

УДК 630*561.24

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ**Румянцев Д.Е., Епишков А.А.***ФГБОУ ВПО «Московский Государственный Университет Леса»,
Мытищи, e-mail: landgraph@list.ru*

В данной статье проведен детальный анализ имеющихся исследований в области изучения биологических основ изменчивости годичных колец, изложены современные представления и история вопроса. Обсуждаются перспективы совершенствования методик дендроклиматических реконструкций, методология использования дендрохронологической информации в лесной генетике и селекции. В настоящее время отсутствуют работы, анализирующие возможность адаптивной модификационной изменчивости анатомической структуры годичных колец в ответ на климатические воздействия. Также слабо исследованы многие вопросы внутривидовой изменчивости видов древесных растений по признакам анатомической структуры годичных колец и временной динамики ширины годичного кольца. Исследования в данном направлении могут иметь практическую значимость с точки зрения совершенствования методик реконструкции и прогноза частоты засух, а также для совершенствования методов судебно-ботанической экспертизы с использованием дендрохронологии.

Ключевые слова: годичное кольцо, камбий, фитогормоны, дендрохронология, дендроклиматология

BIOLOGICAL BASIS OF VARIABILITY OF ANNUAL RINGS**Rumyantsev D.E., Epishkov A.A.***Moscow State University of Forest, Mytischki, e-mail: landgraph@list.ru*

This article makes a detailed analysis of existing research in the study of the biological basis of variation of annual rings: the modern conceptions and the history of problem. The perspectives of dendroclimatological reconstruction researches, methodology of using tree-ring information in the sphere of forest genetic and forest selection are discussed in the article. The scientific works, which analysis the possibility of adaptive modification variability anatomical structure of tree rings at present time are absent. Also, some problems of intrapopulation diversity of tree species by features of anatomical structure of tree rings and dynamic of tree ring time series are not carefully investigated now. Such kind of investigations may be useful for practice in the sphere of drought reconstruction and prognosis methodic perfection and, also, for forensic dendrochronology methodic perfection.

Keywords: annual ring, cambium, phytohormones, dendrochronology, dendroclimatology

Первым исследователем, всерьез заинтересовавшимся процессами дифференциации клеток годичного кольца на раннюю и позднюю древесину, был Юлиус Сакс [1, 21]. В 1868 году им было высказано предположение, что образование осенней древесины с ее толстыми оболочками и узкими полостями клеток является следствием нарастающего к осени механического давления коры на камбий и новообразующиеся из него молодые клетки древесины. Усиление давления коры казалось Саксу естественным следствием постоянного увеличения в течение лета диаметра древесинного цилиндра. К.А. Тимирязеву эта гипотеза казалась вполне обоснованной и ее краткий пересказ изложен им в вышедшей в 1878 г. книге «Жизнь растения. Десять общедоступных лекций» [23].

Дискуссия, разразившаяся в научном сообществе, в итоге которой гипотеза Сакса была отвергнута, подробно изложена в труде М. Бюссена [1]. Желая подтвердить гипотезу Сакса Гуго де Фриз провел серию экспериментов. Осенью он производил на коре дерева надрезы для уменьшения ее давления. Несмотря на позднее время года, в отлагаемой древесине возникали волокна уже менее уплотненные,

снабженные более крупными сосудами. Обратное, при наложении стягивающих или давящих повязок на древесные сучья весною Фризу удалось искусственным путем вызвать образование осенней древесины с более сплюснутыми волокнами и с меньшим числом узких сосудов.

Следующим этапом проверки гипотезы Сакса стали опыты Краббе, который в 1882 показал, что предполагаемое при опытах Сакса и де Фриза усиленное давление коры летом на древесину вообще не существует. Краббе показал, что кольцо коры, снятое с ветви или ствола, само собой настолько стягивается, что при новом наложении на старое место его концы уже не сходятся. Для надлежащей подгонки кольцо приходится вытягивать. Сила, необходимая для растяжения, служит мерилем стягивания коры, иными словами, она выражает собой величину производимого ею давления в неповрежденном состоянии. Степень стягивания, или величина тангентального натяжения, разделенная на радиус дерева, дает величину давления коры на древесину в радиальном направлении. Иначе говоря: радиальное давление при этом равно тангентальному натяжению, отнесенному к величине радиуса.

Тангентальное натяжение коры Краббе определял посредством гирек, растягивавших полоски коры до первоначальных размеров. Растягивание производилось на деревянных обрубках, поперечное сечение которых равнялось сечению того ствола или ветки, которые окольцовывались. Опыты Краббе показали, что тангентальное натяжение коры действительно возрастает с увеличением диаметра исследуемого отрубка, при условии чистоты коры и отсутствии корки. Тем не менее, дальнейшими опытами было установлено, что сокращение коры хотя и увеличивается вместе с диаметром ствола, но далеко не пропорционально, т.е. натяжение коры еще не вызывает увеличения давления на древесину в радиальном направлении.

Измерения, систематически выполнявшиеся Краббе весной и осенью на одних и тех же деревьях, также показали, что величина колебаний давления коры в ту или другую сторону за вегетационный период столь незначительна, что не может оказывать существенного влияния на деятельность камбия. Разница в давлениях коры, учитываемых одновременно на разных высотах ствола или ветви, оказалась в этих опытах значительно больше, чем ничтожные колебания давлений коры для одного только поперечного сечения за целый вегетационный сезон. Кроме того, как отмечает Краббе, бывают примеры столь резкого перехода от ранней древесины к поздней, что совершенно непонятно, откуда могло возникнуть то внезапное давление, обусловившее такое резкое моментальное уплотнение клеток.

В более позднем, вышедшем в 1884 труде Краббе излагает результаты опытов, в которых ему удалось добиться уменьшения радиального размера элементов ксилемы при давлении, не меньшем трех или пяти атмосфер. Однако в естественных условиях величины давления коры, измеренные Краббе, колебались у разных видов и в течение вегетационного сезона лишь в пределах 0,227–1,7 атмосфер.

После выхода в свет работ Краббе опыты де Фриза утратили для научного сообщества свою доказательную силу. В противовес теории Сакса в конце XIX века было создано несколько теорий образования годичных слоев (теории Р. Гатрига, Вилера, Лутца, Стасбургера, Иоста, де Мэра, Габерланда). Такие ученые, как Р. Гартиг, Вилер, Лутц, Стасбургер, Габерланд, опирались на представления о том, что причиной образования годичных колец является изменение условий питания камбия и содержания в нем воды, но отличались в деталях истолкования этих процессов. Лишь в свете

учения о растительных гормонах процесс регуляции деятельности камбия получил непротиворечивое объяснение.

Предтечей гормональной теории активности камбия следовало бы считать немецкого лесовода Теодора Гартига, который в 1853 г. отмечал, что радиальный прирост обычно начинается у основания тронувшейся в рост почки и распространяется по нисходящей в ветви и ствол [25]. В 30 гг. XX века на основании обобщения ряда экспериментальных наблюдений Циммерманном была сформулирована теория, согласно которой индоллил-уксусная кислота (ауксин), продуцируемая тронувшимися в рост почками и удлиняющимися побегами базипетально распространяется и стимулирует активацию камбия весной [24]. В настоящее время считается, что помимо ауксина в данный процесс вовлечены и другие вещества, например цитокинины и гиббереллины, раффиноза и галактоза [2, 5, 6, 10].

В монографии Л.Н. Меньяло [10] приводятся подробные данные о гормональном метаболизме хвойных в связи с формированием ими древесины. Ее выводы основаны как на обобщении широкого круга доступных автору литературных источников, так и на результатах собственных экспериментов с сеянцами сосны обыкновенной. Подводя итог своим исследованиям, Меньяло отмечает, что сроки и интенсивность камбиальной деятельности и цитодифференцировки трахеид определяются специфичностью сезонных поступлений и динамики фитогормонов в прикамбиальной зоне ствола хвойных. На этот процесс влияет одновременность функционирования апикальных меристем побега и корней, рост молодой хвои и присутствие хвои старой. По высоте дерева наблюдается градиент фитогормонов, что обуславливает различия в сроках и интенсивности камбиальной деятельности и онтогенеза трахеид и определяет специфику строения годичных колец в разных частях ствола.

Исследования показывают, что этот процесс определяется изменением концентрации ауксина. Подробный обзор работ по этой теме приведен в монографии Х. Лира, Г. Польстера, Г.-И. Фидлера [5]. Особенно важно упомянуть результаты работ, показавших фотопериодический контроль перехода камбия к образованию поздней древесины. Ссылаясь на данные Целавского (Zelawski, 1958), Ларсона (Larson, 1960), Целавского и Водицкого (Zelawski, Wodiziki, 1960) отмечается (Лир и др., 1974), что лиственница европейская, сосна смолистая и ель обыкновенная при длинном дне образуют

раннюю, а при коротком дне позднюю древесину. Авторы отмечают, что фотопериод действует в данном случае, вероятно, лишь косвенно, путем управления образованием в листьях ауксинов и ингибиторов роста.

Исследованиями Е.А. Ваганова и И.А. Терскова [2] было установлено, что у ели продолжительность образования ранних трахеид в годичных кольцах совпадает с периодом прироста свежей массы хвои, формирование переходных трахеид по времени совпадает с падением прироста главного побега и окончанием его роста. У сосны ранние трахеиды формируются в то время, пока растет главный побег и пока прирост свежей массы хвои, выраженный в процентах к конечной величине, превышает прирост сухой массы.

Следует добавить что в опытах В.П. Мальчевского [по 13] у сосенок культивировавшихся при постоянных условиях температуры, освещения и влажности почвы все же образовывались слои прироста с зонами древесины раннего и позднего типа. Это рассматривалось В.Ф. Раздорским как несомненное свидетельство того, что гистологическая дифференцировка по зонам одного слоя прироста является отчасти результатом периодических перемен в воздействии среды на данное дерево, отчасти наследственным свойством, осуществлявшимся до некоторой степени независимо от периодических изменений в условиях среды.

Годичная слоистость, по данным Джеффри, отсутствует в древесине палеозойских и триасовых хвойных, появляется она в юре. Дифференциация годичных слоев на раннюю и позднюю древесину у хвойных отчетливо отмечается с мезозоя. Появление годичной слоистости связывают с возникновением теплого и холодного периодов в течение года и, следовательно, с необходимостью в сезонной периодичности деятельности меристемы растет [3].

В диссертации Н.Е. Косиченко [8] значительное внимание уделено анализу того факта, что у хвойных ширина слоя поздней древесины в годичном кольце в онтогенезе остается практически постоянной, тогда как у лиственных кольцесосудистых пород постоянна напротив ширина ранней части. Данные отличия, с точки зрения автора, имеют глубокий биологический и эволюционный смысл. Ширина поздней древесины у хвойных и ширина слоя ранней древесины у кольцесосудистых – это жестко генотипически детерминированные признаки, слабо зависящие от условий внешней среды. Особенно важным в выводах Косиченко кажется тот факт, что поздняя древесина

хвойных и поздняя древесина кольцесосудистых – это признаки с разной генетикой проявления. Это является серьезным доводом в пользу гипотезы независимого возникновения пиноксилности у двудольных.

В монографии Чавчавадзе [23] вопросы эволюции пиноксилности рассмотрены более подробно, мы позволим себе только краткий пересказ изложенных там фактов и воззрений.

Прежде всего, большинство ископаемых растений, такие как лепидодендроны, семенные папоротники, беннеттитовые, так же и сохранившиеся до наших дней древовидные папоротники и саговниковые относятся к маноксилным растениям, т.е. к тем, у кого основная масса ствола занята паренхимными тканями. К пиноксилным растениям относят кордаитовые и хвойные, у них основная масса ствола занята киселем, выполняющей поимо водопроводящей также механическую функцию поддержки кроны. Считается, что у двудольных пиноксилный тип организации появился независимо от хвойных. Камбий у маноксилных растений активен непродолжительное время, со временем его элементы полностью дифференцируются. У пиноксилных напротив, камбий активен в течение всей жизни дерева, что, безусловно, открывает более широкие возможности для адаптивных реакций в ходе онтогенеза.

Не вдаваясь в детали филогенеза, хорошо изложенные Е.С. Чавчавадзе, мы бы хотели еще раз акцентировать внимание читателя на том, что пиноксилность, а затем и периодичность в активности камбия и ее следствие – годичная слоистость у разных групп растений возникали независимо. Это должно говорить, прежде всего, о большой адаптационной ценности данного признака.

В чем же биологический смысл подразделения годичного слоя на раннюю древесину (клетки которой имеют большие полости, но тонкие клеточные стенки) и позднюю (клетки которой имеют маленькие полости и толстые клеточные стенки)? Принято считать, что ранняя древесина хорошо приспособлена для транспорта воды по стволу дерева, тогда как поздняя обеспечивает стволу механическую прочность [3, 11, 12, 24]. У хвойных клетки ранней и поздней древесины отличаются не только толщиной стенок, но и количеством и размерами окаймленных пор. Ранние трахеиды имеют на своих радиальных стенках большое количество крупных окаймленных пор, поздние трахеиды содержат более мелкие окаймленные поры и в гораздо меньшем количестве [11]. В целом поздняя древесина у сосны, лиственницы и ели в 2,5–3 раза

превышает раннюю по таким показателям, как плотность и модуль упругости [20]. У лиственных пород отличия ранней и поздней древесины по физико-механическим свойствам выражены не так ощутимо, такой показатель, как превышение плотности ранней зоны над поздней изменяется от 1,1 у граба до 1,4 у ольхи [20].

Хорошо известно, что существование годовичных колец в древесине в своем географическом аспекте оказывается сопряженным с наличием холодного сезона в течение года. В условиях мягкого тропического и субтропического климата они почти не выражены, это лишь одиночные ряды толстостенных трахеид, появляющиеся в массе тонкостенных элементов ксилемы, как например, у таких хвойных, как многие представители семейства *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Cupressaceae* [24].

Вероятно, что первым этапом на пути эволюции данного признака у хвойных стала закономерность, согласно которой камбий при замедлении своей активности откладывал однорядный слой толстостенных клеток, играющих роль арматуры. Эта особенность обуславливала появление так называемых ложных годовичных колец, широко распространенных и в настоящее время у пород, произрастающих в субтропическом климате [9].

В то же время по мере разделения климата на умеренный и холодный сезоны года работе камбия потребовалась синхронизация с ходом изменения климатической обстановки в течение года. Важную роль в этом процессе по-видимому играли фотопериодические механизмы. Можно предполагать, что холодная зима предъявляла повышенные требования к отбору на прочность ствола за счет таких факторов, как морозобой и снеговал, что и потребовало от древесных растений формирования широких слоев поздней древесины. Затруднение в транспорте воды по такой древесине, в свою очередь, вероятно, обусловили отбор на формирование выраженного слоя ранней древесины.

Наличие выраженной генотипической компоненты в изменчивости годовичных колец позволяет использовать дендрохронологическую информацию в исследованиях в сфере лесной генетики, селекции и дендрологии. В своих работах мы неоднократно затрагивали эти вопросы [7, 14, 15, 16, 17, 18]. Подводя итог, следует отметить, что годовичное кольцо древесных растений характеризуется сильной изменчивостью анатомической структуры в зависимости от года его формирования. Она наблюдается как по количественным (ширина годовично-

го кольца, соотношение ранней и поздней древесины, оптическая плотность слоя поздней древесины), так и по качественным признакам («светлые кольца», «кольца с интразонными утолщениями»). Генотип дерева из года в год остается одним и тем же, и поэтому анализ изменчивости годовичных колец в связи с изменчивостью экологических условий разных лет позволяет исследовать адаптивные полигенные системы древесных растений, возрастную динамику наследственных признаков строения древесины, экофизиологические причины патологической работы камбия.

Полученные в таких исследованиях данные определяют возможность решения практических задач лесной селекции и дендрологии – оценки наследуемости признаков строения древесины; выявления ценных генотипов дифференцированно к разным хозяйственным задачам использования лесов; диагностики факторов, неблагоприятно влияющих на рост древесных интродуцентов в отдельно взятом регионе; прогноза реакции разных видов и внутривидовых форм древесных растений на глобальные изменения климата; исследования процессов микро-и макроэволюции.

Отдельной научной проблемой, представляющей теоретический и практический интерес является анализ полиморфизма ценопопуляций древесных растений по количественным признакам динамики временных рядов радиального прироста и производных от них рядов [19], например по показателю синхронности. Существуют разные способы расчета коэффициентов, дающих оценки сходства между рядами. Сходство между дендрохронологическими рядами является интегральным индикатором сходства характеризуемых ими групп растений по наследственным экологическим свойствам [15], эта информация ценна для исследования пространственной генетической структуры лесных фитоценозов. С другой стороны, развитие этого направления позволит усовершенствовать методы дендрохронологической экспертизы места происхождения срубленной древесины.

В целом также немаловажно, что учет биологической целесообразности изменчивости годовичных колец может помочь детализации используемых методик реконструкции климатов прошлых эпох. В настоящее время отсутствуют работы, пытающиеся проанализировать адаптивный смысл модификационной изменчивости анатомических параметров годовичного кольца от года к году. Вероятно, что помимо тератологической структуры годовичных колец, связанной с нарушением нормаль-

ной работы камбия, существуют и годовые кольца, чья анатомическая структура является адаптивной реакцией растения на те или иные условия природной среды в течение вегетационного сезона. Исследование данного вопроса, поиск возможности распознавать эти две группы случаев представляют фундаментальный интерес для дальнейшего развития методик дендроклиматических реконструкций.

Работы выполнены при финансовой поддержке РНФ (грант 14-17-00645) в Московском Государственном Университете леса в рамках научного сотрудничества с Институтом географии РАН.

Список литературы

1. Бюсен М. Строение и жизнь наших лесных деревьев // Перевод с разрешения автора А.Битриха. Под ред. Л.И. Яшнова. – С.-Пб.: Типография С.-Пб. градоначальства, 1906. – 376 с.
2. Ваганов Е.А., Терсков А.И. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. – Новосибирск: Наука, 1977. – 94 с.
3. Вихров В.Е. Исследование строения и технических свойств древесины в связи с типами леса // Вопросы лесоведения и лесоводства. – М.: АН СССР, 1954. – С. 317–325.
4. Гопис Ю.А., Казанцева Е.В., Коровин В.В., Корчагов С.А., Лаур Н.В., Мелехов В.И., Николаева Н.В., Погиба С.П., Робакидзе Е.А., Романовский М.Г., Румянцев Д.Е., Тарханов С.Н., Торлопова Н.В., Царев А.П., Шекалев Р.В. Производственный процесс и структура деревьев, древесины и дровостоев. Депонированная рукопись № 792 – В2006, ВИНТИ, 2006. – 106 с.
5. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. – М.: Лесная промышленность, 1974. – 421 с.
6. Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносков Г.А. Структурные аномалии стебля древесных растений. Издание второе, исправленное и дополненное. – М.: МГУЛ, 2003. – 280 с.
7. Коровин В.В., Румянцев Д.Е. Естественный отбор и перспективы искусственного отбора на скорость роста в популяциях хвойных пород // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. – 2007. – № 5 (54). – С. 50–54.
8. Косиченко Н.Е. Влияние генотипа – среды на формирование микроструктуры стебля и диагностика технических свойств, роста и устойчивости древесных растений. Автореф. дис. докт. биол. наук. – Воронеж, 1999. – 40 с.
9. Лобжанидзе Э.Д. Камбий и формирование годичных колец древесины. – Тбилиси: АН СССР, 1961. – 159 с.
10. Меняйло Л.Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. – Новосибирск: Наука, 1987. – 184 с.
11. Москалева В.Е. Строение древесины и его изменение при физических и механических воздействиях. – М.: АН СССР, 1957. – 166 с.
12. Перельгин А.М. Древесиноведение // Издание второе, переработанное и дополненное доц. Б.Н. Уголевым. – М.: Лесная промышленность, 1969. – 318 с.
13. Раздорский В.Ф. Архитектоника растений. – М.: Советская наука, 1955. – 431 с.
14. Румянцев Д.Е. Диагностика особенностей роста сосны и ели в южной Карелии с использованием методов дендрохронологии: дис... канд. биол. наук. – М., 2004. – 115 с.
15. Румянцев Д.Е. Потенциал использования дендрохронологической информации в лесной науке и практике: дис... докт. биол. наук. – М. 2011. – 354 с.
16. Румянцев Д.Е., Мельник П.Г., Александрова М.С. Генотипические компоненты изменчивости величины ради-

ального прироста // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. – 2006. – № 5 (47). – С. 124–128.

17. Румянцев Д.Е., Мельник П.Г., Степанова О.В. Дендрохронологически реконструированная динамика рангов по продуктивности и качеству древесины у разных провинций ели в географических культурах // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2007. – № 5 (54). – С. 109–113.

18. Румянцев Д.Е., Александрова М.С., Николаев Д.К. Сопряженность в кратковременной изменчивости ширины ранней и поздней древесины в годичных кольцах лиственниц в условиях Подмосквы // Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник. – 2009. – № 1. – С. 56–60.

19. Румянцев Д.Е., Епишков А.А., Черкашев А.В. Частота встречаемости коэффициента синхронности в ценопопуляциях сосны обыкновенной из Вологодской, Владимирской и Нижегородской областей // Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений: материалы Всерос. (с международным участием) научной конф. (Саранск, 20–22 нояб. 2014 г.). – Саранск, 2014. – С. 175–177.

20. Санаев В.Г. Анизотропия физико-механических свойств поверхности древесины // Труды II Международного симпозиума «Строение, свойства и качество древесины – 96», – М.: МГУЛ, 1996. – С. 219–223.

21. Серебряков В.К. Очерки истории ботаники. Часть первая. – М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Наркомпроса РСФСР, 1941. – 247 с.

22. Судачкова Н.Е. Камбиальная активность хвойных и ее регуляция // Научные исследования для лесов будущего. – М.: Наука, 1981. – С. 165–167

23. Тимирязев К.А. Жизнь растения: Десять общедоступных лекций // Акад. наук СССР. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1962. – 290 с.

24. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. – Л.: Наука, 1979. – 192 с.

25. Zimmermann M.H., Brown C.L. Trees: structure and function. Berlin-Heidelberg-New-York: Springer-Verlag, 1989. – 336 p.

References

1. Bjusgen M. Stroenie i zhizn' nashih lesnyh derev'ev // Perevod s razresheniya avtora A.Bitriha. Pod red. L.I. Jashnova. S.-Pb.: Tipografija S.-Pb. gradonachal'stva, 1906. 376 p.
2. Vaganov E.A., Terskov A.I. Analiz rosta drevya po strukture godichnyh kolec. Novosibirsk: Nauka, 1977. 94 p.
3. Vihrov V.E. Issledovanie stroeniya i tehniceskikh svojstv drevesiny v svjazi s tipami lesa // Voprosy lesovedeniya i lesovodstva. M.: AN SSSR, 1954. pp. 317–325.
4. Gopius Ju.A., Kazanceva E.V., Korovin V.V., Korchagov S.A., Laur N.V., Melehov V.I., Nikolaeva N.V., Pogiba S.P., Robakidze E.A., Romanovskij M.G., Rumjancev D.E., Tarhanov S.N., Torlopova N.V., Carev A.P., Shhekalev R.V. Produkcionnyj process i struktura derev'ev, drevesin i drevostoev Deponirovannaja rukopis' no. 792 V2006, VINITI, 2006. 106 p.
5. Lir H., Pol'ster G., Fidler G.-I. Fiziologija drevesnyh rastenij. M.: Lesnaja promyshlennost', 1974. 421 p.
6. Korovin V.V., Novickaja L.L., Kurnosov G.A. Strukturnye anomalii steblya drevesnyh rastenij. Izdanie vtoroe, ispravlennoe i dopolnennoe. M.: MGUL, 2003. 280 p.
7. Korovin V.V., Rumjancev D.E. Estestvennyj otbor i perspektivy iskusstvennogo otbora na skorost' rosta v populjacijah hvojnyh porod // Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa. Lesnoj vestnik. 2007. no. 5 (54). pp. 50–54.
8. Kosichenko N.E. Vlijanie genotipa sredy na formirovanie mikrostruktury steblya i diagnostika tehniceskikh svojstv, rosta i ustojchivosti drevesnyh rastenij. Avto-ref. dis. dokt. biol. nauk. Voronezh, 1999. 40 p.

9. Lobzhanidze Je.D. Kambij i formirovanie godichnyh kolec drevesiny. Tbilisi: AN GSSR, 1961. 159 p.
10. Menjajlo L.N. Gormonal'naja reguljacija ksilogeneza hvojnyh. Novosibirsk: Nauka, 1987. 184 p.
11. Moskaleva V.E. Stroenie drevesiny i ego izmenenie pri fizicheskikh i mehanicheskikh vozdeystvijah. M.: AN SSSR, 1957. 166 p.
12. Pereygin A.M. Drevesinovedenie // Izdanie vtoroe, pererabotannoe i dopolnennoe doc. B.N. Ugolevym. M.: Lesnaja promyshlennost', 1969. 318 p.
13. Razdorskij V.F. Arhitektonika rastenij. M.: Sovetskaja nauka, 1955. 431 p.
14. Rumjancev D.E. Diagnostika osobennostej rosta sosny i eli v juzhnoj Karelii s ispol'zovaniem metodov dendrochronologii: dis... kand. biol. nauk. M., 2004. 115 p.
15. Rumjancev D.E. Potencial ispol'zovaniya dendrochronologicheskoj informacii v lesnoj nauke i praktike: dis... dokt. biol. nauk. M. 2011. 354 p.
16. Rumjancev D.E., Mel'nik P.G., Aleksandrova M.S. Genotipicheskie komponenty izmenchivosti velichiny radial'nogo prirosta // Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa. Lesnoj vestnik. 2006. no. 5 (47). pp. 124–128.
17. Rumjancev D.E., Mel'nik P.G., Stepanova O.V. Dendrochronologicheski rekonstruirovannaja dinamika rangov po produktivnosti i kachestvu drevesiny u raznyh provinencij eli v geograficheskikh kul'turah // Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa Lesnoj vestnik. 2007. no. 5 (54). pp. 109–113.
18. Rumjancev D.E., Aleksandrova M.S., Nikolaev D.K. Sopryazhennost' v kratkovremennoj izmenchivosti shiriny rannej i pozdnej drevesiny v godichnyh kol'cah listvennic v uslovijah Podmoskov'ja // Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa Lesnoj vestnik. 2009. no. 1. pp. 56–60.
19. Rumjancev D.E., Epishkov A.A., Cherakshev A.V. Chastota vstrechaemosti koeficienta sinhronnosti v cenopopuljacijah sosny obyknovnoj iz Vologodskoj, Vladimirskoj i Nizhegorodskoj oblastej // Biologicheskie aspekty rasprostraneniya, adaptacii i ustojchivosti rastenij: materialy Vseros. (s mezhdunarodnym uchastiem) nauchnoj konf. (Saransk, 20–22 nojab. 2014 g.). Saransk, 2014. pp. 175–177.
20. Sanaev V.G. Anizotropija fiziko-mehaničeskikh svojstv poverhnosti drevesiny // Trudy II Mezhdunarodnogo simpoziuma «Stroenie, svojstva i kachestvo drevesiny 96», M.: MGUL, 1996. pp. 219–223.
21. Serebrjakov V.K. Očerki istorii botaniki. Čast' pervaja. M.: Gosudarstvennoe učeбно-pedagogičeskoe izdatel'stvo Narkomprosa RSFSR, 1941. 247 p.
22. Čudachkova N.E. Kambial'naja aktivnost' hvojnyh i ee reguljacija // Nauchnye issledovaniya dlja lesov budushhego. M.: Nauka, 1981. pp. 165–167
23. Timirjazev K.A. Zhizn' rastenija: Desjat' obshhedostupnyh lekcij // Akad. nauk SSSR. M.: Izd-vo Akad. nauk SSSR, 1962. 290 p.
24. Čavčavadze E.S. Drevesina hvojnyh. L.: Nauka, 1979. 192 p.
25. Zimmermann M.H., Brown C.L. Trees: structure and function. Berlin-Heidelberg-New-York: Springer-Verlag, 1989. 336 p.

Рецензенты:

Коровин В.В., д.б.н., профессор, профессор кафедры селекции, генетики и дендрологии МГУ леса, г. Мытищи;

Чернышенко О.В., д.б.н., профессор, заведующая кафедрой ботаники и физиологии растений МГУ леса, г. Мытищи.

Работа поступила в редакцию 12.02.2015.