

УДК 581.526.426.2

КАМБИАЛЬНАЯ ЗОНА – ОСНОВНАЯ МИШЕНЬ ВЛИЯНИЯ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ХВОЙНЫХ*

© *Е.А. Бабушкина, канд. биол. наук, доц.*

Л.В. Белокопытова, ст. науч. сотр.

Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, 79, г. Красноярск, Россия, 660041; e-mail: babushkina70@mail.ru

Проведено исследование влияния внешних и внутренних факторов на процессы формирования годичных колец для трех видов хвойных (*Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*), произрастающих на двух участках с различной степенью почвенного увлажнения в лесостепной зоне Южной Сибири. Получены и рассмотрены индексированные хронологии ширины годичных колец и нормированные хронологии анатомических характеристик клеток древесины (количество клеток в годичном кольце, их радиальные размеры, толщина стенок). Данные характеристики являются результатами трех этапов дифференцировки клеток. Нормировка клеточных хронологий к 15 клеткам была проведена для возможности сравнения годичных колец с разным количеством клеток. Были выявлены и математически описаны взаимосвязи между исследованными характеристиками древесины. Ширина годичных колец зависит от продукции клеток (т. е. от их количества) и фактически является результирующей характеристикой этого этапа дифференцировки клеток, судя по очень высокому уровню достоверности линейной аппроксимирующей функции. Радиальный размер клеток также существенно зависит от их продукции, эта зависимость нелинейная и аппроксимируется экспоненциальной функцией. Связь между размером клетки и толщиной ее стенки более сложная, для ее аппроксимации были использованы полиномиальные функции. На основе этих соотношений предложена методика индексирования хронологий анатомических характеристик клеток. Были проанализированы статистические характеристики измеренных и индексированных хронологий (коэффициенты чувствительности, межсериальные коэффициенты корреляции, стандартные отклонения). Также проведен корреляционный анализ взаимосвязей разных характеристик между собой и одинаковых характеристик клеток, расположенных в разных частях годичного кольца. Результаты показали, что общий внешний сигнал наиболее сконцентрирован в камбиальной зоне, в процессе формирования клеток непосредственное влияние внешних факторов на их характеристики ослабевает. Для дендроклиматологии результаты данной работы дают методические приемы выделения влияния текущих климатических условий на анатомические характеристики клеток, что может быть использовано для реконструкции оказывающих значимое влияние на формирование древесины климатических факторов.

Ключевые слова: лиственница, сосна, ель, ксилема, ширина годичных колец, процессы дифференцировки клеток, радиальный размер клеток, толщина клеточной стенки.

* Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ 15-04-01628А и научной школы НШ-3297.2014.4.

Введение

Радиальный прирост хвойных происходит путем формирования годичного кольца из клеток ксилемы, порожденных камбием. В этом процессе каждая клетка проходит три последовательных этапа, разделенных в пространстве: 1) продукции, т. е. деления клеток в камбиальной зоне; 2) радиального роста растяжением; 3) утолщения клеточной стенки и лигнификации [2, 11]. Формирующееся годичное кольцо состоит из зон, соответствующих этим этапам. Их сроки для каждой клетки сдвинуты по отношению к предыдущей [10, 12, 15], поэтому в окончательных анатомических характеристиках клеток (их количестве, радиальном размере и толщине стенки соответственно) последовательно записывается информация об условиях внешней среды, оказывающих влияние на формирование ксилемы [2, 5, 11].

Исследования ксилогенеза и механизмов влияния на него внешних и внутренних факторов в течение сезона важны для моделирования роста дерева, реконструкции климата и других задач физиологии и экологии древесных растений, но пока еще далеки от завершения [13]. Важно понять, какое влияние факторы внешней среды оказывают на разных этапах дифференцировки, а также имеются ли между этапами внутренние зависимости. В пользу первоначального предположения о независимости этапов дифференцировки клеток друг от друга и равной степени влияния на них текущих факторов окружающей среды [8] свидетельствуют генетически и биохимически обусловленные общие черты строения клеток [14]. Позднее была выдвинута гипотеза, что основной мишенью влияния внешних факторов является продукция клеток в камбиальной зоне, затем это влияние передается на последующие этапы [15], а воздействие текущих внешних условий на этих этапах выражено в меньшей степени [2, 14]. Эта гипотеза подтверждается, например, прямыми экспериментами по нагреванию стволов ели обыкновенной: в первой части сезона роста повышение температуры увеличивало скорость деления клеток, но в конце вегетационного периода не влияло на процессы роста ксилемы [6].

Для прояснения этого вопроса была поставлена задача – оценить степень влияния внутренних и внешних факторов на процессы дифференцировки трахеид на примере природно-климатических условий, характеризующихся комплексным влиянием экологических факторов в течение всего вегетационного сезона.

Материалы и методы

В работе использованы керны, собранные на двух участках с контрастными локальными условиями (в основном по увлажнению почвы) в лесостепи южной Сибири (54°20' с.ш. 89°44' в.д.): 1) на склоне холма южной ориентации – лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) LS1 и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) PS1; 2) в пойме ручья у подножия этого же холма – лиственница LS2 и ель обыкновенная (*Picea obovata* Ledeb.) PO2.

Сбор, транспортировку, обработку кернов, измерение и индексирование ширины годичных колец (tree ring width – TRW) проводили по стандартным методикам дендрохронологии [4] с помощью установки LINTAB-3 и программного пакета DPL. Для исследования клеточной структуры годичных колец керны (по 5 образцов на выборку) размягчали кипячением в воде и на санном микротоме получали тонкие срезы (20 мкм). На микрофотографиях срезов измеряли следующие характеристики структуры колец за 1969–2008 гг.: количество клеток (N), их радиальные размеры (D), толщина клеточной стенки (cell wall thickness – CWT) [8] для 5 рядов с усреднением. Для возможности сравнения структуры колец с разным N исходные ряды измерений нормировали к 15 клеткам [3].

Что касается внутрисезонной изменчивости размера клеток, установлено, что в ранней древесине значения D максимальны, затем постепенно уменьшаются. Изменчивость CWT имеет более сложный характер: в ранней древесине наблюдаются наименьшие значения, затем толщина стенки увеличивается, достигает максимума и вновь уменьшается в последних клетках. Структура древесины лиственницы отличается большей амплитудой изменчивости этих характеристик и (в данных условиях) большей долей поздней древесины.

Для оценки вклада внешних условий в изменчивость характеристик годичных колец применяли индексирование исходных измерений относительно временных трендов по следующей формуле

$$G_i = G_{\text{эксп}}/G_{\text{т}}, \quad (1)$$

где G_i – индекс;

$G_{\text{эксп}}$ – измеренное значение;

$G_{\text{т}}$ – теоретическое значение [4].

Индексированные значения безразмерны, а их статистические характеристики сопоставимы между собой. Влияние внешних факторов оценивали, анализируя статистические характеристики индексированных и исходных локальных (усредненных) хронологий (коэффициент чувствительности – отзывчивость на погодичные, в основном климатические изменения; стандартное отклонение – диапазон изменчивости; межсерийный коэффициент корреляции – согласованность в изменчивости между деревьями) [4], а также корреляционные связи между характеристиками до и после индексирования.

Результаты и обсуждение

Влияние внутренних факторов на процесс дифференцировки наиболее явно выражается через взаимосвязи (функциональные зависимости) между характеристиками древесины, фиксирующими результаты отдельных этапов этого процесса. Зависимость между продукцией клеток за сезон N и шириной годичного кольца TRW практически линейная (рис. 1, а), несмотря на вариацию количества клеток на 2-3 клетки в отдельных радиальных рядах, что характерно не только для данного материала, но подтверждается и другими работами [15].

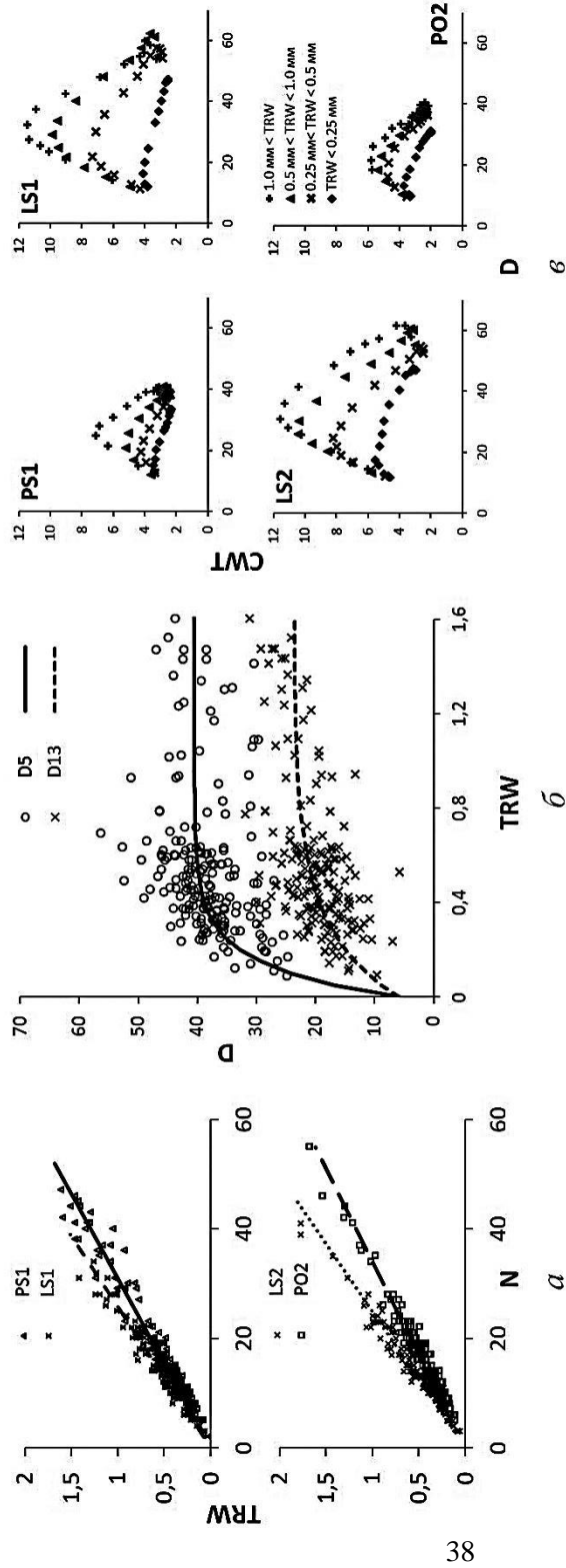


Рис. 1. Зависимость между характеристиками древесины: *a* – ширина годичных колец от количества клеток; *b* – радиальный размер от ширины годичных колец (на примере 5 и 13 клеток нормированной трахеидограммы сосны); *в* – толщина клеточной стенки от радиального размера и ширины годичных колец (обозначения видов и участков приведены в тексте; ширина годичных колец в миллиметрах; анатомические характеристики клеток в микрометрах)

Углы наклона линейной функции (т. е. средний размер трахеид за весь рассматриваемый период) составили 0,039...0,040 для лиственницы и 0,029...0,032 для вечнозеленых видов с уровнем достоверности $R^2 = 0,95...0,96$, различия в размерах трахеид могут быть обусловлены видовыми особенностями [1]. Вследствие линейной связи с числом клеток TRW также может рассматриваться как результирующая характеристика первого этапа дифференцировки – продукции клеток [3]. Также этот факт является свидетельством функционального ограничения изменчивости размеров клеток, обеспечивающего стабильность структуры древесины в течение жизни дерева [10].

Радиальный размер клеток D существенно зависит от ширины годичных колец TRW (рис. 1, б), эта зависимость нелинейная и может быть аппроксимирована экспоненциальной функцией, ранее использованной другими авторами для максимальной плотности древесины и ширины поздней древесины [7, 9]:

$$D(\text{TRW}) = D_0 + (D_{\max} - D_0) (1 - e^{-a\text{TRW}}), \quad (2)$$

где D_0 – минимальное значение радиального размера (соответствует размерам камбиальных клеток – 7...8 мкм);

D_{\max} – максимальное значение радиального размера в широких кольцах;

a – коэффициент при экспоненте, показывающий, насколько быстро D стабилизируется при увеличении TRW.

Адекватность выбора функции и подобранных коэффициентов подтверждается низкими среднеквадратическими отклонениями измеренных данных от теоретических кривых (не более 1,02 мкм). Однако невысокая степень достоверности аппроксимации ($R^2 \leq 0,4$) указывает на то, что, кроме продукции клеток, на рост клеток растяжением значимо влияют и текущие изменения окружающей среды. Функции (2), рассчитанные для каждой клетки нормированной трахеидограммы для всего периода по 5 индивидуальным хронологиям, были использованы при индексировании D по формуле (1) как теоретические значения.

Толщина клеточной стенки CWT, как результат последнего этапа дифференцировки, зависит не только напрямую от TRW, но и от D (рис. 1, в). Эта зависимость в пределах годичного кольца хорошо аппроксимируется полиномиальной функцией третьего порядка. Согласно графическим и числовым данным, при уменьшении TRW кривая сглаживается, максимальные абсолютные значения CWT уменьшаются. Таким образом, для удаления влияния предыдущих этапов дифференцировки при индексировании хронологий CWT по формуле (1) в качестве теоретических значений использовали аппроксимирующие полиномы, построенные индивидуально для каждого дерева и годичного кольца.

Анализ корреляционных связей между клеточными хронологиями и шириной годичного кольца (см. таблицу) подтвердил, что при принятой методике индексации влияние предшествующих этапов дифференцировки подавляется.

**Коэффициенты корреляции между локальными хронологиями
различных характеристик годичного кольца до и после индексирования**

Хронологии	Вид и участок			
	PS1	LS1	LS2	PO2
$D \times TRW$	0,45...0,67	0,18... 0,78	0,08... 0,82	0,18... 0,76
$D_i \times TRW$	-0,22... 0,37	-0,39 ...0,25	-0,32...0,30	-0,35 ...0,24
$CWT \times TRW$	0,28... 0,78	0,57 ... 0,86	0,01... 0,76	0,38 ... 0,73
$CWT_i \times TRW$	-0,26...0,24	-0,09...0,25	-0,15...0,14	-0,21...0,24
$CWT \times D$	-0,24... 0,63	-0,02... 0,83	-0,12... 0,92	0,56 ... 0,88
$CWT_i \times D$	-0,09...0,29	-0,11...0,30	-0,05...0,22	0,01...0,32

Примечание. Нижним индексом i отмечены индексированные хронологии, полужирным шрифтом – значения коэффициентов корреляции, значимые при $p < 0,05$.

Следовательно, полученные индексированные хронологии могут рассматриваться как независимые от предшествующих этапов, а значит их статистические характеристики отражают влияние внешних факторов непосредственно на текущий процесс – растяжения клеток для D и нарастания вторичной клеточной стенки для CWT . Значимые и тесные корреляционные коэффициенты между результатами клеточной продукции и последующих этапов дифференцировки клеток (по измеренным хронологиям) указывают на наличие здесь причинно-следственных взаимосвязей. После выхода клетки из камбиальной зоны, вероятно, запускается необратимый и отчасти генетически детерминированный процесс.

Затем для индексированных кривых оценивали статистические характеристики (рис. 2).

Межсерийные коэффициенты корреляции наиболее высоки для ширины годичных колец, т. е. для продукции клеток. Для индексированных хронологий радиального размера и толщины клеточной стенки межсерийная корреляция также достаточно высока и указывает на присутствие общего отклика на текущие внешние условия, однако она снижена по сравнению с измеренными хронологиями. Коэффициенты чувствительности хронологий клеточных характеристик изначально намного ниже, чем ширины годичных колец, что объясняется функциональным ограничением изменчивости клеточной структуры [10]. После индексирования чувствительность радиального размера снижается незначительно в отличие от толщины клеточной стенки, особенно, в поздней древесине. Вклад влияния климатических факторов в изменчивость характеристик годичного кольца также можно оценить через стандартное отклонение индексированных хронологий, которая также наиболее значительна для продукции и сильно понижается для последующих этапов дифференцировки и их результатов. Уменьшение значений стандартных отклонений более ярко выражено у вечнозеленых (сосна и ель): по сравнению с шириной годичного кольца стандартное отклонение радиальных размеров клеток меньше в 3–5 раз, а толщины клеточных стенок – в 4–6 раз. Для лиственницы различия между характеристиками несколько ниже (соответственно в 2–4 и 3–5 раз), что связано с большей изменчивостью ее клеточных характеристик, как в течение сезона, так и погодичной [1].

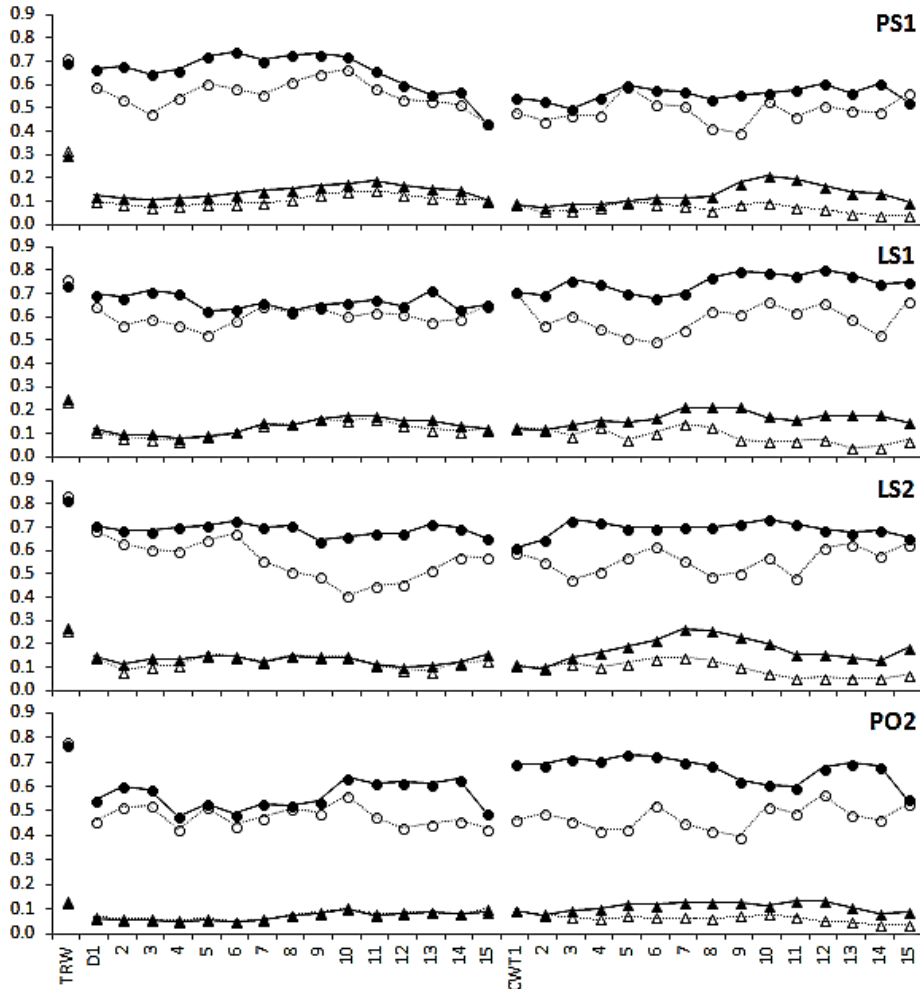


Рис. 2. Средние межсерийные коэффициенты корреляции (● ○) и коэффициенты чувствительности (▲ Δ), рассчитанные для измеренных (● ▲) и индексированных (○ Δ) хронологий TRW и нормированных клеточных характеристик ($D1...15$, $CWT1...15$)

Все рассмотренные статистические характеристики древесно-кольцевых хронологий показывают, что после удаления взаимосвязей между тремя характеристиками наблюдается последовательное ослабление внешнего сигнала на текущие условия по мере прохождения клетками этапов дифференцировки: продукции (деления в камбиальной зоне), растяжения и формирования клеточной стенки.

Поскольку процессы растяжения клеток и утолщения клеточной стенки растянуты во времени и в этих зонах могут находиться несколько клеток одновременно, представляло интерес оценить корреляции между индексирован-

ными значениями одной характеристики для разных клеток трахеидограммы. Данные свидетельствуют, что радиальные размеры значимо коррелируют при $p < 0,05$ в пределах 2–5 клеток (для соседних клеток $R = 0,60 \dots 0,93$). По толщине стенки корреляции значимы не во всех случаях даже для соседних клеток ($R = 0,05 \dots 0,70$). Это тоже является свидетельством того, что более поздний этап формирования клетки находится под более сильным влиянием внутренних факторов.

Таким образом, полученные нами результаты свидетельствуют о том, что камбиальная зона, т. е. продукция клеток, является основной мишенью воздействия внешних факторов, которое затем трансформируется на дальнейшие процессы дифференцировки клеток ксилемы [15]. По мере дифференцировки клеток биосинтетические процессы и их результаты все более и более находят под контролем внутренних факторов.

Практическое значение представленной работы связано с применением нового метода индексирования клеточных характеристик в целях подавления сигнала, обусловленного иерархией контроля дифференцировки клеток ксилемы, т. е. влиянием процессов в камбии на последующие этапы созревания клеток ксилемы, выделение сигнала, связанного с влиянием текущих внешних условий на рост клеток растяжением и утолщение клеточной стенки. Предлагаемые способы индексирования обосновывают использование клеточных характеристик как независимых от ширины годичных колец и друг от друга переменных, несущих дополнительную информацию о климатических факторах сезона роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, 1997. 208 с.
2. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
3. Ваганов Е.А., Шашкин А.В., Свидерская И.В., Высоцкая Л.Г. Гистометрический анализ роста древесных растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 100 с.
4. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазена В.С., Наурзбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учебно-метод. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
5. Eilmann B., Zweifel R., Buchmann N., Graf Pannatier E., Rigling A. Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine // *Journal of Experimental Botany*. 2011. N 62. P. 2763–2771.
6. Gricar J., Zupancic M., Cufar K., Oven P. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce // *Wood Science and Technology*. 2007. N 41. P. 463–475.
7. Kirilyanov A.V., Vaganov E.A., Hughes M.K. Separating the climatic signal from tree-ring width and maximum latewood density records // *Trees*. 2007. N 21. P. 37–44.

8. Larson P.R. The vascular cambium. Development and structure. Berlin: Springer-Verlag, 1994. 725 p.

9. Meko D.M., Baisan C.H. Pilot study of latewood-width of conifers as an indicator of variability of summer rainfall in the North American monsoon region // International Journal of Climatology. 2001. N 21. P. 697–708.

10. Olano J.M., Eugenio M., García-Cervigón A.I., Folch M., Rozas V. Quantitative tracheid anatomy of *Juniperus thurifera* reveals a complex environmental control of wood structure under continental Mediterranean climate // International Journal of Plant Sciences. 2012. 173. P. 137–149.

11. Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the Alpine timberline//IAWA Journal. 2006. N 27. P. 383–394.

12. Rossi S., Deslauriers A., Grişar J., Seo J.-W., Rathgeber C.B., Anfodillo T., Morin H., Levanić T., Oven P., Jalkanen R. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates // Global Ecology and Biogeography. 2008. Vol. 17, iss. 6. P. 696–707.

13. Samuels A.L., Kaneda M., Rensing H. The cell biology of wood formation: from cambial divisions to mature secondary xylem // Canadian Journal of Botany. 2006. Vol. 84, N 4. P. 631–639.

14. Savidge R.A. Xylogenesis, genetic and environmental regulation // IAWA Journal. 1996. Vol. 17, N 3. P. 269–310.

15. Vaganov E.A., Anchukaitis K.J., Evans M. How well understood are the processes that create dendroclimatic records? A mechanistic model of the climatic control on conifer tree-ring growth dynamics // Dendroclimatology. Developments in Paleoenvironmental Research/Eds. M.K. Hughes, T.W. Swetnam, H.F. Diaz. 2011. Vol. 11, N 2. P. 37–75.

Поступила 10.12.14

UDC 581.526.426.2

Cambial Zone is the Main Target of External Factors Influence on the Conifers Tree-Ring Formation

E.A. Babushkina, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor

L.V. Belokopytova, Senior Research Officer

Siberian Federal University, 79, Svobodny pr., Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation; e-mail: babushkina70@mail.ru

The influence of external and internal factors on tree-ring formation processes was studied for three conifers species (*Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*) growing at two sites with different soil moisture levels in the forest-steppe zone of Southern Siberia. The indexed chronologies of tree-ring width and normalized chronologies of anatomical wood cell characteristics (number of cells in a tree-ring, radial diameter and cell wall thickness) were obtained and investigated. These anatomical characteristics reflect three stages of cell differentiation. In order to compare tree-rings with different cell numbers the procedure of normalizing cell chronologies to 15 cells per ring was performed. The interrelations between the investigated wood characteristics were revealed and mathematically described. The tree-ring width depends on cell production (i.e. on the number of cells in a ring), and is considered as a resulting characteristic of this stage of cell differentiation according to the very high significance level of the linear approximating function. The radial size of the cells sig-

nificantly depends on the cell production as well. It's a curvilinear relationship, which is approximated by an exponential function. The relationship between a size and cell wall thickness is more complicated. Polynomial functions have been used for its approximation. On the basis of these relationships the technique for indexing of the chronologies of cell characteristics was proposed. Statistical characteristics of measured and indexed chronologies (sensitivity coefficients, inter-series correlation coefficients and standard deviations) were analyzed. The correlation analysis of the relationship of different wood characteristics and the same characteristics of the cells located in different parts of a tree-ring was performed. The results show that the common external signal is mostly concentrated in the cambial zone and the direct influence of external factors on the formation of cells weakens. In terms of dendroclimatological applications the results of this paper provide methodological techniques for the extraction of the climate conditions influence on the cell anatomical characteristics. It can be used to reconstruct the climatic factors having a significant effect on wood formation.

Keywords: larch, pine, spruce, xylem, tree-ring width, cell differentiation processes, cell radial size, cell wall thickness.

REFERENCES

1. Abaimov A.P., Bondarev A.I., Zyryanova O.A., Shitova S.A. *Lesa Krasnoyarskogo Zapolyar'ya* [Arctic Forests of Krasnoyarsk]. Novosibirsk, 1997. 208 p.
2. Vaganov E.A., Shashkin A.V. *Rost i struktura godichnykh kolets khvoynykh* [Growth and Structure of Conifers Tree-Rings]. Novosibirsk, 2000. 232 p.
3. Vaganov E.A., Shashkin A.V., Sviderskaya I.V., Vysotskaya L.G. *Gistometricheskii analiz rosta drevesnykh rasteniy* [Histometric Analysis of Woody Plants Growth]. Novosibirsk, 1985. 100 p.
4. Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirdeyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepa V.S., Nurzbaev M.M., Khantemirov R.M. *Metody dendrokronologii. Chast' I. Osnovy dendrokronologii. Sbor i poluchenie drevesno-kol'tsevoy informatsii* [Methods of Dendrochronology. Part I. Basics of Dendrochronology. Data Collection and Receiving of Tree-Ring Information]. Krasnoyarsk, 2000. 80 p.
5. Eilmann B., Zweifel R., Buchmann N., Graf Pannatier E., Rigling A. Drought Alters Timing, Quantity, and Quality of Wood Formation in Scots Pine. *Journal of Experimental Botany*, 2011, no. 62, pp. 2763–2771.
6. Gricar J., Zupancic M., Cufar K., Oven P. Regular Cambial Activity and Xylem and Phloem Formation in Locally Heated and Cooled Stem Portions of Norway Spruce. *Wood Science and Technology*, 2007, no. 41, pp. 463–475.
7. Kirdeyanov A.V., Vaganov E.A., Hughes M.K. Separating the Climatic Signal From Tree-Ring Width and Maximum Latewood Density Records. *Trees*, 2007, no. 21, pp. 37–44.
8. Larson P.R. *The Vascular Cambium. Development and Structure*. Berlin, 1994. 725 p.
9. Meko D.M., Baisan C.H. Pilot Study of Latewood-Width of Conifers as an Indicator of Variability of Summer Rainfall in the North American Monsoon Region. *International Journal of Climatology*, 2001, no. 21, pp. 697–708.
10. Olano J.M., Eugenio M., García-Cervigón A.I., Folch M., Rozas V. Quantitative Tracheid Anatomy of *Juniperus thurifera* Reveals a Complex Environmental Control of Wood Structure Under Continental Mediterranean Climate. *International Journal of Plant Sciences*, 2012, no. 173, pp. 137–149.

11. Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T. Assessment of Cambial Activity and Xylogenesis by Microsampling Tree Species: an Example at the Alpine Timberline. *IAWA Journal*, 2006, no. 27, pp. 383–394.

12. Rossi S., Deslauriers A., Griçar J., Seo J.-W., Rathgeber C.B., Anfodillo T., Morin H., Levanic T., Oven P., Jalkanen R. Critical Temperatures for Xylogenesis in Conifers of Cold Climates. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, vol. 17, iss. 6, pp. 696–707.

13. Samuels A.L., Kaneda M., Rensing H. The Cell Biology of Wood Formation: From Cambial Divisions To Mature Secondary Xylem. *Canadian Journal of Botany*, 2006, vol. 84, no. 4, pp. 631–639.

14. Savidge R.A. Xylogenesis, Genetic and Environmental Regulation. *IAWA Journal*, 1996, vol. 17, no. 3, pp. 269–310.

15. Vaganov E.A., Anchukaitis K.J., Evans M. How Well Understood are the Processes That Create Dendroclimatic Records? A Mechanistic Model of the Climatic Control on Conifer Tree-Ring Growth Dynamics. *Dendroclimatology: Progress and Prospects: Developments in Paleoenvironmental Research*, 2011, vol. 11, no. 2, pp. 37–75.

Received on December 10, 2014

DOI:10.17238/issn0536-1036.2015.6.35
