

## Zbornik gozdarstva in lesarstva 86 (2008), s. 45 - 50

GDK: 811:176.1 *Quercus sessiliflora* Salisb."2007"(045)=163.6

Prispelo / Received: 19. 6. 2008

Sprejeto / Accepted: 21. 7. 2008

Izvirni znanstveni članek  
Original scientific paper

## DINAMIKA KSILOGENEZE PRI GRADNU V LETU 2007

Jožica GRIČAR<sup>1</sup>

## Izvleček

S svetlobnim mikroskopom smo raziskali sezonsko dinamiko nastanka lesa pri gradnu (*Quercus sessiliflora* Salisb.) v rastni sezoni 2007. Konec marca so se delitve v kambiju že začele in število celic je naraslo na 10-11 slojev. Maksimalno celično produkcijo smo na ksilemski strani zabeležili v drugi polovici maja, ko smo ugotovili prek 100 µm prirastka na teden. Kambijeva aktivnost se je zaključila do sredine avgusta in število celic je upadlo na 5-7 slojev. Oblikovanje sekundarne stene in lignifikacija v terminalnih celicah kasnega lesa pa sta potekala še nadaljnjih 4-5 tednov. Dinamika nastanka lesa pri gradnu se razlikuje od debelinske rasti iglavcev.

Gljučne besede: *Quercus sessiliflora*, ksilogeneza, kambijeva aktivnost, traheja, rani les, kasni les

## XYLOGENESIS DYNAMICS IN SESSILE OAK DURING 2007

## Abstract

We investigated seasonal dynamics of wood formation in sessile oak (*Quercus sessiliflora* Salisb.) during the vegetation period of 2007, using light microscope. Divisions in the cambium already started at the end of March when the number of cells increased up to 10-11 layers. Maximal cell production was recorded in the second half of May when more than 100 µm of the increment was formed per week. Cambial activity ceased by mid-August and the number of cambial cells diminished to 5-7 layers. However, secondary cell wall formation and lignification of terminal late wood cells took place for additional 4-5 weeks. The dynamics of wood formation in sessile oak differs from radial growth patterns of conifers.

Key words: *Quercus sessiliflora*, xylogenesis, cambial activity, vessel, early wood, late wood

## UVOD

## INTRODUCTION

Raziskave dinamike nastanka lesa pri različnih drevesnih vrstah so trenutno zelo intenzivne v številnih evropskih laboratorijih (npr. Italija, Švica, Finska, Nemčija, Francija, Slovenija, Španija). Študije pretežno potekajo na iglavcih zaradi njihove enostavnejše anatomske zgradbe lesa, velikega gospodarskega pomena ter velike zastopanosti v evropskih gozdovih (npr. ANTONOVA / STASOVA 1993, GINDL / GRABNER 2000, SCHMITT / JALKANEN / ECKSTEIN 2004, GRIČAR 2006, ROSSI et al. 2006a, 2007). Prve tovrstne raziskave so bile opravljene že pred desetletji (za pregled glej LARSON 1994), vendar pa je danes opaziti tendenco k večletnim študijam ksilogeneze na istih drevesnih vrstah na izbranih rastiščih. Številni laboratoriji se med seboj povezujejo in združujejo podatke v velike baze z namenom boljšega poznavanja zvez med klimatskimi parametri ter kambijevu aktivnostjo in nastankom lesa, kar je zelo uporabno tudi za dendroklimatološke in dendroekološke analize. Globalne podatkovne baze večletnih vzorčenj

omogočajo podrobno preučevanje odzivov dreves na različne rastiščne razmere pa tudi razvoj modelov nastanka lesa, s čimer bi bilo mogoče simulirati lesno produkcijo in lastnosti lesa v različnih klimatskih scenarijih. Manjši delež raziskav o ksilogenezi je bil opravljen tudi na listavcih, in sicer difuzno poroznih, kot so bukev (SCHMITT / MÖLLER / ECKSTEIN 2000, PRISLAN 2007, VAN DEN WERF / SASS-KLASSEN / MOHREN 2007, ČUFAR et al. 2008a), platani, divjem kostanju in javorju v urbanem okolju (MARIION 2007, MARION / GRIČAR / OVEN 2007) ter venčasto poroznih, kot npr. robinija (SCHMITT / MÖLLER / ECKSTEIN 2000), dob (VAN DEN WERF / SASS-KLASSEN / MOHREN 2007) in graden (AKKEMIK / ÇINAR YILMAZ / SEVGI 2006).

Cilj pričujoče študije je bil preučiti sezonsko dinamiko nastanka lesa pri gradnu na celičnem nivoju. Raziskave smo opravili na odraslih drevesih iz mestnega gozda Rožnik v Ljubljani leta 2007. Določili smo trajanje nastanka ranega in kasnega lesa ter obdobje najintenzivnejše debelinske rasti testnih dreves.

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

## MATERIAL IN METODE MATERIAL AND METHODS

Testna drevesa so bila izbrana na južnem pobočju mestnega gozda Rožnik v Ljubljani (323 m n.m.), ki spada v gozdno združbo *Blechno fagetum*. Gozd ni gospodarjen, pač pa je prepuščen naravnemu razvoju. Njegova funkcija je predvsem socialna. Opravljajo se le nujne sanitarne sečnje. Izbrali smo pet dominantnih odraslih dreves, starih okoli 150 let s premerom v prsni višini med 55-80 cm. Krošnja dreves je bila normalno razvita, debela in drevesni koren so bili brez vidnih mehanskih poškodb. Vzorčenje je potekalo v tedenskih intervalih od konca marca do konca septembra 2007. Iz živih dreves smo 1,3 m nad tlemi odvzemali intaktne vzorce tkiv (okvirne dimenzije 10 x 10 x 30 mm), ki so zajemali živi del skorje, kambij in zunanji del lesa. Odvzete vzorce smo nemudoma fiksirali v mešanici formalina, etanola in očetne kisline, po 1 tednu dehidrirali v etanolni vrsti (30 %, 50 % in 70 %) ter vklopili v parafin (ROSSI / DESLAURIERS / ANFODILLO 2006b). Za svetlobno mikroskopijo smo z rotacijskim mikrotomom Leica RM2245 pripravili preparate prečnih prerezov debeline 13  $\mu\text{m}$ , jih obarvali s safraninom in astra modro ter vklopili v Euparal. Anatomske raziskave smo opravili s svetlobnim mikroskopom Olympus BX51 (svetlo polje in polarizirana svetloba) ter s sistemom za analizo slike Nikon NIS-Elements Basis Research v.2.3. Število kambijevih celic smo prešteli v treh radialnih nizih in izračunali povprečje. Izmerili smo širino ksilemskega prirastka 2007, nastalega do trenutka odvzema vzorca v treh radialnih nizih, in izračunali povprečje. Sezonsko dinamiko nastanka ksilemske branike smo opisali s pomočjo Gompertzove funkcije (ZEIDE 1993, ROSSI / DESLAURIERS / MORIN 2003). Vse potrebne izračune in statistično obdelavo podatkov smo opravili v programih Microsoft Excel in SYSTAT v. 11, grafe smo pripravili v programu SigmaPLOT 10 in slike obdelali v programu Adobe Photoshop CS2.

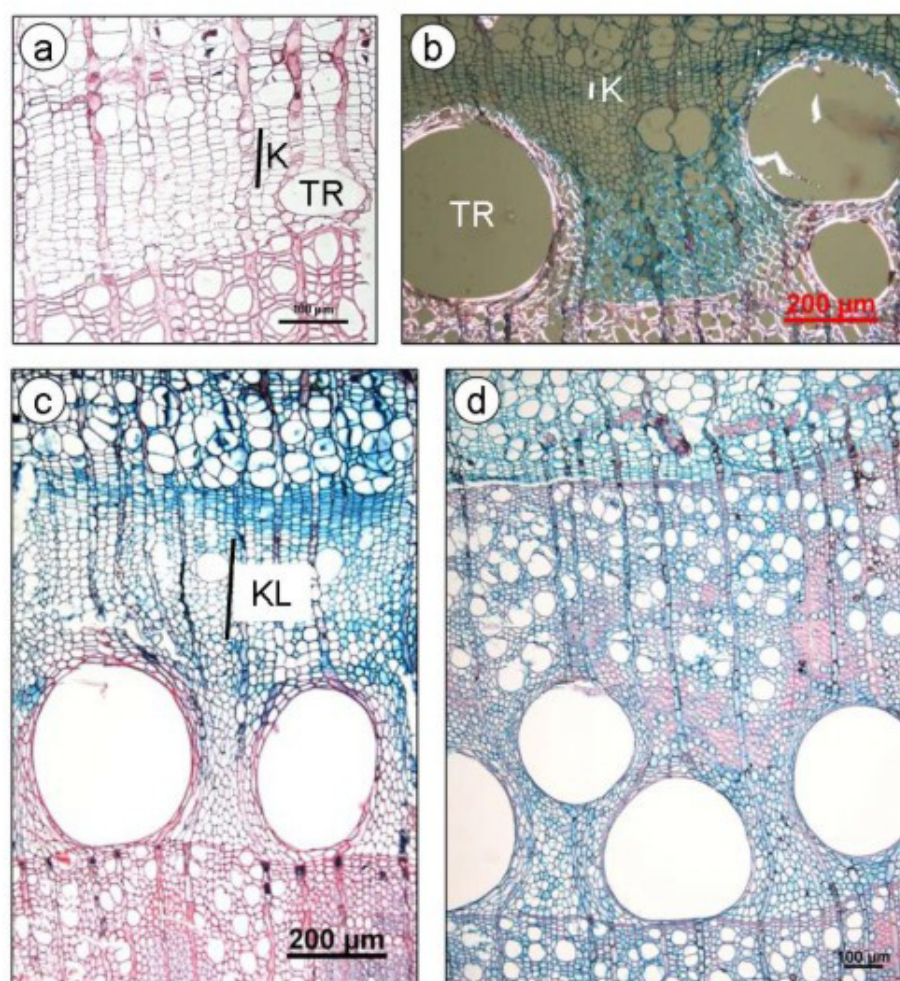
## REZULTATI RESULTS

Konec marca 2007 so se delitve kambijevih celic v prsni višini izbranih dreves že začele. Kambij je bil tedaj širok 10-11 slojev celic, ki so imele tanke celične stene (slika 1a). Obenem smo neposredno ob kambiju zasledili prve lesne celice v fazi postkambijske rasti. Inicialne površinsko rastoče traheje ranega lesa so bile na preparatih dobro vidne (slika

1a). Območje kambija in nastajajočega tkiva je bilo široko in zlahka porušljivo. Celice v fazi površinske rasti imajo le tanke, primarne celične stene, zato je tkivo med vzorčenjem pa tudi v naknadni obdelavi vzorcev zlahka porušljivo. Še posebej so občutljive celice ranega lesa zaradi velikih dimenzij. Razvoj sekundarne celične stene smo opazovali v polarizirani svetlobi, kjer se je stena zaradi bolj ali manj vzporedno usmerjenih celuloznih mikrofibril svetila. Biosinteza sekundarne celične stene in lignina se je najprej začela v vogalih prvih trahej ranega lesa in sosednjega tkiva v sredini aprila, 1-2 tedna kasneje pa tudi v preostalem tkivu (slika 1b). Ta časovni odmik v zgodnejši debelitvi in lignifikaciji trahej in sosednjega tkiva pred preostalim tkivom je bilo mogoče slediti v teku celotne rastne sezone. Prvi venec trahej ranega lesa z radialnim premerom  $>200 \mu\text{m}$  je bil oblikovan v sredini aprila. Njihov razvoj je bil zelo hiter. Prehod iz ranega v kasni les je bil pri venčasto poroznem hrastu jasen in smo ga zasledili v drugi polovici maja (slika 1c). Rani les je bil sestavljen iz 1-3 vencev trahej. Traheje kasnega lesa so imele opazno manjše dimenzije in niso bile urejene v vencih. Sezonsko dinamiko nastanka ksilemske branike pri gradnu v letu 2007 smo opisali z Gompertzovo funkcijo (slika 2). Obdobje najintenzivnejše debelinske rasti testnih hrastov smo zabeležili v drugi polovici maja, ko je v povprečju nastalo prek 100  $\mu\text{m}$  lesa na teden. V obdobju nastajanja kasnega lesa se je debelinska rast dreves upočasnila. Kambijeva delitvena aktivnost se je zaključila v sredini avgusta, ko sta nastala 2 terminalna sloja celic osnovnega tkiva. Tedaj je število celic v kambiju ponovno upadlo na 5-7 slojev in njihove celične stene so se odebelile (slika 1d). Zadnje nastale lesne celice so se popolnoma oblikovale do konca septembra. Ksilemska branika je bila v povprečju široka 2 mm in je nastala v 150 dneh. Vendar pa je prva polovica branike nastala zelo hitro; v 57 dneh. Najpomembnejše obdobje za razvoj lesne branike je bilo med aprilom in junijem 2007.

## DISKUSIJA DISCUSSION

Leta 2007 smo začeli z vzorčenjem dreves konec marca, ko so se delitve v kambiju že začele. Pri venčasto poroznih drevesnih vrstah začne les nastajati pred fotosintezno aktivnostjo, tj. pred oziroma med razvojem novih popkov (WAREING 1951). Prve traheje ranega lesa se prično diferencirati iz perifernih derivatov kambija, brez predhodnih delitev (SUZUKI / YODA / SUZUKI 1996, KITIN et al.



Slika 1: Prečni prerezi ksilema v različnih razvojnih fazah pod svetlobnim mikroskopom: a) začetek delitev v kambiju (K) in prve ksilemske celice v fazi postkambijske rasti z dobro vidno nastajajočo trahejo ranega lesa (TR); b) oblikovanje sekundarne celične stene in lignifikacija sta se najprej začela v trahejah (TR) in sosednjih celicah (polarizirana svetloba); c) nastajanje kasnega lesa (KL); d) popolnoma oblikovana ksilemska branika 2007.

Fig. 1: *Cross-sections of xylem in various stages of development under light microscope: a) onset of cell division in the cambium (K) and first xylem cells in phase of postcambial growth with distinctive early wood vessel (TR); b) secondary cell wall formation and lignification started first in vessels (TR) and neighbouring cells (polarized light); c) late wood formation (KL); d) fully formed xylem growth ring of 2007.*

1999, FRANKENSTEIN / ECKSTEIN / SCHMITT 2005). Avksinski prekurzorji in rezervne snovi, ki so potrebne za reaktivacijo kambija, se v skladiščnih celicah nakopičijo v teku predhodne rastne sezone (ALONI 2001). Razvoj inicialnih trahej ranega lesa se prične 2-6 tednov pred razvojem novih listov (SUZUKI / YODA / SUZUKI 1996). ATKINSON in DENNE (1988) sta zasledila, da so prve zrele traheje nastale v zgornjem delu debla nekoliko pred razvojem listov, v spodnjem delu debla pa nekoliko kasneje. BRÉDA in GRANIER (1996) ter BARBAROUX in BRÉDA (2002) sta na podlagi meritev z ročnimi dendrometri zabeležila, da se radialna rast pri gradnu začne 10 dni pred razvojem novih popkov in 25

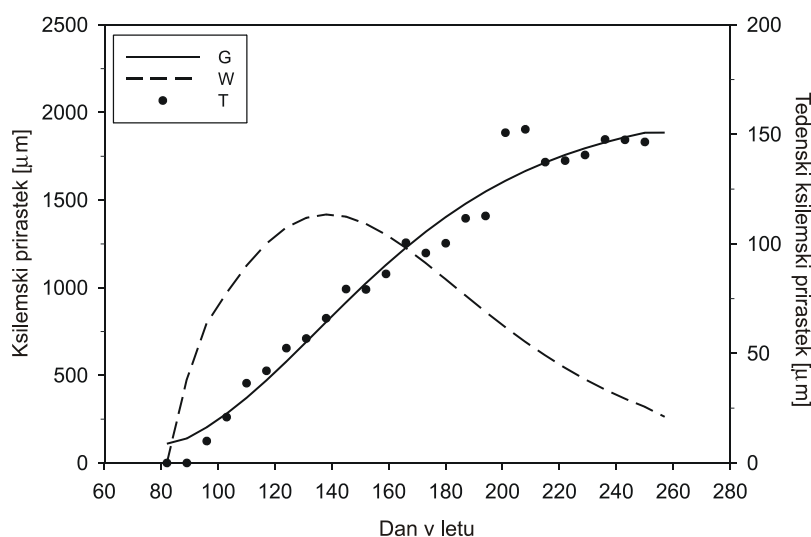
dni pred maksimalnim listnim ploskovnim indeksom. Povprečno naj bi 43 % ksilemske branike (tudi del kasnega lesa) nastalo pred ekspanzijo listov. V naše raziskave fenološka opazovanja niso bila vključena, kljub temu pa se je njihova in naša metodologija eksperimenta razlikovala, saj dendrometrske meritve zajemajo poleg nastanka ksilemske branike tudi številne druge procese, kot npr. sezonsko variabilnost širine kambija, nastanek floemske branike, aktivnost felogena in tvorbo peridermskih celic, kolaps ali inflacijo celic skorje idr. Rezultati dendrometrov in mikro-vzorčenj tako niso neposredno primerljivi.

MARIONOVA (2007) je v letu 2005 zabeležila začetek kambijeve aktivnosti pri difuzno poroznih vrstah (platani, divjem kostanju ter ostrolistem javorju) iz urbanega okolja v Ljubljani sredi aprila. Podoben čas reaktivacije kambija so v letu 2006 zabeležili PRISLAN (2007) in ČUFAR et al. (2008a) pri bukvi iz Panške reke v bližini Ljubljane. Pri dobi iz Nizozemske (VAN DEN WERF / SASS-KLASSEN / MOHREN 2007) ter robiniji iz severne Nemčije (SCHMITT / MÖLLER / ECKSTEIN 2000) so se delitve v kambiju začele nekoliko kasneje, in sicer v prvi polovici maja. Pri brezi iz borealnih gozdov Finske je bila reaktivacija kambija še nekoliko kasnejša - v prvi polovici junija (SCHMITT / JALKANEN / ECKSTEIN 2004). Delitve v kambiju so se pri gradnu v letu 2007 zaključile sredi avgusta, podobno kot pri drugih listavcih (SCHMITT / MÖLLER / ECKSTEIN 2000, MARION 2007, PRISLAN 2007), z izjemo doba na Nizozemskem, kjer so se delitve prenehale v juliju 2003 zaradi ekstremno suhega in vročega poletja (VAN DEN WERF / SASS-KLASSEN / MOHREN 2007). V letu 2004 so se delitve pri teh drevesih zaključile mesec dni kasneje. Zadnje nastale lesne celice so se popolnoma oblikovale do konca septembra in so za popoln razvoj potrebovale 5-6 tednov, kar je v skladu z opazovanji GRIČAR et al. (2005) v terminalnih traheidah kasnega lesa pri navadni jelki.

Pri procesih sinteze sekundarne celične stene in lignifikacije smo opazili časovni odmik med razvojem trahej in sosednjih vlaken ter preostalega tkiva, kar je v skladu z opazovanji drugih avtorjev (MELLEROWICZ et al. 2001,

GRÜNWARDL / RUEL / SCHMITT 2002). Inicialne traheje ter sosednja vlakna se popolnoma razvijejo v 3-7 tednih, saj se prevodna funkcija trahej prične takoj po razvoju listov (SUZUKI / YODA / SUZUKI 1996). FONTI / SOLOMONOFF / GARCIA-GONZÁLES (2007) so prve traheje opazili šele konec aprila oz. v začetku maja, vendarle pa so njihova opazovanja temeljila na pobrušenih mikroizvrtkih, kjer so se ohranile le traheje v fazi odlaganja sekundarne stene, ne pa tudi tiste v fazi površinske rasti, zato njihovih rezultatov ne moremo direktno primerjati z našimi.

Najintenzivnejšo debelinsko rast pri gradnu smo zasledili v drugi polovici maja 2007, medtem ko je večina ksilemske branike nastala med aprilom in junijem. Naša opazovanja pri venčasto poroznem gradnu se nekoliko razlikujejo od ugotovitev pri iglavcih, ki rastejo v hladnejših področjih severne poloble, pri katerih je bil maksimum celične produkcije zabeležen okoli poletnega solsticija (21. junij) (HORACEK / SLEZINGEROVA / GANDELOVA 1999, ROSSI et al. 2006a, 2007, GRIČAR 2006). Naši rezultati pa tudi ugotovitve MARIONOVE (2007, MARION et al. 2007) ter PRISLANA (2007, ČUFAR et al. 2008a) nakazujejo, da je začetek kambijeve aktivnosti nekoliko zgodnejši pri listavcih kot pri iglavcih s primerljivih rastišč, poleg tega je tudi maksimum debelinske rasti pri listavcih nekoliko zgodnejši. Naše ugotovitve o dinamiki ksilogeneze pri gradnu iz Ljubljane v letu 2007 podpirajo spoznanja o velikem pomenu junijskih klimatskih razmer na variiranje širin branik pri hrastu iz Slovenije, kjer je bilo zabeleženo, da imajo junijske temperature



Slika 2: Dinamika nastanka ksilemske branike pri gradnu v letu 2007, opisana z Gompertzovo funkcijo. G – izračunani povprečni kumulativni prirastek, W – izračunani povprečni tedenski prirastek, T – dejanski povprečni kumulativni prirastek

Fig. 2: Wood formation dynamics in sessile oak during 2007, described by Gompertz function. G – calculated average cumulative increment, W – calculated average weekly increment, T – actual average cumulative increment

negativen, junijske padavine pa pozitiven vpliv na širino letinskih pramenov v zadnjem stoletju (ČUFAR et al. 2008b, c).

## SUMMARY

We investigated seasonal dynamics of wood formation in sessile oak (*Quercus sessiliflora* Salisb.) during the 2007 vegetation period. Blocks of samples containing inner phloem, cambium and outer xylem were taken from the end of March till the end September 2007. Cross-sections stained with safranin and astra blue were observed under the microscope (bright field and polarized light) and analysed with image analysis system. Divisions in the cambium already started at the end of March when the number of cells increased up to 10-11 layers. The first ring of large early wood vessels was created by mid-April. Considerable temporal delay in wall thickening of vessels, together with neighbouring cells, was observed during the entire xylem growth ring formation. Maximal cell production was recorded in the second half of May when more than 100 µm of the increment was formed per week. Transition from early- to late wood was detected in the third week of May. Cambial activity ceased by mid-August and the number of cambial cells decreased to 5-7 layers. However, secondary cell wall formation and lignification of terminal late wood cells took place for additional 4-5 weeks. The dynamics of wood formation in sessile oak differs from radial growth patterns of conifers.

## ZAHVALA

### ACKNOWLEDGEMENTS

Delo je financirala Javna agencija za raziskovalno dejavnost Republike Slovenije (Ministrstvo za visoko šolstvo, znanost in tehnologijo RS) v okviru podoktorskega projekta Z4-9662-0404-06 (11.2006-31.12.2008).

## VIRI

### REFERENCES

- AKKEMIK, Ü. / ÇINAR YILMAZ, H. / SEVGI, O., 2006. Cambial activity of the sessile oak (*Quercus petraea*) in Belgrade Forest, Istanbul. Turkish Journal of Agriculture and Forestry 30, 429–438.
- ALONI, R., 2001. Foliar and axial aspects of vascular differentiation: hypotheses and evidence. Journal of Plant Growth Regulation 20, 22–34.
- ANTONOVA, G.F. / STASOVA, V.V., 1993. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. Trees 7, 214–219.
- ATKINSON, C.J., / DENNE, M.P., 1988. Reactivation of vessel production in ash (*Fraxinus excelsior* L.) trees. Annals of Botany 61, 679–688.
- BARBAROUX, C. / BRÉDA, N., 2002. Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. Tree Physiology 22, 1201–1210.
- 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 Forestières 53, 521–536.
- ČUFAR, K. / PRISLAN, P. / DE LUIS, M. / GRIČAR, J., 2008a. 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.
- ČUFAR, K. / DE LUIS, M. / ZUPANČIČ, M. / ECKSTEIN, D., 2008b. A 548-year tree-ring chronology of oak (*Quercus* spp.) for southeast Slovenia and its significance as a dating tool and climate archive. Tree-Ring Research 64, 3–15.
- ČUFAR, K. / DE LUIS, M. / ECKSTEIN, D. / KAJFEŽ-BOGATAJ, L., 2008c. Reconstructing dry and wet summers in SE Slovenia from oak tree rings series. International Journal of Biometeorology DOI 10.1007/s00484-008-0153-8.
- FONTI, P. / SOLOMONOFF, N. / GARCIA-GONZÁLES, I., 2007. Earlywood vessels of *Castanea sativa* record temperature before their formation. New Phytologist 173, 562–570.
- FRANKENSTEIN, C. / ECKSTEIN, D. / SCHMITT, U., 2005. The onset of cambium activity – a matter of agreement? Dendrochronologia 23, 57–62.
- GINDL, W. / GRABNER, M., 2000. Characteristics of spruce (*Picea abies* (L.) Karst) latewood formed under abnormally low temperatures. Holzforschung 54, 9–11.
- GRÜNWARD, C. / RUEL, K. / SCHMITT, U., 2002. Differentiation of xylem cells in roC transgenic aspen trees – a study of secondary wall development. Annals of Forest Science 59, 679–685.
- GRIČAR, J., 2006. Vpliv temperature in padavin na ksilogenezo pri jelki (*Abies alba*) in smreki (*Picea abies*). Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 181 str.
- 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.
- HORACEK, P. / SLEZINGEROVA, J. / GANDELOVA, L., 1999. Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). V: Tree – Ring Analysis. Biological, Methodological and Environmental Aspects, (Ed. Wimmer, R. / Vetter, R.E.), CABI Publishing, 33–54.
- KITIN, P. / FUNADA, R. / SANO, Y. / BEECKMAN, H. / OHTANI, J., 1999. Variations in the lengths of fusiform cambial cells and vessel elements in *Kalopanax pictus*. Annals of Botany 84, 621–632.
- LARSON, P.R., 1994. The vascular cambium: development and structure. Berlin–Heidelberg–New York, Springer Verlag, 725 s.
- MARION, L., 2007. Sezonska aktivnost kambija in njegov odziv na mehanske poškodbe pri mestnem drevju: doktorska disertacija. Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive vire: 182 str.
- MARION, L. / GRIČAR, J. / OVEN, P., 2007. Wood formation in urban Norway maple trees studied by the micro-coring method. Dendrochronologia 25, 97–102.
- MELLEROWICZ, E.J. / BAUCHER, M. / SUNDBERG, B. / BOERJAN, W., 2001. Unravelling cell wall formation in the woody dicot stem. Plant Molecular Biology 47, 239–274.
- PRISLAN, P., 2007. Nastajanje lesa pri bukvi (*Fagus sylvatica* L.) v rastni sezoni 2006: diplomsko delo = Wood formation in beech (*Fagus sylvatica* L.) in the 2006 growth season. Diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Oddelek za lesarstvo: 68 str.
- ROSSI, S. / DESLAURIERS, A. / MORIN, H., 2003. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. Dendrochronologia 21, 33–39.
- ROSSI, S. / DESLAURIERS, A. / ANFODILLO, T. / MORIN, H. / SARACINO, A. / MOTTA, R. / BORGHETTI, M., 2006a. 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., 2006b. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the alpine timberline. *IAWA Journal* 27, 383–394.
- ROSSI, S. / DESLAURIERS, A. / ANFODILLO, T. / CARRARO, V. 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* 152, 1–12.
- 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.
- SUZUKI, M. / YODA, K. / SUZUKI, H., 1996. Phenological comparison of the onset of vessel formation between ring-porous and diffuse-porous deciduous trees in a Japanese temperate forest. *IAWA Journal* 17, 431–444.
- WAREING, P.F., 1951. Growth studies in woody species IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species. *Physiologia Plantarum* 4, 546–562.
- 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.
- ZEIDE, B., 1993. Analysis of growth equations. *Forest Science* 39, 591–616.