radial growth of trees. *Gozdarski vestnik (Professional Journal of Forestry)*, 67/2009, Vol. 4; in Slovenian, abstract in English, quot. Lit. 40. Translated by the author, proofreading of the English text Breda Misja, proofreading of the Slovenian text Marjetka Šivic.

Numerous studies are currently being carried out on the seasonal dynamics of wood formation, but similar studies on secondary phloem are rare. The influence of certain climatic factors on the mechanism of xylem and phloem ring growth formation can be studied on trees that are growing in their natural environment or under experimentally controlled conditions. Intra-annual information on radial growth of trees are very important for modeling in dendroclimatological and dendroecological studies for better use and interpretation of climate proxies that are stored in ring widths and features. This paper gives a description of radial growth of trees and cambial activity, and a brief overview of the studies of intra-annual wood formation currently being carried out in Europe, and the potential of phloem formation research.

**Key words:** cambium, cambial activity, xylogenesis, phloemogenesis, wood, living bark, cell differentiation

## 1 UVOD

### 1 INTRODUCTION

V zadnjem času so bile objavljene številne raziskave o sezonski dinamiki nastanka lesa pri različnih drevesnih vrstah, medtem ko je dinamika nastanka floemske branike slabše raziskana. Obsežne študije so bile opravljene pretežno na iglavcih, zlasti zaradi njihove preprostejše anatomske zgradbe lesa, velikega gospodarskega pomena ter velike pogostnosti v evropskih gozdovih. Prve tovrstne raziskave so bile opravljene že pred desetletji (za pregled glej LARSON, 1994), vendar pa je danes težnja k večletnim študijam ksilogeneze na istih drevesnih vrstah na izbranih rastiščih.

V članku sta opisani debelinska rast dreves in kambijeva aktivnost, naveden je tudi kratek pregled objav o medletni dinamiki nastanka lesa, ki

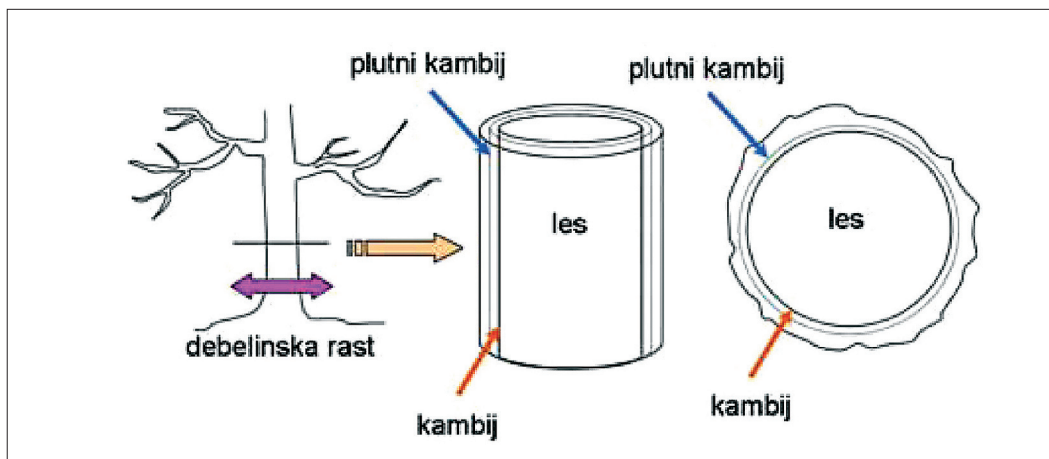
trenutno potekajo v Evropi, ter potencial raziskav o nastanku floema.

## 2 DEBELINSKA RAST DREVES

### 2 RADIAL GROWTH OF TREES

V lesnatih rastlinah že v prvem letu rasti primarna prevodna tkiva poganjkov in korenin nadomestijo sekundarna prevodna tkiva, ki jih tvori sekundarni, lateralni meristem (TORELLI, 1990). Debelinska rast dreves je rezultat delovanja dveh lateralnih meristemov – vaskularnega (prevodnega) kambija in plutnega kambija (felogena) –, ki omogočata večanje volumna prevodnega

<sup>1</sup>Dr. J. G., Gozdarski inštitut Slovenije, Oddelek za prirastoslovje in gojenje gozda, Večna pot 2, SI-1000 Ljubljana, SLO; jozica.gricar@gozdis.si



Slika 1: Mesto lateralnih meristemov (prevodnega in plutnega kambija) v drevesu  
 Figure 1: Location of lateral meristems (conducting and cork cambium) in a tree.

sistema ter oblikovanje mehanskih in zaščitnih tkiv (slika 1). Vaskularni kambij (v nadaljevanju kambij) tvori v centrifugalni smeri celice ličja (sekundarnega floema), v centripetalni smeri pa celice lesa (sekundarnega ksilema). Felogen proizvaja tkiva sekundarnega krovnega tkiva (periderma) (PANSHIN/DE ZEEUW 1980, LARSON, 1994). V drevesu je izmed vseh sekundarnih tkiv les najbolj raziskan, predvsem zaradi njegovega velikega ekološkega in ekonomskega pomena.

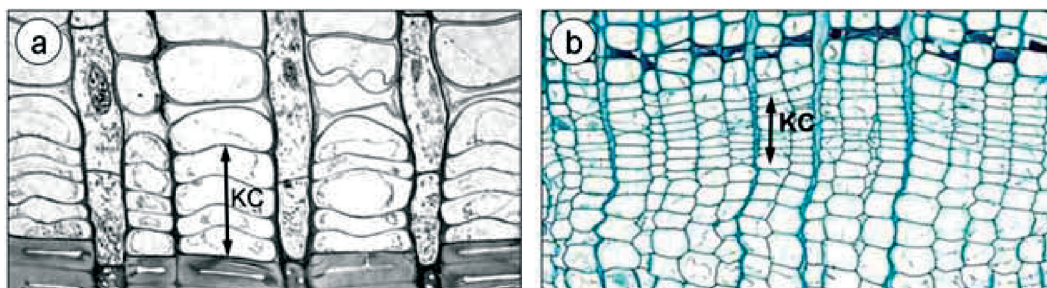
### 3 KAMBIJEVA DELITVENA AKTIVNOST

### 3 CAMBIAL DIVISIONAL ACTIVITY

Za drevesne vrste zmernege pasu je značilno sezonsko menjavanje obdobij fiziološke aktivnosti in dormance (mirovanja) meristemov, ki je v splošnem povezano z izmenjavami hladnih in toplih

ali pa deževnih in sušnih obdobij (LARCHER, 2003). Meristemska aktivnost se navadno začne spomladi s celičnimi delitvami in konča pozno poleti s popolnim razvojem zadnjih nastalih celic v braniki.

Zgradba kambija je definirana na več načinov. Starejši, mehanistični nazori predpostavljajo, da je kambijeva rast določena vnaprej (npr. LARSON, 1994). Dandanes pa se čedalje bolj uveljavlja mnenje, da je njegov razvoj plastičen kot funkcija epigenetskega nadzora in fizikalno-kemijskega okolja (mikrookolja) v celici (SAVIDGE, 1996, 2000, DENGLER, 2001). Kambij sestavljata dva tipa celic: fuziformne oz. vretenaste, iz katerih nastanejo aksialno usmerjeni elementi (npr. traheide, vlakna, traheje, aksialni parenhim), ter trakovne, iz katerih nastanejo radialni trakovi. Razmerje med radialnimi in vretenastimi celicami je



Slika 2: Kambij v (a) dormantnem in (b) delitveno aktivnem stanju pri navadni smreki  
 Figure 2: Cambium in (a) the dormant and (b) divisionally active state in Norway spruce.

odvisno od starosti kambija ter drevesne vrste. Delež trakovnih celic je tako od 10 % do 40 % (LARSON, 1994, LACHAUD et al., 1999). V kambiju potekata dve vrsti delitev: aditivne in multiplikativne. Aditivne (tudi perikline) delitve potekajo v tangencialni ravnini in z njimi nastajajo novi prevodni elementi lesa in ličja, s čimer se povečuje obseg drevesa. So najpogostejše delitve kambijevih celic, saj pomenijo približno 90 % vseh mitoz. Multiplikativne (tudi antikline) delitve potekajo v radialni ravnini. Z njimi se kambij povečuje, saj le tako lahko sledi debelitvi drevesa (PANSHIN/DE ZEEUW, 1980, LARSON, 1994). Ob začetku kambijeve aktivnosti se število kambijevih celic poveča, začnejo se deliti, temu pa sledi diferenciacija derivatov v odrasle elemente sekundarnega ksilema oziroma sekundarnega floema. Aktiven kambij je izpostavljen stalnim spremembam v številu, obliki in velikosti sestavnih celic (slika 2).

#### 4 DIFERENCIACIJA

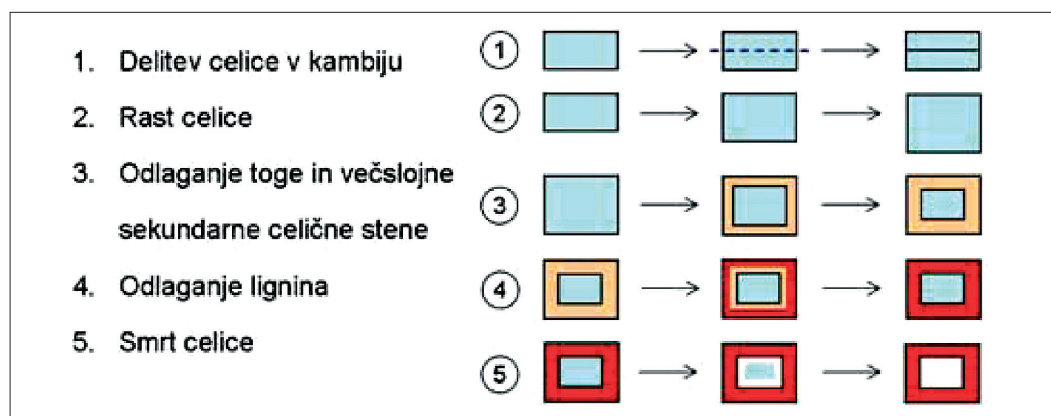
#### 4 DIFFERENTIATION

Po zadnji delitvi kambijevih celic, ki jih obdaja le tanka, raztegljiva primarna stena, se začne proces diferenciacije. Torej se začne specifičen razvoj celice, da se usposobi za opravljanje določenih nalog (PLOMION et al., 2001). Diferenciacija obsega številne medsebojno povezane biokemijske, fiziološke in morfološke procese, ki vodijo k specializaciji celice (TORELLI, 1990). Ko je

proces celične diferenciacije končan, se celica strukturno in/ali biokemijsko loči od kambijeve celice (SAVIDGE, 1996). Iz kambijeve celice nastanejo različni tipi ksilemskih in floemskih celic, katerih edinstvene lastnosti in tridimenzionalna zgradba določajo strukturo in s tem lastnosti lesa in ličja.

V procesu diferenciacije, ki zajema postkambijsko rast celic, odlaganje sekundarne celične stene ter pri lesnih traheidah še lignifikacijo in programirano celično smrt, se celice specializirajo za opravljanje svojih funkcij (slika 3). Celične delitve v kambiju in postkambijska rast določajo širino letnega ksilemskega in floemskega prirastka, sinteza sekundarne stene in lignifikacija pa kopičenje biomase v stenah celic (letni prirastek biomase).

V normalnih rastnih razmerah je ksilemski prirastek praviloma največji in ponazarja najobsežnejši del debelinske rasti dreves (slika 4). V fiziološko zelo zaostrenih razmerah pa je lahko floemski prirastek večji od ksilemskega, izjemoma ga lahko sploh ni. Širine floemskih in ksilemskih branik se spreminjajo po obodu posameznega drevesa, s tem pa se spreminja tudi razmerje med floemskim in ksilemskim prirastkom (PANSHIN/DE ZEEUW, 1980, KOZŁOWSKI/PALLARDY, 1997, PLOMION et al., 2001).



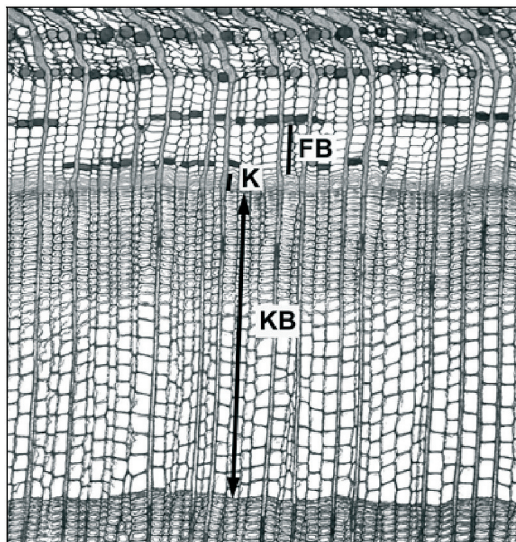
Slika 3: Shematski prikaz oblikovanja traheide iz kambijeve celice  
Figure 3: Illustration of tracheid development from a cambial cell

## 5 DEJAVNIKI, KI VPLIVAJO NA NASTANEK LESA (KSILOGENEZA) IN LIČJA (FLOEMOGENEZA)

### 5 FACTORS AFFECTING WOOD (XYLOGENESIS) AND LIVING BARK (PHLOEMOGENESIS) FORMATION

Proces nastanka lesa in ličja ni določen vnaprej, temveč je plastičen produkt interakcij med genotipom in okoljem (SAVIDGE, 2000). Okolje določa fizikalne pogoje in energijo za vse procese. Zunanje dejavnike okolja, ki vplivajo na ksilo- in floemogenezo in s tem na strukturo lesa in ličja, lahko delimo na dejavnike, ki določajo osnovne razmere za ksilogenezo (temperatura, voda, hranilne snovi oz. rodovitnost tal, gravitacija, fotoperioda itn.), in priložnostne dejavnike (veter, požari, zmrzali, poplave, defoliacija, gozdno gospodarjenje, zračna polucija itn.) (WODZICKI, 2001).

Vpliv določenih podnebnih dejavnikov na mehanizem nastanka ksilemske in floemske branike je mogoče proučevati na drevesih, ki rastejo v naravnem okolju ali pa v poskusnih nadzorovanih razmerah (npr. ANTONOVA/STASOVA, 1993, ORIBE/KUBO, 1997, GRIČAR et al., 2006, ROSSI et al., 2006, 2008). Povezave med dejavniki okolja ter procesi ksilo- in floemogeneze so pri



Slika 4: Popolnoma oblikovana lesna (KB) in floemska (FB) branika. K – kambij

Figure 4: Completely formed xylem (KB) and phloem (FB) growth ring. K – cambium

odraslih drevesih največkrat posredno pojasnjene z vplivi priložnostnih dejavnikov oziroma s sezonskimi podnebnimi spremembami. V normalnih razmerah namreč dejavniki okolja vzajemno delujejo na razvojne procese v drevesu, kar otežuje študije o vplivu posameznih dejavnikov. Vpliv določenih podnebnih dejavnikov na debelinsko rast dreves je najizrazitejši na manj ugodnih rastiščih, kjer omejujoči dejavnik izrazito vpliva na časovno dinamiko procesov nastanka lesa in ličja (KIRDYANOV et al., 2003). Obenem se je treba zavedati, da se med rastno sezono spreminja vpliv posameznih dejavnikov na te procese.

## 6 SEZONSKA DINAMIKA NASTANKA LESA

### 6 SEASONAL DYNAMICS OF WOOD FORMATION

Raziskave sezonske dinamike nastanka lesa pri različnih drevesnih vrstah so trenutno v polnem razmahu v številnih evropskih laboratorijih, na primer na Finskem (MÄKINEN et al., 2003, SCHMITT et al., 2004, SEO et al., 2008), v Italiji (ROSSI et al., 2006, 2007, 2008), Sloveniji (GRIČAR, 2007, ČUFAR et al., 2008, LEVANIČ et al., 2008), Švici (EILMANN et al., 2006), Nemčiji (SCHMITT et al., 2000), Španiji (CAMARERO et al., 1998), Franciji (BRÉDA/GRANIER, 1996) in na Nizozemskem (VAN DER WERF et al., 2007).

Veliko raziskovalcev intenzivno sodeluje, izmenjuje ideje, znanje in izkušnje ter združuje podatke v veliko bazo, s čimer skušajo izboljšati spoznanja o debelinski rasti dreves ter njihovo povezavo s podnebjem. Medletne raziskave nastanka lesa ponujajo informacije o časovni dinamiki posameznih razvojnih procesov, ki določajo strukturo in lastnosti ter s tem končno rabo lesa. Obsežne, skupne baze zajemajo podatke o dinamiki nastanka lesa pri različnih drevesnih vrstah v različnih letih in na različnih rastiščih, kar omogoča podrobne študije o odzivu dreves na različne rastne razmere na globalni ravni. Na tak način bo v prihodnje mogoče izdelati modele dinamike nastanka lesa, s katerimi bomo lahko ocenili gozdno proizvodnjo in lastnosti lesa v različnih podnebnih razmerah.

Širina lesne branike je odvisna od dinamike in trajanja celičnih delitev v kambiju. Iste drevesne vrste, ki rastejo na različnih rastiščih, se prilagodijo razmeram okolja glede začetka, konca in dinamike kambijeve aktivnosti, kar kaže na njihovo veliko fleksibilnost in plastičnost (GREGORY/WILSON, 1968, ALPERT/SIMMS, 2002, ROSSI et al., 2006). Obsežne raziskave sezonske dinamike kambijeve aktivnosti pri številnih iglavcih, ki rastejo v hladnih predelih zmernega pasu, so pokazale, da je obdobje največje celične proizvodnje okoli poletnega solsticija (21. junij) (HORACEK et al., 1999, ROSSI et al., 2006, GRIČAR 2007), ko je dan najdaljši. Pred tem so domnevali, da so celične delitve najintenzivnejše v obdobju najvišjih temperatur, t. j. nekje v sredini julija (MÄKINEN et al., 2003). ROSSI et al., (2006), in predpostavili, da se drevesa uravnavajo po stanovitnejšem signalu fotoperiode in ne po temperaturah. Poleg tega bi časovno usklajevanje največje stopnje debelinske rasti s temperaturno kulminacijo, ki nastane mesec pozneje, za rastline pomenile preveliko tveganje, saj diferenciacija zadnjih nastalih traheid v širokih ksilemskih branikah poteka do pozne jeseni (GRIČAR et al., 2005).

## 7 SEZONSKA DINAMIKA NASTANKA FLOEMA

### 7 SEASONAL DYNAMICS OF PHLOEM FORMATION

V primerjavi z dinamiko nastanka lesa so raziskave sezonske dinamike nastanka floemskih branik redkejša (npr. ALFIERI/EVERT, 1968, GOLINOWSKI, 1971, LARSON, 1994, ANTONOVA/STASOVA, 2006, GRIČAR/ČUFAR, 2008), kar lahko delno pojasnimo z manjšim zanimanjem za komercialno rabo skorje v primerjavi z lesom. Poleg tega je floemski prirastek izpostavljen razmeroma hitrim sekundarnim spremembam tkiva, kot so kolaps, sklerifikacija in inflacija aksialnega parenhima. Zato je mogoče razločno prepoznati le strukturo ene ali dveh najmlajših floemskih branik. Starejše neprevodno floemsko tkivo se sčasoma zgnete v radialni smeri, deformira in pozneje največkrat tudi odpade ter tako ni primerno za dendrokronološke in dendrokološke študije (ALFIERI/EVERT, 1968, GOLINOWSKI, 1971, PANSHIN/DE ZEEUW, 1980).

Pri raziskavah debelinske rasti dreves je zelo pomembna sezonska dinamika nastanka floema, saj je kambij dvostranski meristem (t. j. proizvodnje celice na lesno in floemsko stran), zato študije kambijeve aktivnosti in nastanka lesa razkrivajo le del informacij o kambijevi celični produktivnosti med rastno sezono. V primeru ozkih ksilemskih branik, ko je razmerje med ksilemom in floemom lahko tudi v prid floema, se tako zanemari pomemben delež debelinskega prirastka. V nasprotju s ksilemskimi branikami je širina floemskih branik v tesni povezavi z njihovo anatomsko zgradbo (HOLDEHIDE, 1951, GOLINOWSKI, 1971, GRIČAR et al., 2009). Poleg tega se procesi nastanka lesa in ličja v časovnem in prostorskem pomenu razlikujejo, notranji in zunanji dejavniki pa različno vplivajo na mehanizme njunega nastanka, tako da so celostne študije nujne za spoznanja o vplivih določenih podnebnih dejavnikov na debelinsko rast dreves.

## 8 ZAKLJUČKI 8 CONCLUSIONS

Kljub številnim raziskavam pa mehanizem nastanka lesa ali floema še vedno ni pojasnjen v celoti. Razlogi za to so številni: prevodni sistem dreves je zelo kompleksen, sestavljen iz različnih tipov celic, ki so različno orientirane v drevesu, procesi ksilo- in floemogeneze so periodični in odvisni od številnih zunanjih in notranjih dejavnikov, katerih vpliv se med rastno sezono spreminja. Velika variabilnost lesne in floemske strukture znotraj posameznega drevesa, med drevesi na isti ali različnih ploskvah pa še zapletajo tovrstne raziskave.

Raziskave o medletni dinamiki nastanka lesa so zelo pomembne za modeliranje v dendroklimatoloških in dendroekoloških študijah, saj pomagajo razumeti in pojasniti podnebne signale, ki so zabeleženi v širini in anatomski zgradbi branik. Poleg tega je poznavanje nastanka lesa in ličja ključno za oceno prilagodljivosti in fleksibilnosti različnih drevesnih vrst v spremenjenih podnebnih razmerah, kar bo vplivalo na zgradbo in biodiverziteteto gozdov v prihodnosti.

## 9 ZAHVALA

## 9 ACKNOWLEDGEMENT

Prispevek je bil pripravljen v v okviru raziskovalnega programa Gozdna biologija, ekologija in tehnologija P4-0107.

## 10 VIRI

## 10 REFERENCES

- ALFIERI, F. J./ EVERT, R. F., 1968. Seasonal development of the secondary phloem in *Pinus*. American Journal of Botany, 55: 518–528.
- ALPERT, P./ SIMMS, E. L., 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? Evolutionary Ecology, 16: 285–297.
- 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., 2006. Seasonal development of phloem in Scots Pine Stems. Russian Journal of Developmental Biology, 37: 306–320.
- BRÉDA, N./ GRANIER, A., 1996. Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of sessile oak stand (*Quercus petraea*). Annales des Sciences Forestieres, 53: 521–536.
- CAMARERO, J. J./ GUERRERO-CAMPO, J./ GUTIÉRREZ, E., 1998. Tree-ring growth and structure of *Pinus uncinata* and *Pinus sylvestris* in the Central Spanish Pyrenees. Arctic and Alpine Research, 30: 1–10.
- ČUFAR, K./ PRISLAN, P./ DE LUÍS, M./ GRIČAR, J., 2008. Tree-ring variation, wood formation and phenology of beech (*Fagus sylvatica*) from a representative site in Slovenia, SE Central Europe. Trees, DOI 10.1007/s00468-008-0235-6.
- DE LUÍS, M./ GRIČAR, J./ ČUFAR, K./ RAVENTÓS, J., 2007. Seasonal dynamics of wood formation in *Pinus halepensis* from dry and semi-arid ecosystems in Spain. IAWA Journal, 28: 389–404.
- DENGLER, N. G., 2001. Regulation of vascular development. Journal of Plant Growth Regulation, 20: 1–13.
- EILMANN, B./ WEBER, P./ RIGLING, A./ ECKSTEIN, D., 2006. Growth reactions of *Pinus sylvestris* L. and *Quercus pubescens* Willd. to drought years at a xeric site in Valais, Switzerland. Dendrochronologia, 23: 121–132.
- GOLINOWSKI, W. O., 1971. The anatomical structure of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. 1. Development of bark tissues. Acta Societatis, Botanicorum Poloniae, 40: 149–181.
- GREGORY, R. A./ WILSON, B. F., 1968. A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England. Canadian Journal of Botany, 46: 733–734.
- GRIČAR, J./ ČUFAR, K./ OVEN, P./ SCHMITT, U., 2005a. Differentiation of terminal latewood tracheids in silver fir during autumn. Annals of Botany, 95: 959–965.
- GRIČAR, J./ ZUPANČIČ, M./ ČUFAR, K./ KOCH, G./ SCHMITT, U./ OVEN, P., 2006. Effect of local heating and cooling on cambial activity and cell differentiation in stem of Norway spruce. Annals of Botany, 97: 943–951.
- GRIČAR, J., 2007. Xylo- and phloemogenesis in silver fir (*Abies alba* Mill.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Studia forestalia Slovenica, Professional and Scientific Works, Ljubljana: 106 s.
- GRIČAR, J. / ČUFAR, K., 2008. Seasonal dynamics of phloem and xylem formation in silver fir and Norway spruce as affected by drought. Russian Journal of Plant Physiology, 55: 538–543.
- GRIČAR, J. / KRŽE, L. / ČUFAR, K., 2009. Number of cells in xylem, phloem and dormant cambium in silver fir (*Abies alba* Mill.) trees of different vitality. IAWA Journal, in print.
- HORACEK, P./ SLEZINGEROVA, J./ GANDELOVA, S., 1999. Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). V: WIMMER R., VETTER R. E. (ed.). Tree – Ring Analysis. Biological, Methodological and Environmental Aspects. CABI Publishing: 33–54.
- HOLDHEIDE, W., 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden (mit mikrophotographischem Atlas). V: Handbuch der Mikroskopie in der Technik. FREUND, H. (ed.). Frankfurt am Main, Umschau Verlag: 193–365.
- KIRDYANOV, A./ HUGHES, M./ VAGANOV, E./ SCHWEINGRUBER, F./ SILKIN, P., 2003. The importance of early summer temperature and date of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic. Trees, 17: 61–69.
- KOZLOWSKY, T. T./ PALLARDY, S. G., 1997. Growth control in woody plants. Academic Press, Inc.: 641 s.
- LACHAUD, S./ CATESSON, A. M./ BONNEMAIN, J. L., 1999. Structure and functions of the vascular cambium. Life Sciences, 322: 633–650.
- LARCHER, W., 2003. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Fourth edition. Springer – Verlag Berlin, Heidelberg: 513 s.
- LARSON, P. R., 1994. The vascular cambium. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 725 s.

- LEVANIČ, T./ GRIČAR, J./ GAGEN, M./ JALKANEN, R./ LOADER, N. J./ MCCARROLL, D./ OVEN, P./ ROBERTSON, I., 2008. The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees*, DOI 10.1007/s00468-008-0265-0.
- 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.
- ORIBE, Y./ KUBO, T., 1997. Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers. *Tree Physiology*, 17: 81–87.
- PANSHIN, A. J./ DE ZEEUW, C., 1980. Textbook of wood technology. Fourth edition. New York, McGraw-Hill: 722 s.
- PLOMION, C./ LEPROVOST, G./ STOKES, A., 2001. Wood formation in trees. *Plant Physiology*, 127: 1513–1523.
- ROSSI, S./ DESLAURIERS, A./ ANFODILLO, T./ MORIN, H./ SARACINO, A./ MOTTA, R./ BORGHETTI, M., 2006. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist*, 170: 301–310.
- ROSSI, S./ DESLAURIERS, A./ ANFODILLO, T./ CARRARO, V., 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 152: 1–12.
- ROSSI, S./ DESLAURIERS, A./ GRIČAR, J., SEO, J. - W./ RATHGEBER, C. B. K./ MORIN, H./ LEVANIC, T. / OVEN, P./ JALKANEN, R., 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, DOI: 10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x
- SAVIDGE, R. A., 1996. Xylogenesis, genetic and environmental regulation – a review. *IAWA Journal*, 17: 269–310.
- SAVIDGE, R. A., 2000. Biochemistry of seasonal cambial growth and wood formation – an overview of the challenges. V: *Cell and Molecular Biology of Wood Formation*. SAVIDGE R.A., BARNETT J.R., NAPIER R. (eds.). BIOS Scientific Publishers Limited, Oxford, UK: 1–30.
- SCHMITT, U./ MÖLLER, R./ ECKSTEIN, D., 2000. Seasonal wood formation dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) as determined by the “pinning” technique. *Journal of Applied Botany*, 74: 10–16.
- 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.
- SEO, J. - W./ ECKSTEIN, D./ JALKANEN, R./ RICKEBUSCH, S./ SCHMITT, U., 2008. Estimating the onset of cambial activity in Scots pine in northern Finland by means of the heat-sum approach. *Tree Physiology*, 28: 105–112.
- TORELLI, N., 1990. Les in skorja. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 70 s.
- WERF VAN DEN, G. W./ SASS-KLASSEN, U./ MOHREN, G. M. J. 2007. The impact of the 2003 summer drought on the intra-annual growth pattern of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) on a dry site in the Netherlands. *Dendrochronologia*, 25: 103–112.
- WODZICKI, T. J., 2001. Natural factors affecting wood structure. *Wood Science and Technology*, 35: 5–26.