

생장지역에 따른 소나무 형성층 활동의 계절적 변화¹

박 소 연^{2,3} · 엄 창 득^{2,†} · 서 정 욱⁴

Seasonal Change of Cambium Activity of Pine Trees at Different Growth Sites¹

So-Yeon Park^{2,3} · Chang-Deuk Eom^{2,†} · Jeong-Wook Seo⁴

요 약

동일 수종이라도 생장지역과 영급에 따라 수형 또는 재질의 차이가 존재하고, 이러한 차이는 형성층 활동에 따른 목부세포의 양과 질이 다르기 때문에 생기게 된다. 본 연구는 소광리와 안면도에서 자라는 소나무를 대상으로 형성층 활동의 계절적 변화를 조사하여 소나무 목재의 재질 차이를 분석하기 위한 기초자료를 마련하기 위해 수행하였다. 형성층 활동 분석 결과, 소광리 5영급 임분은 목재세포 분열을 4월 중순에 시작하였으며, 안면도는 5영급과 9영급 모두에서 4월 초에 시작하는 것으로 조사되었다. 소광리 9영급의 경우는 5월 중순에서 6월 중순으로 조사되었다. 형성층에서 세포분열이 종료되는 시기는 소광리 9영급을 제외하고 소광리와 안면도 모두 10월 중순부터 10월 말로 조사되었다. 소광리 9영급의 형성층 내 세포분열 종료는 10월 초였다. 형성층의 계절별 활동을 조사한 결과, 소광리의 형성층 분열 기간이 안면도보다 짧게 나타났다. 반면, 소광리 소나무의 형성층으로부터 분열된 세포 수는 안면도보다 더 많은 것으로 나타났다.

ABSTRACT

Despite of the same species there is a difference in the tree shape and its wood property due to quantitative and qualitative differences in wood cells by the intra-annual cambial activity. The purpose of this study was to provide the fundamental database of intra-annual cambial seasonal activity for red pine in Sokwang-ri and Anmyondo for the determination of their wood qualities. As the results of intra-annual cambial activity, the initiation of cambial activity of red pine in the plots with Age Class V in Sokwang-ri was in the middle of April and it was at the beginning of April

¹ Date Received April 9, 2015, Date Accepted May 26, 2015

² 국립산림과학원 임산공학부. Department of Forest Product Engineering, Korea Forest Research Institute, Seoul 130-712, Republic of Korea

³ 국민대학교, 삼림과학대학, 임산생명공학과. Forest Product & Biotechnology, College of Forest Science, Kookmin University, Seoul 136-702, Republic of Korea

⁴ 충북대학교, 농업생명환경대학, 목재·종이과학과. Department of Wood & Paper Science, College of Agriculture, Life and Environment Science, Chungbuk National University, Chungbuk 361-763, Republic of Korea

[†] 교신저자(Corresponding author) : 엄창득(e-mail: willyeom@korea.kr)

in all plots in Anmyondo. Only the plots with Age Class IX in Sokwang-ri showed relatively late initiation of cambial activity as between middle of May and middle of June. Except one plot with Age Class IX in Sokwang-ri all plots in both sites showed the same cessation of cambial activity as between middle and end of October. According to intra-annual cambial activity, the duration of cambial activity in Sokwang-ri is shorter than that of Anmyondo. On the other hand, the number of cell division of cambial activity in Sokwang-ri was more than those of Anmyondo. We could establish the database for intra-annual cambial activity for Sokwang-ri and Anmyondo to estimate their wood quality.

Keywords : intra-annual cambial activity, red pine, enlarging cell, wall thickening cell, mature cell

1. 서 론

목재의 재질을 결정하는 연륜폭 성장과 목재세포의 물리적 특징은 형성층의 계절적 활동량과 새롭게 분열된 목재세포들이 확장, 비후 또는 목질화 과정을 거치면서 결정된다(Larson 1969; Vodzicki 1971; Seo *et al.* 2011). 형성층 활동이 목재의 재질을 결정하는데 중요함에도 불구하고 대부분의 형성층 관련 연구는 수목의 생리적 특징을 이해하는 것에 제한되어 있으며(Savidge 2000; Deslauriers *et al.* 2009), 시료 채취 및 조사의 어려움 때문에 많은 연구가 진행되지 못한 실정이다. 2000년대에 들어서면서 바늘을 이용하여 형성층에 상처를 내는 피닝 방법(Seo *et al.* 2007), 미니 코어 채취 방법(Rossi *et al.* 2006), 텐드 로미터 측정 방법(Mäkinen *et al.* 2008)이 적용되면서 형성층 모니터링에 관한 연구가 많이 수행되고 있으나 국내에서의 연구는 아직까지 미비한 상태이다(Kwon and Kim 2005).

제5차 국가산림자원조사가 끝난 2010년 기준 우리나라 산림의 40.5%를 차지하는 침엽수림에서 소나무의 비율은 56.1%로 가장 높고, 분포 지역도 매우 넓다(Korea Forest Service 2014). 이 중에서 경상북도 울진군 소광리(이하 소광리)와 충청남도 태안군 안면도(이하 안면도)에서 자라는 소나무는 오랜 과거부터 국용 목재로 이용되어 왔다. 소광리 소나무의 외형적 특징은 수간은 곧고, 지하고가 높으며 수관이 좁은 것이며, 재질적 특징은 심재비율이 높아 우수한 목재적 가치가 있다(KFRI 1999). 반면에 안면도 소나무의 외형적 특징은 수관이 얇고 넓게 퍼지고 수

간이 약간 기울어져 있는 경향을 보이는 것이며, 재질적 특징은 전건비중, 강도적 특성이 높은 것이다(KFRI 2010). 지역에 따른 소나무 수고생장의 차이를 비교한 연구에서도 소광리 소나무가 높은 수고생장의 형태를 보이고, 수관의 완만도(초살도)는 안면도 소나무가 원통형에 가깝다고 조사되었다(Kim *et al.* 2014). 또한 소광리 소나무는 수고 성장과 함께 지하고 비율이 발달하는 반면에, 안면도 소나무는 일정한 지하고를 유지하면서 수고 생장이 둔화되어 수관형태가 평정형을 띠는 것으로 조사되었다. 소광리 소나무와 안면도 소나무의 외형적 특성에 대한 연구는 체계적으로 수행되어 온 반면, 두 지역 소나무의 재질에 관한 연구는 기초 물질만을 다루는데 그치고 있다(Park *et al.* 1999; Park *et al.* 2006; KFRI 2010; Kim *et al.* 2014).

수목의 성장 개시와 종료 및 계절적 변화량이 목재의 생산량과 질을 결정하므로(Begum *et al.* 2013) 세포분열을 통해 목재세포를 만들어 내는 형성층의 계절적 변화를 이해하는 것이 반드시 필요하다. 따라서 본 연구는 우리나라 주요 소나무 생산지인 소광리와 안면도에서 자라는 소나무 형성층의 계절적 변화를 모니터링하여 보다 과학적인 재질평가를 위한 기초자료를 마련하기 위해 수행되었다.

Table 1. Description of experimental plots and trees in Sokwang-ri

Plot ID	Age class	Latitude (N)	Longitude (E)	Altitude (m)	Slope	No.	*DBH (cm)	Height (m)
S02	IX	37°1' 21"	129°10' 12"	1005	WWS	01	45.5	14
						02	47	14
						03	40	14.3
						04	44	14.6
						05	45	14
S03	V	37°1' 4"	129°12' 35"	587	S	01	41.5	14.5
						02	50.5	18
						03	44	21
						04	42	20
						05	54	21.2
S04	V	37°1' 4"	129°12' 35"	578	EES	01	32	16
						02	38.5	15
						03	36	14
						04	30	15.6
						05	39	13
S06	V	37°0' 1"	129°12' 12"	478	SW	01	31	13.7
						02	31	12.3
						03	36	12
						04	37.5	12.5
						05	35	13.1

*DBH : Diameter at breast height.



Fig. 1. Left: sampling points, Middle: collecting samples using Trephor (\varnothing 1.9 mm) (middle), Right: mini core.

2. 재료 및 방법

2.1. 공시재료

형성층 활동을 조사하기 위하여 국가산림자원조사에 사용되는 표본추출법인 계통추출법을 이용하여 소광리와 안면도에서 각각 4개의 임분을 선정하였으며, 형성층 채취를 위하여 각 임분마다 5본의 공시목

을 선정하였다(Tables 1, 2). 소광리와 안면도지역의 영급 구조 차이로 인해서 소광리에서는 9영급 임분 1곳, 5영급 임분 3곳이 포함되었으며, 안면도에서는 9영급 임분 3곳과 5영급 임분 1곳이 포함되었다.

미니 코어는 지름 1.9 mm의 생장추(Trephor)를 이용하여 채취하였으며, 채취는 상처부위를 고려하여 약 5 cm 간격을 두고 실시하였다(Fig. 1). 시료 채취 개시는 4월 3일이고 종료는 10월 30일이다. 지역 간

Table 2. Description of experimental plots and trees in Anmyondo

Plot ID	Age class	Latitude (N)	Longitude (E)	Altitude (m)	Slope	No.	*DBH (cm)	Height (m)
AM01	IX	36°33' 13"	126°21' 3"	27	NNW	01	32	9.8
						02	32	9.6
						03	30	18.4
						04	31	8.3
						05	31	11.5
AM05	IX	36°33' 12"	126°21' 3"	35	W	01	45	15.2
						02	48	17.0
						03	38	14.5
						04	44	14.7
						05	45	16.7
AM06	V	36°30' 50"	126°21' 26"	80	ES	01	36	11.3
						02	36	12.6
						03	49	12.7
						04	38	11.3
						05	31	8.5
AM08	IX	36°30' 7"	126°21' 49"	53	SE	01	43	14.6
						02	39	16.0
						03	57	15.3
						04	45	14.7
						05	48	13.0

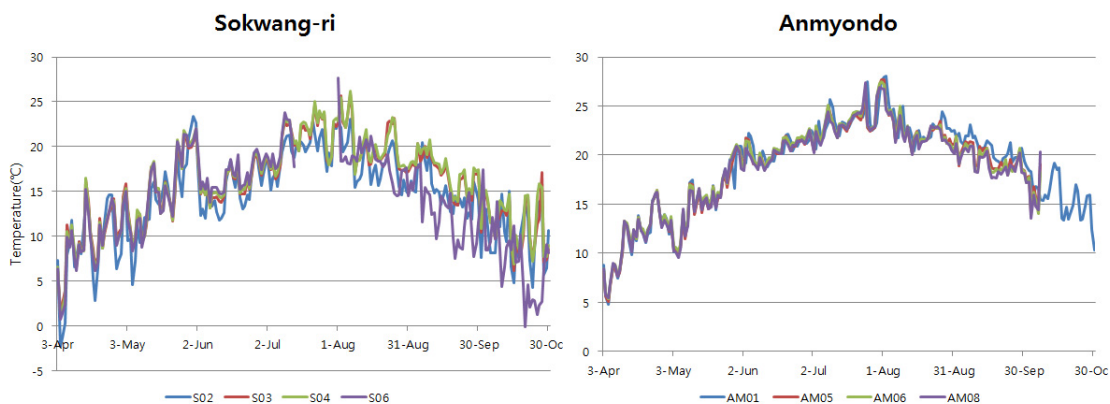


Fig. 2. Changes of daily mean temperature at Sokwang-ri and Anmyondo in 2014.

비교를 위하여 두 지역 모두 매주 목요일에 채취를 실시하였다.

지역과 임분에 따른 기온 차이를 비교하기 위해서

매 1시간 마다 기온을 측정하였으며, 측정을 위하여 HOBO (Onset Computer Cooperation)가 사용되었다 (Fig. 2).

2.2. 실험방법

2.2.1. 시료 준비

Trephor로 채취된 미니 코어의 광학현미경 관찰을 위하여 모든 시료를 polyethylene glycol (PEG2000)에 포매(embedding)한 후, sliding microtome을 이용하여 두께 약 7-10 μm 두께의 박편으로 제작하였다. 형성층과 형성층으로부터 분열된 목재세포의 발달 과정을 광학현미경(Carl Zeiss, DE/Axio Imager A1)으로 관찰하기 위하여 Safranin (1%)과 Astrablue (0.5%)를 이용하여 염색하였다. 형성층에서 분열된 목재세포의 2차벽의 발달 유무를 관찰하기 위하여 편광현미경을 사용하였다. 2차벽 발달과 함께 세포벽에 리그닌이 축적되기 시작하면 편광현미경 관찰 시 복굴절이 발생하며(Fig. 3), Safranin염색에 의하여 적색으로 관찰된다. 반면 형성층 및 2차벽 발달이 시작되지 않은 확장 단계의 세포는 1차벽으로만 구성되어 있기 때문에 편광현미경 관찰 시 복굴절이 나타나지 않고, Astrablue에 의하여 파란색으로 관찰된다(Donaldson 1991; Rossi *et al.* 2006).

2.2.2. 광학 및 편광현미경을 이용한 세포 관찰

본 논문에서 형성층대(cz)는 방사방향으로 세포 내강이 좁고, 세포 분열이 관찰되는 층이며, 세포확대(ec)는 편광현미경에 의해 복굴절이 관찰되지 않고, Astrablue에 의해 파란색으로 염색된 세포이고, 세포벽 비후(wtc)는 편광현미경에 의하여 부분적으로 복굴절이 관찰되고, Safranin과 Astrablue에 의하여 적색과 파란색 모두가 관찰되는 세포이다. 성숙세포(mc)는 편광현미경에 의하여 세포벽 전체에서 복굴절이 관찰되고, Astrablue에 의하여 세포벽 전체가 적색으로 관찰된 세포이다(Fig. 3).

3. 결과 및 고찰

3.1. 형성층의 세포분열 개시와 종료

소광리 5영급 소나무의 형성층에서 세포분열이 개시한 것은 4월 중순이며, 9영급은 5월부터 6월 중순

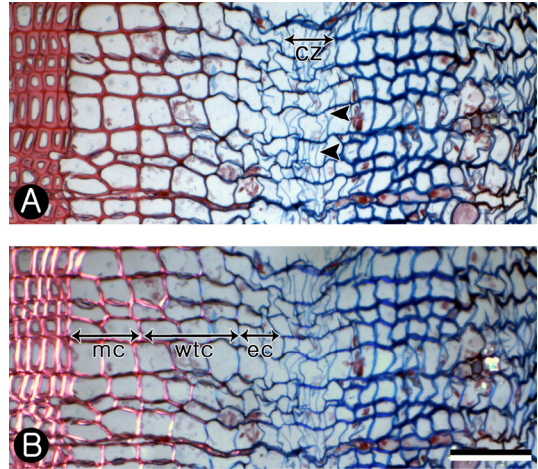


Fig. 3. Transverse thin section of *Pinus densiflora*. A: light microscope with cz (cambial zone), B: polarized light microscope with enlarging cells (ec), wall thickening cells (wtc) and mature cells (mc). Arrow head: Cambial cell. Scale bar = 100 μm

사이에 조사되었다. 9영급 임분의 소나무 중에서 형성층의 세포분열 개시가 가장 늦게 관찰된 수목은 6월 중순이었다. 반면 안면도 소나무의 경우는 영급과 상관없이 모든 임분에서 4월 초에 형성층으로부터 세포분열이 개시하는 것으로 관찰되었다(Fig. 4). 동일한 수종일지라도 영급이 커지거나 임분의 위치가 고지대로 갈수록 형성층에서 세포분열 개시가 늦어지는 경향이 있는데(Rossi *et al.* 2008a; Prislán *et al.* 2011; Begum *et al.* 2013) 이는 임령이 높아짐에 따라 형성층의 생물학적 활동시기 변화와 고도 상승에 따른 저온현상이 주된 요인으로 설명된다. 이를 근거로 소광리 소나무의 형성층 활동 개시가 안면도 소나무에 비하여 늦어진 것으로 상대적으로 낮은 기온에 따른 결과라 판단된다(Fig. 2). 반면 소광리 9영급 임분의 소나무의 형성층 활동 개시가 5영급에 비해 늦어진 이유는 임령에 따른 결과이기 보다는 고도 상승에 따른 저온 현상이 그 원인이라 판단된다(Figs. 2, 4). 이는 고도의 차이가 뚜렷하지 않은 안면도 소나무의 영급 간 비교에서는 관찰되지 않기 때문이다.

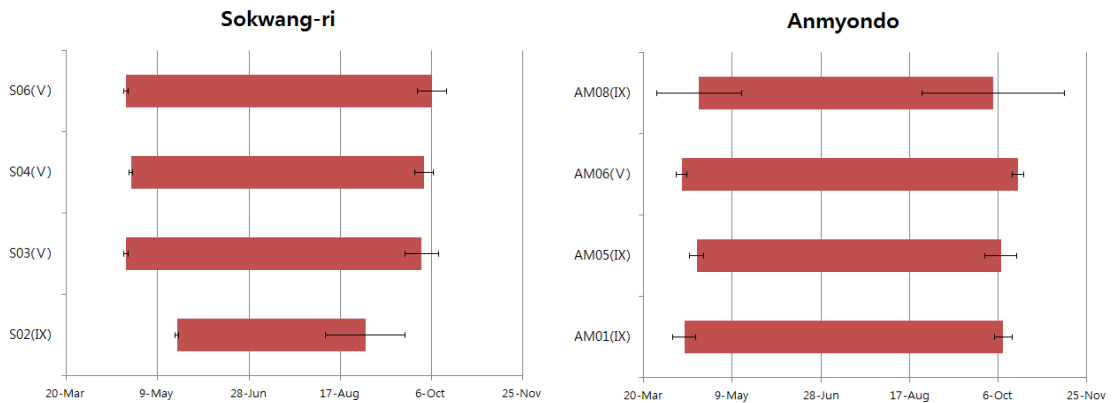


Fig. 4. Duration of cambial activity for *Pinus densiflora* at Anmyondo and Sokwang-ri in 2014. Horizontal bars indicate standard deviation among five trees in each site.

형성층에서 세포분열이 더 이상 진행되지 않는 시기는 소광리 9영급 소나무가 9월 말부터 10월 초순으로 가장 빨랐으며, 나머지 임분에서는 소광리와 안면도 구분 없이 10월 중순부터 10월 말 사이로 조사되었다. 소광리 9월의 임분 간 기온 비교에 따르면 5영급인 S06 임분이 9영급 임분보다 평균 기온이 낮았다. 그럼에도 불구하고 9영급 임분의 소나무에서 형성층 활동이 먼저 종료된 것은 영급에 따른 차이로 판단된다. 핀란드 구주소나무의 형성층 활동 개시와 종료에 관한 연구에 따르면(Seo *et al.* 2008; 2011) 형성층 활동의 종료 시점은 개시 시점에 비하여 기온에 대한 의존도가 낮은 것으로 조사되었다.

형성층에서 세포가 분열되는 시기는 수목의 임령과 함께, 임분의 기온 조건이 상호 복합적으로 작용한다. 따라서 정확한 원인을 분석하기 위해서는 동일한 고도에서 영급이 다른 수목의 선발하여 분석하거나, 동일한 임령의 수목을 다른 고도에서 선발하여 비교 분석하는 연구가 필요할 것이다.

3.2. 세포의 계절별 확장 및 비후

형성층으로부터 분화된 세포는 세포벽이 팽팽해지며 가도관의 방사방향 직경과 내강면적이 증가하고, 세포 면적이 확장된 이후 세포벽에 리그닌이 퇴적되

는 비후 단계를 거치게 된다. 비후가 시작되면 리그닌 퇴적은 1차벽의 세포벽 모서리, 진정중간층, 2차벽 순으로 확장된다(Donaldson 1991, Rossi *et al.* 2006). 이에 따라 확장단계의 세포와 비후단계의 세포를 구분하여 영급별로 나누어 Fig. 5와 같이 그래프로 나타내었다.

확장세포는 소광리 5영급 임분에서 4월 초부터 관찰되었고 5영급에서 7월 초까지 평균 10~11개의 확장세포를 유지하다가 서서히 감소하는 경향을 나타내었다. 9영급 임분에서는 확장세포의 최고 개수가 평균 6개였으며 5영급 임분과 마찬가지로 감소하는 경향을 보였다. 비후세포는 확장세포가 증가한 후 증가하는 추세였고 안면도보다 약 일주일 정도 늦은 5월 초부터 관찰되었다. 5영급의 비후세포는 4월 말부터 증가하였고 9영급 임분의 비후세포는 5월 말부터 서서히 증가하였다. 비후세포의 개수는 5영급은 약 18개, 9영급은 약 8개의 최대치를 보이다가 10월 초부터 감소하였다.

안면도 5영급 임분에서도 4월 초부터 확장세포가 관찰되었으나 그 개수가 소광리 임분보다 많았다. 이는 안면도가 형성층에서 세포 분열이 더 빨랐던 것에 따른 결과로 판단된다. 확장세포는 5월 중순 최고 12개까지 증가하다가 서서히 감소하였다. 안면도 9영급은 5영급과 큰 차이를 나타내지 않았지만 5영급

성장지역에 따른 소나무 형성층 활동의 계절적 변화

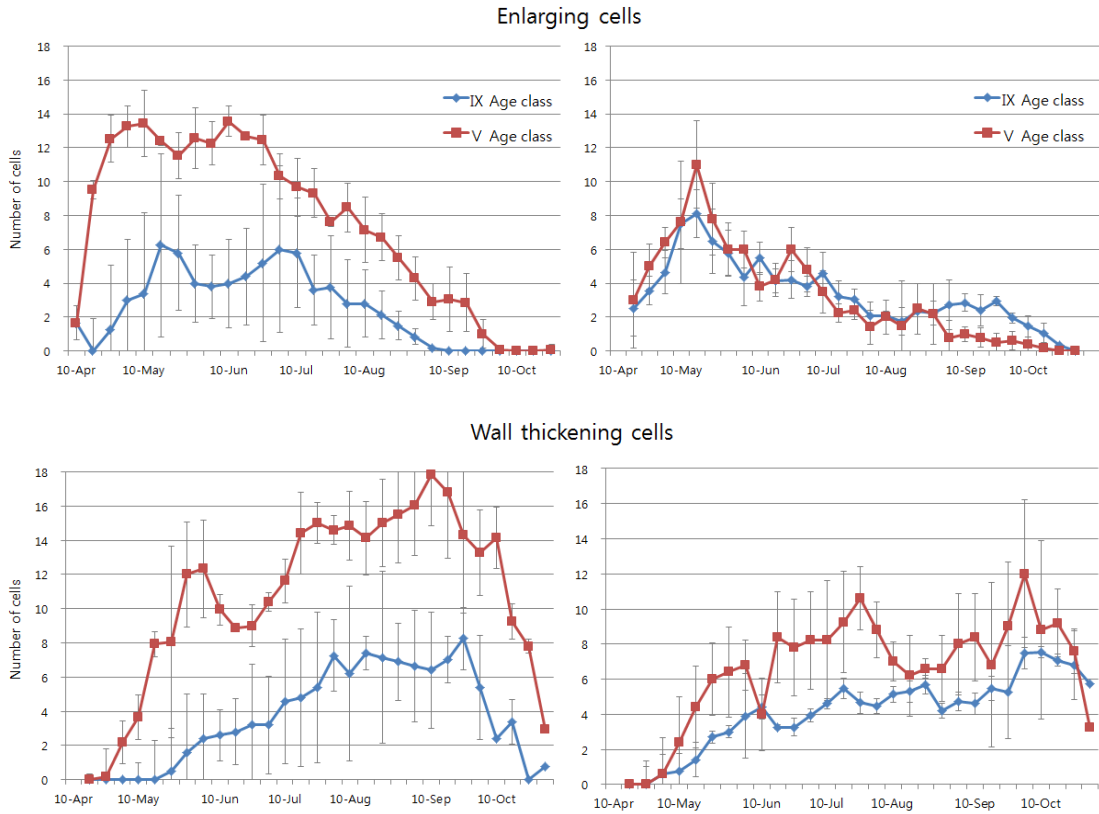


Fig. 5. Intra-annual number of xylem cells in the stages of cell enlarging and wall thickening in 2014. Left : Sokwang-ri, Right: Anmyondo.

보다 확장세포의 수가 적었다. 확장세포 개수의 차이로 인해 비후세포 수도 9영급에서 적게 나타났다. 비후세포는 4월 말부터 관찰되어 서서히 증가하였으며 영급의 차이가 적었다.

3.3. 성숙세포

Fig. 6은 성숙된 세포 수를 비교한 것이다. 소광리는 9영급 임분에서 가장 적은 세포를 형성하였으며 5영급 S06의 임분에서는 평균 160개 정도로 가장 활발하게 성숙 세포를 형성하였다. 나머지 5영급 소나무에서도 성숙세포 수는 약 60개 이상이였다. 안면도도 마찬가지로 9영급 임분 내의 소나무들이 적은 세포 수를 형성하였고 5영급인 AM06에서 약 50개

정도 세포를 형성했다. 이는 Begum *et al.* (2010), Begum *et al.* (2013), Rossi *et al.* (2008b)가 보고한 영급에 따른 형성층의 활동성이 달라지고 영급이 높으면 활동이 둔화된다는 보고와 일치하였다. 형성층 활동 시작과 종료까지의 성장기간을 나타낸 Fig. 4에서 소광리, 안면도 두 지역 모두 9영급 임분보다 5영급 임분의 성장기간이 길었다. 두 지역 모두 영급이 낮은 임분에서 성장기간이 길고, 성숙 세포 수가 많이 형성되었다. 그렇지만 안면도는 영급별 성숙세포 수의 차이가 소광리에 비해 적게 나타났다. 이는 안면도 임분의 경우 영급별로 고도의 차이가 없고, 평균 기온의 차이가 없었기 때문이라 판단된다.

소광리 9영급 소나무의 적은 세포 수와 짧은 성장기간은 영급의 차이 뿐 아니라 높은 고도에 따른 저

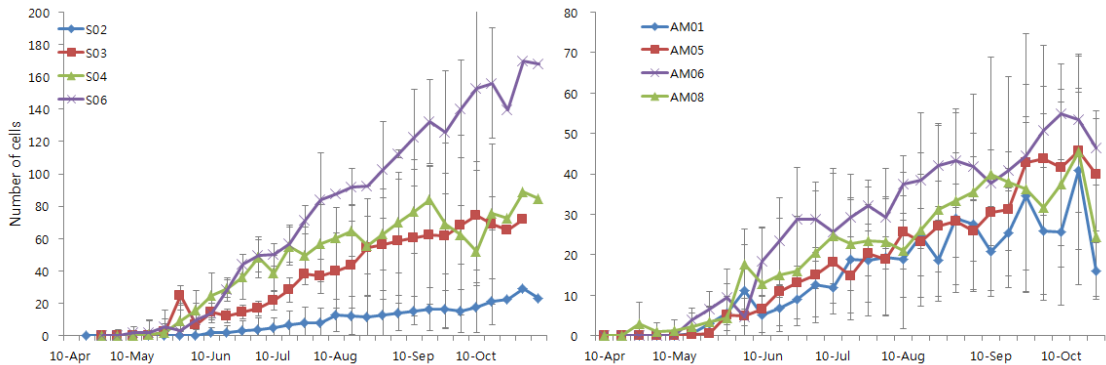


Fig. 6. Changes of the number of mature xylem cells in *Pinus densiflora* during 2014.

온과 평균 기온의 변이 차이가 작용한 것으로 보였다. 반면, 소광리와 안면도 5영급 임분에서는 평균 기온이 높았던 안면도가 오히려 적은 세포 수를 형성하였는데 Begum *et al.* (2013)이 발표한 늦은 겨울부터 이른 봄의 기온 상승이 형성층의 활동 시기와 목부 형성이 빨라지게 유발하며 형성층 활동의 기간이 길어진다는 보고와 비교 시, 본 연구에서는 기온 측정 기간이 4월 초부터 시작되었기 때문에 기온과 형성층 활동의 차이를 비교하기 어려운 점이 있다. 또한 형성층 활동에는 호르몬과 같은 내적 요인과 기온, 강수량, 광주기 등 외적 요인이 복합적으로 다양하게 작용하기 때문에 판단된다(Begum *et al.* 2013).

4. 결 론

형성층 활동에 따른 목재세포 분열 기간은 소광리 소나무의 경우 평균 133.3일(9영급: 103.2일, 5영급: 163.4일)이었으며, 안면도 소나무는 평균 181.4일(9영급: 172.7일, 5영급: 190일)로 소광리 소나무의 형성층 분열 기간이 짧게 나타났다. 반면, 형성된 목재세포의 수는 소광리 소나무가 안면도 소나무 보다 많았다. 이는 형성층 활동 기간이 짧았으나, 형성층의 활동이 활발하여 만들어낸 세포의 양이 많았기 때문에 나온 결과로 분석되어진다.

목재의 재질은 연륜 내 목재세포의 양적 특징뿐만

아니라 질적 특징에 따라 결정된다. 두 연구지역의 소나무 목재세포의 질적인 특징을 밝혀 본 연구 결과와 비교한다면 두 지역에서 생산되는 목재의 재질 차이가 어디에서 기인하는지 정확히 밝힐 수 있을 것이다. 이러한 연구 방법은 향후 지역에 따른 목재 재질의 차이를 분석하는데 중요한 기초자료가 될 것이다.

REFERENCES

- Begum, S., Nakaba, S., Orbie, Y., Kubo, T., Funada, R. 2010. Cambial sensitivity to rising temperature by natural condition and artificial heating from late winter to early spring in the evergreen conifer *Cryptomeria japonica*. *Trees* 24: 43-52.
- Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y., Funada, R. 2013. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum* 147(1): 46-54.
- Deslauriers, A., Giovannelli, A., Rossi, S., Castro, G., Fragnelli, G., Traversi, L. 2009. Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplar. *Tree Physiology* 29: 1223-1235.
- Donaldson, L.A. 1991. Seasonal changes in lignin

- distribution during tracheid development in *Pinus radiata* D. Don. *Wood Science and Technology* 25: 15-24.
- Kim, D.-W., Hwang, S.-W., Lee, W.-H. 2014. A study on the mechanical properties of Korean red pine (Geumgangsong, *Pinus densiflora* forma *erecta* Uyeki). *Journal of the Korean Wood Science and Technology* 42(1): 58-67.
- Kim, Z.-S., Kim, Y.-G., Kim, J.-S., Moon, J.-H., Bae, S.-W., Son, Y.-W., Son, J.-A., Yoon, Y.-G., Lee, D.-H., Lee, S.-W., Lee, W.-G., Lee, J.-H., Lee, H.-B., Lim, J.-H., Jang, K.-W., Jung, J.-H., Hong, Y.-P., Guo, W.H., Mao, Z., Wang, R.Q., Aizawa, M. 2014. *Science of Pinus densiflora : from DNA to Management*. Korea University Press.
- Korea Forest Research Institute. 1999. *Pine, Pine Forest*. Korea Forest Research Institute.
- Korea Forest Research Institute. 2010. *Wood Properties of The Domestic Species*. Korea Forest Research Institute.
- Korea Forest Service. 2014. *Statistical Yearbook of Forestry*. 44: 1-182.
- Kwon, S.-M., Kim, N.-H. 2005. Annual ring formation of major wood species growing in Chuncheon, Korea (I) - The period of cambium activity. *Journal of the Korean Wood Science and Technology* 33(4): 1-8.
- Larson, P.R. 1969. *Wood formation and the concepts of wood quality*. Yale University. School of Forestry Bulletin 74.
- Mäkinen, H., Seo, J.-W., Nöjd, P., Schmitt, U., Jalkanen, R. 2008. Seasonal dynamics of wood formation: a comparison between pinning, micro-coring and dendrometer measurements. *European Journal of Forest Research*. Vol(3): 235-245.
- Park, B.-S., Park, J.-H., Han, S.-U. 2006. Variation of material properties of Korean red pine of superior families - tracheid length, microfibril angle, resin canal and specific gravity. *Journal of Korea Forestry Energy* 25(2): 9-15.
- Park, J.-H., Lee, W.-H., Hong, S.-C. 1999. Studies on the fundamental properties of the wood of Gumgangsong (*Pinus densiflora* forma *erecta* Uyeki) (Part 1). *Journal of Korea Furniture Society* 10(2): 55-62.
- Prislan, P., Schmitt, U., Koch, G., Griar, J., Ufar, K. 2011. Seasonal ultrastructural changes in the cambial zone of beech (*Fagus sylvatica*) grown at two different altitudes. *IAWA Journal* 32: 443-459.
- Prislan, P., Gričar, J., De Luis, M., Smith, K.T., Cufar, K. 2013. Phenological variation in xylem and phloem formation in *Fagus sylvatica* from two contrasting sites. *Agricultural and Forest Meteorology* 180: 142-151.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodill, T. 2006. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the Alpine timberline. *IAWA Journal* Vol. 27(4): 383-394.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Carrer, M. 2008a. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytologist* 177: 199-208.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Gričar, J., Seo, J. -W. 2008b. Critical temperature for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography* 17: 696-707.
- Savidge, R.A. 2000. Intrinsic regulation of cambial growth. *Journal of Plant Growth Regulation* 20: 52-77.
- Seo, J.-W., Eckstein, D., Schmitt, U. 2007. The pinning method: from pinning to data preparation. *Dendrochronologia* 25: 79-86.
- 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(1): 105-112.
- Seo, J.-W., Eckstein, D., Jalkanen, R., Schmitt, U. 2011. Climatic control of intra- and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland. Environmental and Experimental Botany 72: 431-442.
- Vodzicki, T.J. 1971. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. Journal of Experimental Botany 22: 670-687.