

На правах рукописи



Белокопытова Лилиана Владимировна

Трахеидограммы как инструмент анализа влияния внутренних и внешних факторов на формирование анатомической структуры годичных колец хвойных деревьев

Специальность 03.02.08 – Экология (биология) (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Красноярск – 2020

Работа выполнена в Хакасском техническом институте – филиале ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет»

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
доцент **Бабушкина Елена Анатольевна**

Официальные оппоненты: **Николаев Анатолий Николаевич**,
доктор биологических наук, доцент,
ФГАОУ ВО Северо-Восточный
федеральный университет им.
М. К. Аммосова, ректор

Кирдянов Александр Викторович,
доктор биологических наук, Институт
леса им. В. Н. Сукачева СО РАН –
обособленное подразделение ФИЦ КНЦ
СО РАН, лаборатория структуры
древесных колец, старший научный
сотрудник

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных
УрО РАН

Защита состоится 02 марта 2021 года в 10.00 часов на заседании диссертационного совета Д 999.119.02 на базе ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет», ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук» по адресу: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, д. 79, ауд. Р8-06.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет» и на сайте организации <http://www.sfu-kras.ru>.

Автореферат разослан «___» _____ 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
канд. биол. наук



Лариса Александровна Г,лущенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изменчивость радиального прироста (ширины годичных колец) древесных растений уже более ста лет используются в археологии, климатологии, экологии и других науках, рассматривающих историю изменений в природных системах. Годичные кольца деревьев дают возможность работать с точными календарными датами, что привлекает внимание вследствие их широкого распространения и возможности более детального анализа (Fritts, 1976; *Methods of Dendrochronology...*, 1990; Ваганов, Шашкин, 2000). В последние годы в связи с развитием цифровых технологий формируется направление количественной анатомии древесины, в котором для индикации внешних событий в дополнение к ширине годичного кольца используются параметры его клеточной структуры (Силкин, 2010; Gärtner et al., 2015; von Arx et al., 2016; Prendin et al., 2017; Peters et al., 2018). С этой точки зрения удобным объектом являются хвойные деревья, имеющие регулярную, легко описываемую количественно анатомическую структуру.

От гистометрических параметров (размеров клеток и их элементов) зависят функциональные возможности ксилемы. В ранней древесине, основной функцией которой является водопроведение, эти параметры обуславливают гидравлическую архитектуру растения (Fonti et al., 2010; Martin-Benito et al., 2013; Olano et al., 2014), важную для понимания адаптации деревьев к потеплению климата при недостатке увлажнения. Во второй половине сезона формируется более плотная поздняя древесина, анатомические параметры которой не только обуславливают механическую прочность ксилемы, но и являются показателями аккумуляции углерода в древесных растениях. Это важно, так как лесные экосистемы являются одной из важнейших составляющих углеродного цикла, параметры которого также подвержены климатическим изменениям (Churkina et al., 2005; Castagneri et al., 2018).

Тем не менее, ксилема является лишь малой частью сложной системы, которой является древесное растение как единый организм. Поэтому ее формирование происходит не только под прямым и косвенным влиянием факторов окружающей среды, но также связано с другими происходящими в растении процессами. Габитус растения, наличие запасов питательных веществ в других тканях, генотип – все эти внутренние факторы также вносят свой вклад в реакцию процессов ксилогенеза на внешние условия. Поэтому расшифровка сложных, зачастую видоспецифичных механизмов взаимодействия внутренних и внешних факторов в процессе формирования ксилемы в настоящее время находится в фокусе исследований количественной анатомии древесины (von Arx et al., 2018; Babushkina et al., 2019; Büntgen, 2019).

Цель исследования: по длительным временным рядам анатомических параметров годичных колец оценить вклад внутренних и внешних факторов в формировании годичных колец хвойных.

Задачи исследования:

1. Измерить трахеидограммы годичных колец у деревьев сосны обыкновенной, ели сибирской и кедра сибирского за длительные промежутки времени (50 лет).

2. Количественно оценить взаимосвязи между численностью клеток в годичном кольце, их радиальным размером и толщиной стенки у трех видов хвойных.

3. Оценить устойчивость взаимосвязей базовых анатомических параметров вдоль высотных трансектов и выявить их видоспецифические особенности.

4. Рассмотреть зависимость отклика анатомических параметров годичных колец на ведущие климатические факторы (температуру и осадки) от высоты места произрастания.

5. Выявить и оценить изменения в анатомической структуре годичных колец хвойных в ответ на длительное потепление климата.

6. Определить перспективы дендроклиматического анализа трахеидограмм годичных колец хвойных.

Защищаемые положения

1. Внутренние факторы оказывают существенное влияние на анатомическую структуру годичных колец хвойных вне зависимости от условий произрастания. Внешние условия (в первую очередь климат в течение вегетационного сезона) модифицируют трахеидограммы годичных колец исследованных видов хвойных (сосна обыкновенная, ель сибирская, кедр сибирский). При этом наиболее выраженный климатический отклик наблюдается в численности клеток ранней и поздней древесины, радиальных размерах трахеид и толщине их стенок в поздней древесине.

2. Анализ климатического отклика структуры годичных колец выявил ключевые интервалы сезона, условия которых определяют базовые анатомические параметры. При этом вдоль высотного градиента четко прослеживается смена факторов, лимитирующих рост и формирование структуры годичных колец, с увлажнения на теплообеспеченность.

3. Региональное потепление отчетливо отражается в трахеидограммах годичных колец ели в средне- и высокогорном поясе высотного трансекта, выражаясь в увеличении толщины клеточной стенки и, следовательно, увеличении аккумулярования древесного вещества вследствие повышения длительности ксилогенеза.

Научная новизна. В данной работе для описания внутрисезонной изменчивости и последовательности формирования структуры годичного кольца был использован метод трахеидограмм как новый инструмент для косвенного исследования закономерностей формирования годичных колец. Было апробировано несколько новых подходов для оценки базовых характеристик анатомической структуры древесины на основе трахеидограмм. Эти подходы позволили оценить влияние внутренних и внешних факторов на характеристики трахеидограмм, а также выявить интервалы сезона, в течение которых проявляется значимое влияние ведущих климатических факторов на те или иные особенности анатомической структуры годичного кольца. Такой комплексный анализ открывает новые возможности более детального исследования механизмов, участвующих в ксилогенезе, и показывает перспективы использования длительных временных рядов анатомических

параметров, построенных на базе трахеидограмм, в физиологических и дендроэкологических исследованиях.

Теоретическая и практическая значимость. Теоретическая значимость работы в основном связана с оценками относительного вклада внутренних и внешних факторов в формирование базовых параметров анатомии древесины хвойных: радиальных размеров и толщины клеточной стенки. Первый из этих параметров обуславливает водопроводящую функцию ксилемы, второй важен с точки зрения отложения древесного вещества в стволах деревьев и обеспечения функции механической прочности ксилемы. Показано, что колебания внешних условий в большей степени влияют на скорость продукции клеток и на толщину стенки трахеид поздней древесины и имеют меньший вклад в изменчивость радиальных размеров клеток, особенно в ранней древесине.

Одним из практически значимых результатов работы является выявленное воздействие регионального и локального потепления климата на структуру годичных колец. Увеличение длительности утолщения клеточных стенок в поздней древесине, выявленное на примере ели сибирской в высокогорном и среднегорном поясе вдоль высотного трансекта, увеличивает аккумуляцию углерода в стволах деревьев даже при стабильном радиальном приросте. Этот результат при пространственном масштабировании может значительно скорректировать оценки депонирования углерода высокогорными лесами Сибири, что невозможно получить другими методами (например, таксационными или дистанционными).

Личный вклад автора. Сбор и обработка материала, измерение радиального прироста и анатомических параметров древесины, датировка, систематизация и математический анализ данных проведены при непосредственном участии автора. Определение целей и задач данного исследования, подбор материала, его обработка и интерпретация полученных результатов выполнены автором самостоятельно.

Апробация результатов. Основные положения диссертационной работы апробированы на конференциях и других научных мероприятиях российского и международного уровня: Международная научная школа-конференция студентов и молодых ученых «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий» (Абакан, 2009, 2010, 2013-2016); Всероссийская молодежная научная конференция «Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии» (Томск, 2010); Международная научно-техническая конференция «Наука, образование, производство в решении экологических проблем» (Уфа, 2010, 2012); Международная научно-практическая конференция «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2010); Международная научно-практическая конференция «Ботанические чтения» (Ишим, 2011, 2012); Международная научно-практическая конференция «Глобализация науки: проблемы и перспективы» (Уфа, 2014); Международная дендрохронологическая конференция «РусДендро» (Бишкек, 2014, Барнаул, 2017); Молодежная площадка «Экология жизни. Здоровое поколение. Экосистемы Сибири» Международного культурно-туристского форума «Историко-культурное наследие как ресурс социокультурного развития»

(Черемушки, 2017); International Summer School “Tree Rings, Climate, Natural Resources, and Human Interaction” (Абакан, 2013, Черемушки, 2018); International Summer School “Plant Ecology and Digital Wood Anatomy” (Черемушки, 2016); Le stadium Conference “Wood Formation and Tree Adaptation to Climate” (Франция, Орлеан, 2018); Conference IBFRA18 “Cool Forests at Risk. The Critical Role of Boreal and Mountain Ecosystems for People, Bioeconomy, and Climate” (Австрия, Лаксенбург, 2018); Asian Dendrochronology Conference “AsianDendro” (Индия, Лакхнау, 2019).

Публикации. По материалам диссертации опубликована 21 работа, в том числе 7 статей в рецензируемых журналах, индексируемых в базах Web of Science, Scopus и рекомендуемых ВАК России для опубликования научных результатов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, основных выводов и списка литературы, изложена на 157 страницах и иллюстрирована 13 таблицами и 32 рисунками. Список литературы включает 309 наименований, в том числе 259 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю, к.б.н., доценту Е.А. Бабушкиной, а также идейному вдохновителю научно-исследовательской деятельности научно-образовательной лаборатории «Дендрэкология и экологический мониторинг» ХТИ – филиала СФУ академику РАН Е.А. Ваганову за советы, помощь и содействие на всех этапах работы. Благодарность выражается Д.Ф. Жирновой, Т.В. Костяковой и техническому персоналу лаборатории за моральную поддержку и участие в работе над материалами исследования, особенно в весьма трудоемком и ответственном процессе получения препаратов тонких срезов древесины и проведения первичных анатомических измерений. За плодотворное сотрудничество и поддержку автор выражает признательность коллегам и соавторам: к.б.н. М.В. Фонти (Брюхановой), д.т.н. В.В. Шишову, И.И. Тычкову, PhD А. Арсаку, а также зарубежным коллегам Prof. R. Touchan, Prof. D. Meko, Dr. I. Panyushkina (University of Arizona, США), Dr. P. Fonti, Prof. F. Schweingruber (WSL, Швейцария); Dr. S.K. Shah (Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Индия). За разрешение и помощь в проведении полевых работ на территории ФГБУ Национального парка «Шушенский бор» автор благодарит директора В.А. Толмачева и сотрудников парка.

Работа проведена при финансовой поддержке проектов РФФИ 15-05-01666, 15-04-01628, 17-04-00315, РФФИ 18-74-10048, а также поддержана в рамках государственного задания СФУ (№5.7917.2013).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Анатомия годичных колец как отражение сезонной динамики роста древесных растений

Рассмотрены преимущества и недостатки ширины годичных колец (*TRW*) как источника косвенных данных об окружающей среде (Fritts, 1976; Методы дендрохронологии..., 2000; Fonti et al., 2010), позволяющего реконструировать с сезонным и годовым разрешением колебания ведущих экологических

факторов: весенне-летних температур (Ваганов и др., 1997; Opala et al., 2016), сезонного или годового количества осадков (Touchan et al., 2008, 2011; Chen et al., 2012), годового стока рек и уровня озер (Meko, Graybill, 1995; Matskovsky et al., 2010; DeRose et al., 2014) и т.д. Потребность в повышении временного разрешения и развитие методологии привели к использованию в этой области других характеристик годичного кольца: ширины ранней и поздней древесины (Lebourgeois et al., 2000; Meko et al., 2001, 2013), плотности древесины (Schweingruber, 1983, 1996; D'Arrigo et al., 1992; Battipaglia et al., 2010a), ее изотопного состава (Gagen et al., 2007; Брюханова и др., 2011). Высокую детализацию анализа обеспечивает количественная анатомия древесины, т.е. измерения параметров отдельных клеток ксилемы (Rossi et al., 2016; Castagneri et al., 2017).

Размеры и доля различных анатомических элементов в структуре ксилемы во многом определяют ее функциональные особенности (Ваганов и др., 1985; Lachenbruch, McCulloh, 2014). Ксилема хвойных состоит в основном из радиальных рядов трахеид, последовательно продуцируемых камбием (Чавчавадзе, 1979; Larson, 1994; Vaganov et al., 2006). Основной функцией крупных тонкостенных трахеид ранней древесины является водопроведение (Martin-Benito et al., 2013; Olano et al., 2014). Мелкие толстостенные клетки поздней древесины обеспечивают механическую прочность и аккумуляцию углерода (Бенькова, Бенькова, 2006; Смирнова и др., 2012; Björklund et al., 2017). Границу между ранней и поздней древесиной при исследованиях определяют, используя эмпирические правила, например критерий Морка (Mork, 1928; Denne, 1989), который часто адаптируют к конкретному виду и условиям местообитания (Rozenberg et al., 1999; Свидерская и др., 2011).

При формировании годичного кольца дифференцировка трахеид последовательно проходит три этапа: деление или продукция клеток, их рост растяжением, отложение и лигнификация вторичной клеточной стенки (Ваганов, Шашкин, 2000; Rossi et al., 2006a; Carteni et al., 2018). Конечными результатами этих этапов являются соответственно количество трахеид в радиальном ряду, их радиальный диаметр и площадь или толщина клеточной стенки. Сроки дифференцировки сдвигаются для каждой последующей клетки (Olano et al., 2012; Vaganov et al., 2011), поэтому в их анатомических характеристиках последовательно записывается информация о воздействующих на них условиях среды (Ваганов, Шашкин, 2000; Eilmann et al., 2011).

Кинетика сезонного роста реагирует на климатические колебания изменением длительности и скорости этапов дифференцировки клеток (Prislan et al., 2013; Balducci et al., 2016), что транслируется в их итоговые гистометрические параметры (Yasue et al., 2000; Biondi, 2016). Для анализа этого влияния могут быть использованы несколько методологических подходов. Первый подход – использование длительных хронологий средних или экстремальных значений гистометрических параметров (Olano et al., 2012; Arzac et al., 2018). Второй вариант – это анализ изменения бимодального статистического распределения клеток в кольцах по их гистометрическим параметрам в связи с условиями местообитания или климатическими

особенностями сезона (Fonti, Babushkina, 2016; Khansaritoreh et al., 2018). Третьим подходом является анализ трахеидограмм. Для нивелирования вариации продукции клеток и статистического разброса измеряемых параметров используют усреднение трахеидограмм по нескольким радиальным рядам с предварительным нормированием (сжатием/растяжением) к фиксированному количеству клеток (Vaganov, 1990) или разбивкой кольца на зоны или сектора (Carrer et al., 2017; Castagneri et al., 2017). Нормирование многолетнего массива трахеидограмм позволяет получить длительные «клеточные» хронологии, которые можно использовать в дендроклиматическом анализе (Kirilyanov et al., 2003; Panyushkina et al. 2003; Ziaco, Biondi, 2016).

В исследованиях кинетики сезонного роста были сделаны некоторые обобщения о сроках и скоростях процессов дифференцировки трахеид (Horacek et al., 1999; Rossi et al., 2006b, 2011; Camarero et al., 2010), выявлены пороговые температуры и влажность для начала и окончания ростовых процессов (Rossi et al., 2008a, 2013; Ren et al., 2015, 2018), связь перехода к формированию поздней древесины с завершением первичного роста (Antonova, Stasova, 1997; Carteni et al., 2018) и фотопериодом (Бенькова, Шашкин, 2000; Petterle et al., 2013). В связи с необходимостью для анализа сезонной кинетики роста трудоемких и ограниченных по времени прямых наблюдений, альтернативным подходом является косвенная оценка процессов дифференцировки трахеид по длительным «клеточным» хронологиям, их взаимосвязям между собой (Ваганов, Шашкин, 2000) и с факторами окружающей среды (Бабушкина и др., 2010, 2019; Carrer et al., 2017; Arzac et al., 2018).

Гистометрические параметры древесины являются важным источником данных об адаптации деревьев к изменениям окружающей среды, особенно в экстремальных условиях (Davi et al. 2006; Anderegg et al., 2013; Cailleret et al., 2017; Castagneri et al. 2018). В этом отношении перспективным полигоном является Южная Сибирь. Представляло интерес рассмотреть в этом регионе изменчивость анатомической структуры хвойных вдоль широтно-высотного трансекта от семиаридных условий до верхней границы леса.

ГЛАВА 2. Материал и методики исследования

Исследование проводили в Хакасско-Минусинской котловине и на хр. Борус Западных Саян. По причине недостаточного увлажнения в условиях континентального климата, основной массив лесов в регионе располагается в горах (Коропачинский, 1975; Поликарпов и др., 1986; Chytrý et al., 2008). Большую часть территории котловины (200-600 м н.у.м.) занимают степи и сельскохозяйственные угодья, в предгорьях сменяющиеся смешанными лесами: *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., в окрестностях водных объектов – *Picea obovata* Ledeb.; в степной зоне также расположены обособленные основные ленточные боры с березой и осинкой (Макунина, 2010, 2016). На хр. Борус лесные массивы начинаются в предгорьях (300-400 м н.у.м.), с высотой смешанные леса сменяются хвойными, поднимающимися до 1300-1500 м н.у.м. Помимо вышеупомянутых видов, распространены *Abies sibirica* Ledeb. и *Pinus sibirica* Du Tour.

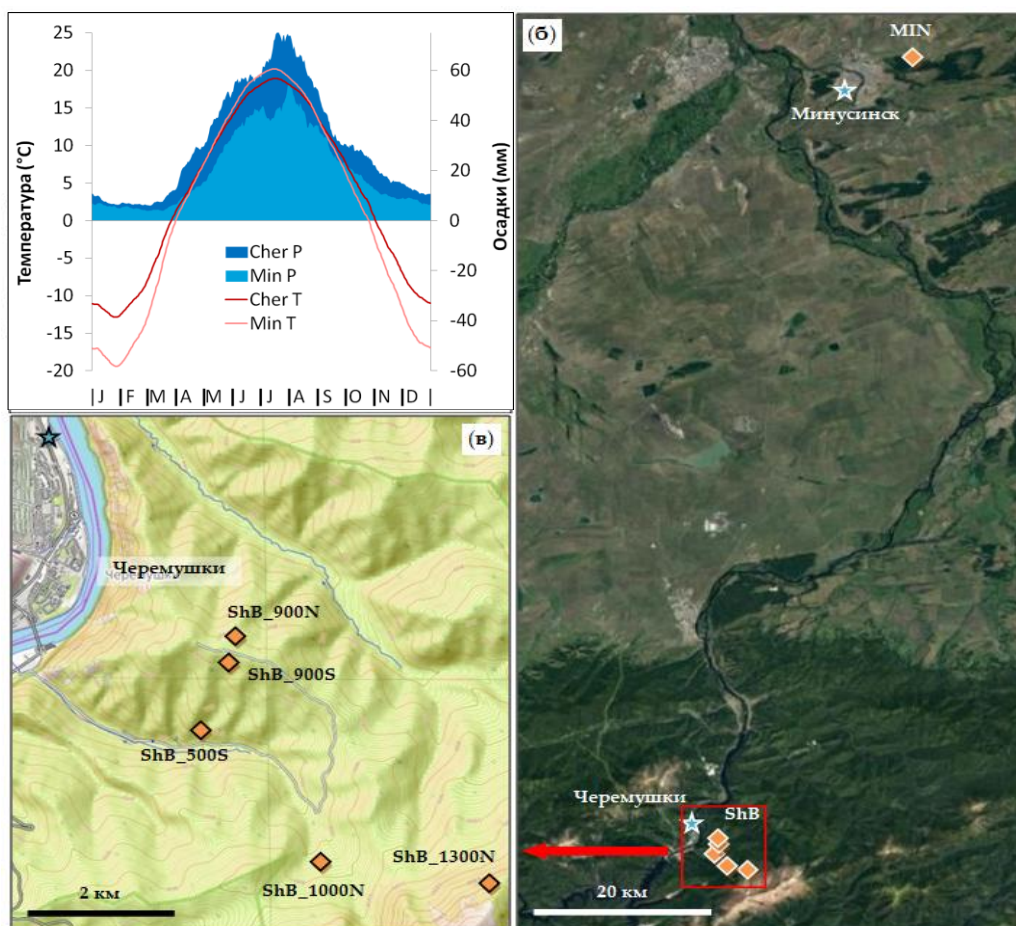


Рисунок 1. Район исследования: а) климатограммы метеостанций Минусинск (Min) и Черемушки (Cher): 21-дневные сглаженные кривые температур (Т) и осадков (Р); б) спутниковая карта; в) рельефная карта хр. Борус. Отмечено расположение метеостанций (звезды) и участков сбора материала (ромбы)

В исследовании использовали месячные и суточные ряды средней температуры воздуха (Т) и суммы осадков (Р) метеостанций Минусинск, Таштып, Черемушки (Рис. 1). На основе массива суточных данных были рассчитаны скользящие ряды средней температуры и количества осадков с окном 15-21 день и шагом 1 день. Климат региона исследования резко континентальный (Алисов, 1956) с большими суточными и сезонными перепадами температур. В Хакасско-Минусинской котловине среднегодовая температура от -1.5°C до $+4.1^{\circ}\text{C}$, среднегодовая сумма осадков 260-580 мм с выраженным летним максимумом. В горах годовое количество осадков увеличивается с высотой от 360-540 мм в предгорьях до 1000-1400 мм на верхней границе леса, температуры падают на $0.4-0.65^{\circ}\text{C}$ на 100 м высоты в зависимости от сезона. После 1980 г. (строительство плотины и запуск СШ ГЭС) континентальность климата на хр. Борус была смягчена, зимние температуры увеличились на 4°C . Сбор дендрохронологических материалов (кernов) *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Pinus sibirica* проводили на склонах разной ориентации вдоль высотного трансекта в национальном парке «Шушенский Бор» на хр. Борус (ShB) и в семиаридных условиях в Минусинском бору (MIN) (Рис. 1, Табл. 1). Сбор образцов, измерение TRW на

установке LINTAB 5 в программе TSAPwin (Rinn, 1996) и перекрестная датировка в программе COFECHA (Holmes, 1983, 1994) были проведены стандартными методами дендрохронологии (Methods of Dendrochronology..., 1990). Из образцов для анатомических измерений было отобрано по 5 кернов на участок. Для них получили окрашенные сафранином и астра-блю тонкие поперечные срезы (15-20 мкм). На их микрофотографиях (200×) в программе Lineyka (Силкин, 2010) были произведены измерения в 5 радиальных рядах клеток для каждого кольца следующих анатомических параметров: количество клеток (N), радиальный диаметр трахеид (D) и толщина клеточной стенки (CWT). На основе полученных параметров рассчитали площадь клеточной стенки (CWA) и геометрическую плотность древесины ρ . Трахеидограммы нормировали по методике (Vaganov, 1990) к 15 клеткам и усредняли для каждого дерева и участка. Для разделения зон ранней и поздней древесины использовали пороговые значения отношения $k = CWT / D$, эмпирически определенные для каждого участка и вида (адаптация критерия Морка), затем для каждой зоны рассчитали средние значения анатомических параметров. Также использовали средние и максимальные значения D и CWT по кольцу, суммарную площадь клеточных стенок и среднюю плотность, соотношение ранней и поздней древесины. В анализе использовали статистические методы корреляционного, регрессионного и кластерного анализа. Расчеты проводились в программах Microsoft Excel и STATISTICA (<http://statsoft.ru/>).

Таблица 1

Участки сбора материала

Участок	Широта	Долгота	Высота, м н.у.м.	Склон	Вид
ShB_1300N	52.81°N	91.51°E	1300-1350	сев.	<i>Pinus sylvestris</i> <i>Picea obovata</i> <i>Pinus sibirica</i>
ShB-1000N	52.80°N	91.48°E	950-1000	сев.	<i>Picea obovata</i>
ShB_900N /	52.84°N	91.46°E	900-950	сев.	<i>Pinus sylvestris</i>
ShB_900S	52.84°N	91.46°E	900-950	южн.	<i>Pinus sylvestris</i>
ShB_500S	52.83°N	91.45°E	500-550	южн.	<i>Pinus sylvestris</i>
ShB_500N	52.83°N	91.45°E	500-550	сев.	<i>Picea obovata</i>
MIN	53.72°N	91.87°E	~300	нет	<i>Pinus sylvestris</i>

ГЛАВА 3. Внутренние и внешние факторы в формировании анатомической структуры годичных колец сосны вдоль высотного трансекта

В данной главе были проанализированы массивы данных по анатомии древесины сосны обыкновенной вдоль трансекта, включающего четыре участка на хр. Борус (ShB_500S, ShB_900S, ShB_900N, ShB_1300N) и участок MIN. Были проанализированы локальные хронологии характеристик ранней (ew), поздней древесины (lw) и годичного кольца в целом, включая доли ранней (EWR) и поздней древесины (LWR).

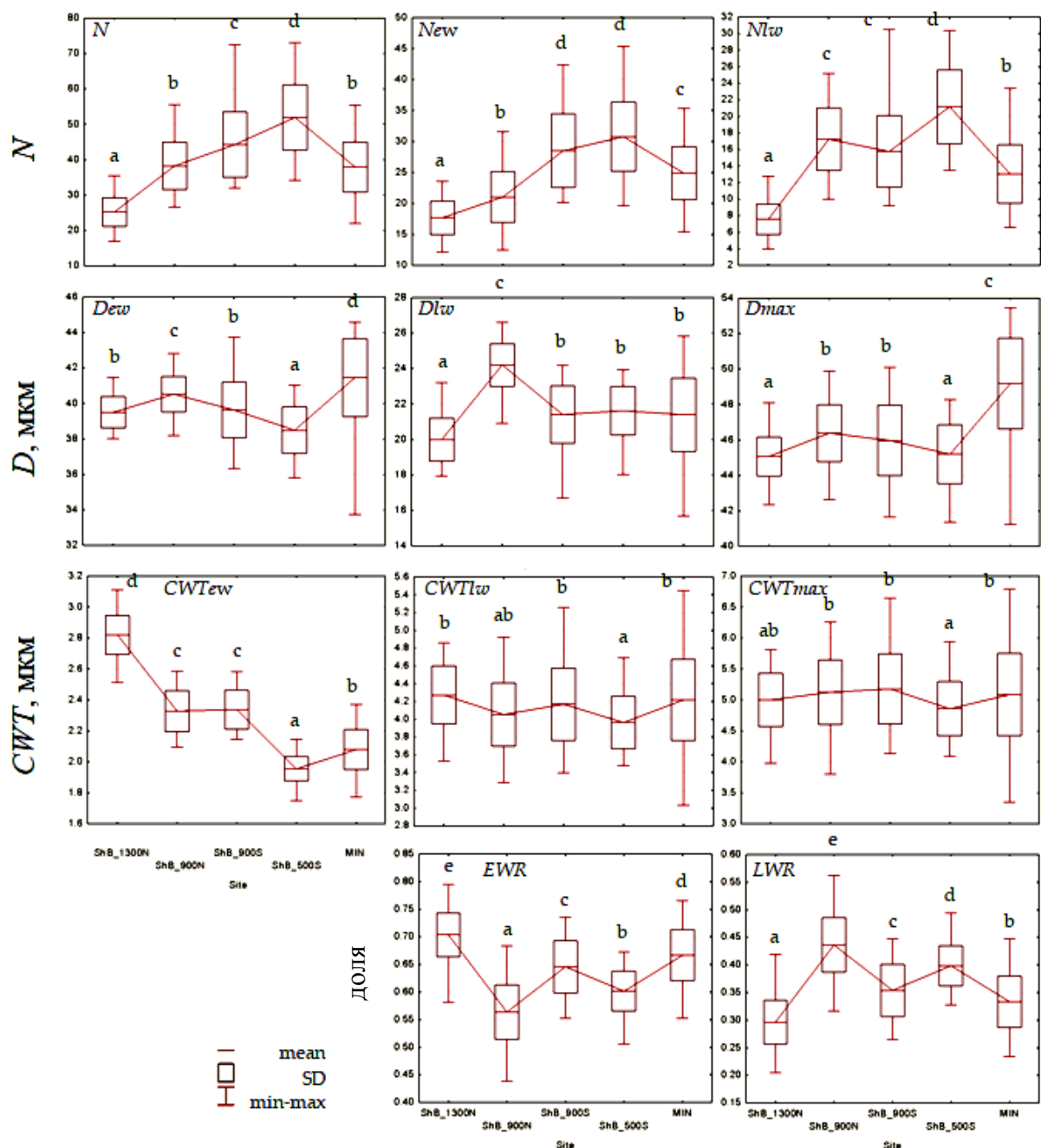


Рисунок 2. Изменчивость анатомических параметров древесины сосны вдоль градиента. Значения, отмеченные одинаковыми символами, не различаются на уровне $p=0.05$

В пределах Шушенского бора *N*, *New*, *Nlw* возрастает синхронно с теплообеспеченностью / засушливостью (Рис. 2). Все параметры *D* имеют колоколообразную кривую значений, соответствующую закону минимума Либиха, и максимальны на участке ShB_900N. Подобная, но менее выраженная картина наблюдается у *CWTmax* и *CWTlw*; *CWTew* падает с повышением теплообеспеченности. В Минусинском бору закономерности нарушаются: падает продукция клеток, возрастают размеры клеток и толщина стенок во всех зонах. Близко расположенные участки Шушенского бора можно считать принадлежащими к одной популяции (King et al., 2013a). С другой стороны, участок MIN находится в изолированном лесном массиве на расстоянии более

100 км. Можно предположить, что в полностью расположенном в степной зоне Минусинском бору сосна генетически адаптирована к дефициту увлажнения, а в горных лесах возможности генетической адаптации деревьев к экстремумам границ ареала ограничены скрещиванием деревьев, произрастающих в разнообразных условиях обитания. Соответственно, деревья на участке MIN принадлежат к другому экотипу, что обуславливает отличающиеся значения анатомических параметров (Matisons et al., 2019). Пространственная изменчивость продукции клеток может быть связана с теплообеспеченностью, регулирующей скорости химических процессов, в том числе роста (Körner, 2003, 2009, 2016), и только в сухих условиях (MIN) эта зависимость сменяется на лимитирование по увлажнению.

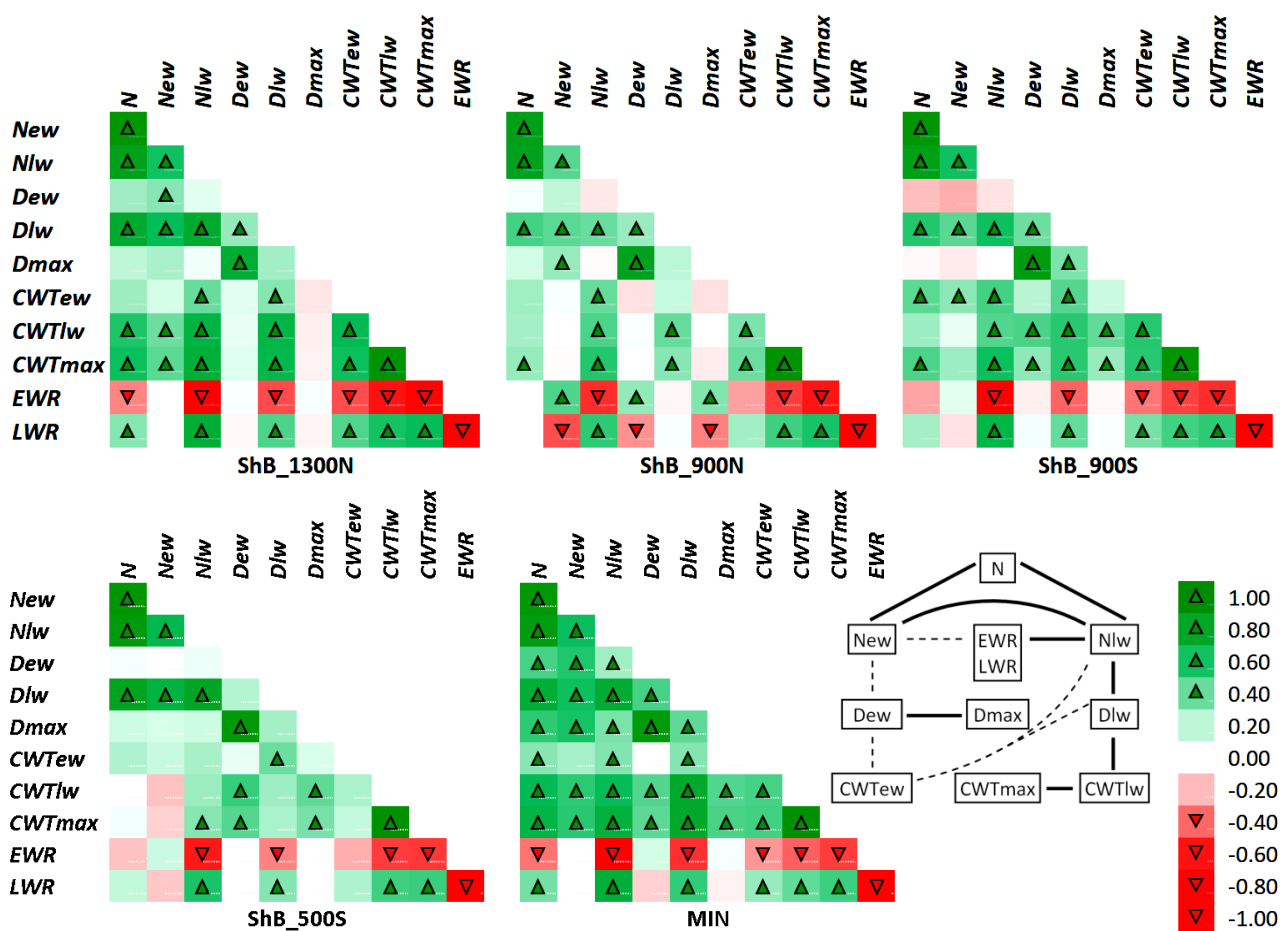


Рисунок 3. Корреляции между анатомическими параметрами древесины сосны на каждом участке. Отмечены значимые корреляции ($p < 0.05$). Приведена схема стабильных тесных (сплошные линии) и слабых (штриховые линии) связей

В пределах каждого участка были рассчитаны корреляции всех исследуемых параметров между собой (Рис. 3). На всех участках *New* и *Nlw* тесно коррелируют между собой ($r = 0.44-0.67$). Взаимосвязи $N \times D$, $D \times CWT$ в ранней древесине слабые, значимые корреляции только $N \times D$ на участках ShB_1300N (0.33) и MIN (0.57). В поздней древесине взаимосвязи сильнее: $r(N,D) = 0.39-0.81$, $r(D,CWT) = 0.28-0.79$. *CWTew* коррелирует с *Nlw* (0.25-0.48) и *Dlw* (0.18-0.44). Корреляции $Dmax \times Dew$ составляют 0.76-0.91 и

увеличиваются с дефицитом увлажнения. Корреляции $CWT_{max} \times CWT_{lw}$ максимальны: 0.95-0.97. EWR и LWR сильнее зависят от Nlw ($r = \pm 0.53-0.76$), их связь с New значима только на участке ShB_900N (± 0.46). Корреляции хронологий одного параметра между участками выражены слабо.

Воздействие температуры и осадков в течение вегетационного сезона на параметры древесины сосны имеет противоположное направление (Рис. 4). На верхней границе леса (ShB_1300N) воздействие температур положительно, осадков – отрицательно; в сухом лесу (MIN) реакция противоположна; в средней части градиента климатический отклик плавно переходит от одного типа к другому. В ранней древесине климатические факторы влияют на New с начала мая до 20 июля. Климатический отклик D_{max} и D_{ew} сходен с New , лимитирование температурой наблюдается на участке ShB_1300N . Климатический отклик CWT_{ew} – отрицательное влияние осадков везде, кроме MIN, и слабое отрицательное влияние температур на засушливых участках. В поздней древесине климатическое воздействие на Nlw наблюдается с мая по начало августа. В Dlw климатическое влияние выражено в июле и первой половине августа, лимитирование по температуре значимо отмечается и на ShB_900N . В CWT_{max} и CWT_{lw} положительное влияние температур и отрицательное осадков наблюдается на всех участках Шушенского бора, сдвигаясь на более поздние даты по мере повышения теплообеспеченности; в Минусинском бору реакция параметров CWT на климатические факторы сходна с Dlw .

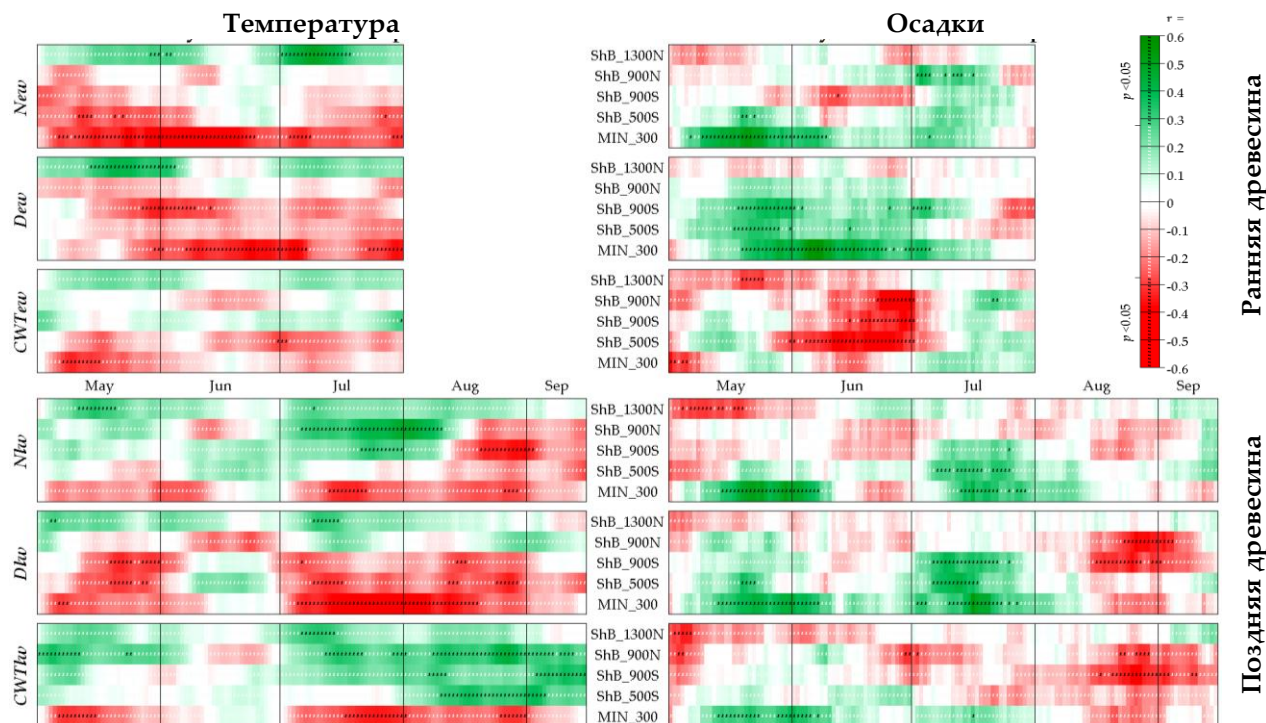


Рисунок 4. Корреляции между анатомическими параметрами древесины сосны (выборочно) и 21-дневными скользящими рядами температуры и осадков. Отмечены значимые корреляции ($p < 0.05$)

Различия между участками ShB_900N и ShB_900S сильнее выражены ближе к началу сезона и на ранних стадиях ксилогенеза. Несмотря на сходство температуры воздуха и количества получаемых осадков, различие в освещенности противоположных склонов приводит к расхождению в температуре поверхностей и потерям влаги (Zhirkova et al., 2020). Деревья южного склона растут быстрее за счет теплообеспеченности, но более подвержены водному стрессу в мае-июне. Июль-август в районе исследования менее засушливы, что уменьшает это различие. В целом, для внутренней части ареала сосны климатическая регуляция структуры ксилемы в течение вегетационного сезона постепенно смещается с лимитирования доступностью влаги к лимитированию теплообеспеченностью.

На участке MIN анатомическую структуру древесины сосны рассмотрели более детально: из нормированных трахеидограмм *D* и *CWT* были получены по 15 длительных локальных хронологий этих параметров (Рис. 5а). Корреляции между хронологиями одного параметра максимальны для соседних позиций и достигают 0.94 для *D* и 0.97 для *CWT*. По мере увеличения расстояния между позициями клеток корреляции быстро уменьшаются. При сравнении клеток ранней и поздней древесины корреляции практически не значимы.

В климатическом отклике хронологий *D* ясно просматривается плавный временной сдвиг воздействия климатических факторов для последовательных клеток (Рис. 5б): для первых позиций это май – середина июня, в середине кольца – почти с начала июня и до середины июля, в конце годичного кольца влияние климатических факторов сдвигается на август.

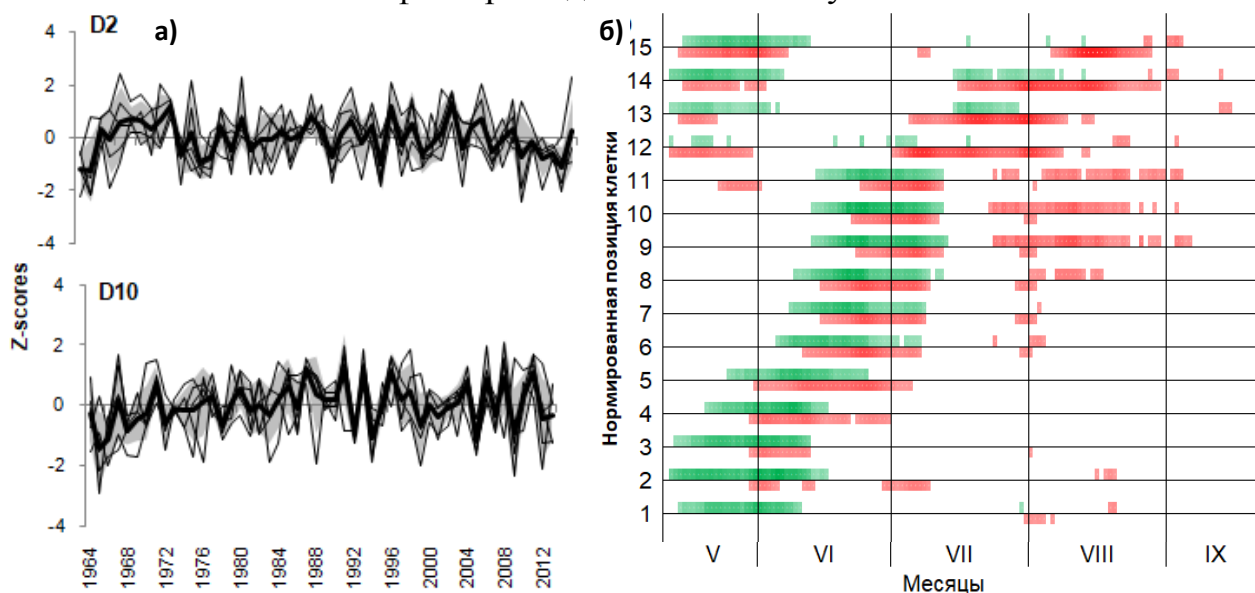


Рисунок 5. Клеточные хронологии сосны на участке MIN и их климатический отклик: а) Индивидуальные (тонкие линии) и локальные (толстые линии) клеточные хронологии (*Z*-scores) на примере *D* 2-й и 10-й клеток нормированной трахеидограммы, отмечены стандартные отклонения; б) корреляции локальных клеточных хронологий на примере *D* с 20-дневными скользящими рядами температуры (под горизонтальными линиями) и осадков (над линиями). Показаны только значимые ($p < 0.05$) положительные (зеленый) и отрицательные (красный) корреляции

При этом воздействие осадков более выражено для ранней и переходной зон, длительность климатического влияния уменьшается в последних позициях клеток. Для *CWT* закономерности климатического отклика отличаются. Положительное влияние осадков на толщину стенки выражено с середины июля по середину августа и только для 8-12-й клетки. Отрицательное воздействие температур длится весь июль и август для всего кольца.

Таким образом, на радиальный размер клеток максимальное воздействие оказывают климатические условия в течение процесса растяжения клеток (Deslauriers et al., 2003; Vaganov et al., 2011). Однако следует учитывать, что в разные годы календарные даты этого процесса могут сдвигаться (Prislan et al., 2013; Ziaco, Biondi, 2016; Popkova et al., 2018), поэтому нельзя исключать и опосредованного влияния климатических факторов через более ранние этапы дифференцировки (Vaganov et al., 2006; Cuny et al., 2014).

ГЛАВА 4. Вклад внутренних и внешних факторов в формирование годичных колец трех видов хвойных вблизи верхней границы леса

Анализ массива анатомических измерений сосны обыкновенной, ели сибирской и кедра сибирского на участке ShB_1300N был проведен с использованием нормированных трахеидограмм (Рис. 6) и обобщенных параметров: *N*, *D* и *CWT* ранней и поздней древесины, *Dmax* и *CWTmax* и положение перехода к поздней древесине $PosLW = New / N$.

Первые трахеиды кольца имеют *D* в среднем 38-40 мкм у всех видов. У сосны и кедра *D* далее несколько увеличивается, достигая 45-46 мкм. Затем у всех видов *D* постепенно уменьшается до 9-12 мкм. Амплитуда межсезонной изменчивости *D* уменьшается только в последних клетках. *CWT* в ранней древесине стабильна (2.5-2.8 мкм у сосны и кедра, 1.7-2.1 мкм у ели) и имеет низкую амплитуду изменчивости. Ее значения и изменчивость возрастают до середины поздней древесины (сосна – 5 мкм, кедр – 3.3 мкм, ель – 3.4 мкм), а в последних клетках уменьшаются до 2.6-3.2 мкм. У кедра внутрисезонное изменение *CWT* наименее выражено, иногда сохраняя значение ~2.3 мкм по всему кольцу.

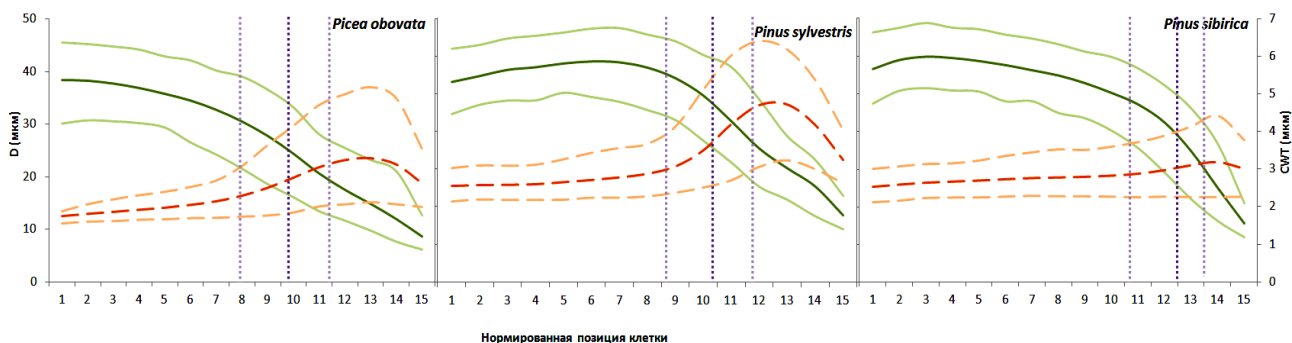


Рисунок 6. Трахеидограммы *D* (сплошные линии), *CWT* (штриховые линии) и диапазон изменчивости *PosLW* (вертикальные пунктирные линии): средние значения, 5% и 95% процентиля

Будучи вечнозелеными, все три вида имеют общие фенологические закономерности весной: сначала происходит активация фотосинтеза в хвое прошлых лет, затем одновременно начинаются первичный и вторичный рост (Суворова и др., 2005, 2011; Antonucci et al., 2015). Это обуславливает принципиальное сходство в отношении внутрисезонной динамики фотосинтеза, а значит продуктивности (N) и гидравлической архитектуры ранней древесины в общих условиях. Ограничение Dew и эвапотранспирации обусловлены коротким прохладным вегетационным сезоном (Körner, 2003; Körner, Paulsen, 2004), повышенная CWT_{ew} – необходимостью сопротивления ветровой / снеговой нагрузке и минимизации повреждения трахеид зимними морозами (Mayr et al., 2002, 2006; Hacke et al., 2015). Видовые различия более выражены в доле поздней древесины и CWT_{lw} . Как показано Carteni et al. (2018), $PosLW$ регулируется ростом доступности углеводов после завершения первичного роста. Поэтому повышенная интенсивность первичного роста кедра (длинная и густая хвоя, формирование летних побегов; Горошкевич, Попов, 2009) и более сильная конкуренция репродукции за питательные вещества (Innes, 1994; Rovere et al., 2003; Olano et al., 2017) могут привести к более позднему переходу к поздней древесине и снижению CWT_{lw} .

Картина распределения взаимосвязей между параметрами стабильна для всех видов. Наиболее тесные взаимосвязи рассмотрели более детально (Рис. 7).

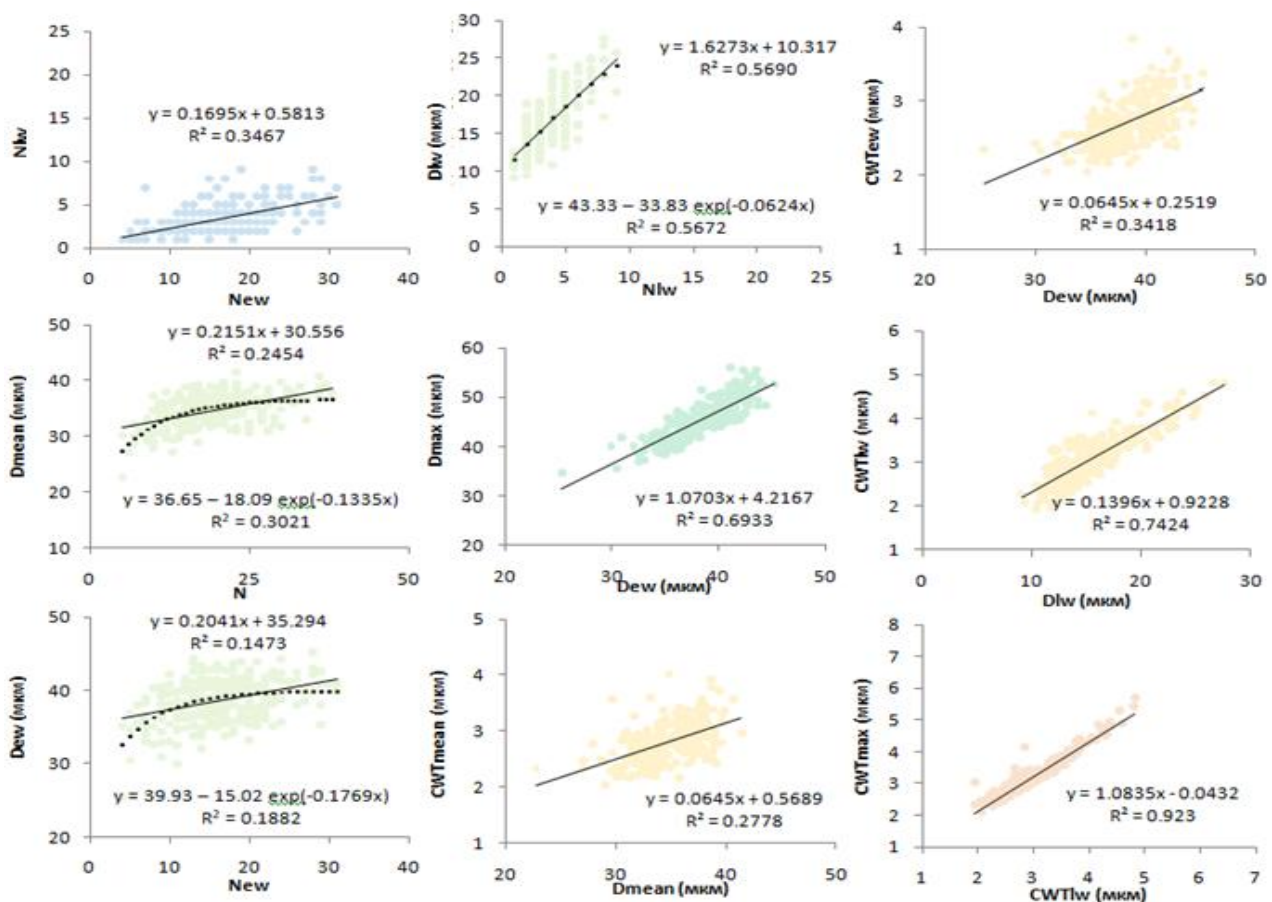


Рисунок 7. Диаграммы рассеяния взаимосвязей между анатомическими параметрами на примере кедра сибирского

Зависимость $Nlw(New)$ очень близка к линейной. Зависимости $D(N)$ в обеих зонах кольца описываются отрицательной экспонентой, в остальных взаимосвязях нелинейности не наблюдается. Стабильность $PosLW$ независимо от N указывает на ее внутренние ограничения, т.е., компромисс между водопроведением и прочностью. Поскольку камбиальная активность регулируется концентрацией гормонов и питательных веществ (Додуева и др., 2014; Huang et al., 2014), можно предположить обратную связь продукции клеток с габитусом дерева и характеристиками фотосинтетического аппарата. Нелинейность $D(N)$ сильнее выражена в ранней древесине, что может объясняться взаимодействием двух механизмов: 1) регуляции N и D концентрацией гормонов и углеводов (Воробьева, Воробьев, 1999; Carteni et al., 2018); 2) ограничением тургора и скорости растяжения в прохладных и влажных условиях (Lockhart, 1965; Proseus, Boyer, 2005), более выраженном в ранней древесине.

Анализ влияния температуры (ведущего климатического фактора) на изменчивость структуры древесины был проведен путем сравнения годовичных колец, сформированных в годы экстремальных сроков начала и окончания вегетационного сезона и его теплообеспеченности (суммы активных температур выше порогов $+5^{\circ}\text{C}$ и $+8^{\circ}\text{C}$; Rossi et al., 2008a). В континентальном климате разница в теплообеспеченности между наиболее экстремальными годами почти двукратная ($1040\text{--}2036^{\circ}\text{C}$ для порога $+5^{\circ}\text{C}$, $1560\text{--}2400^{\circ}\text{C}$ для порога 8°C), сроки вегетационного сезона имеют диапазон колебаний до 38-39 дней весной, 28-29 дней осенью и 50-61 дней по длительности. Для лет с экстремально низкой (1971, 1972, 1983, 1984, 1985, 1995, 2014) и экстремально высокой теплообеспеченностью (1990, 1998, 1999, 2001, 2002, 2004, 2007) были построены усредненные трахеидограммы (Рис. 8). В экстремально холодные/короткие сезоны формируются более тонкостенные клетки, особенно в поздней древесине, более мелкие клетки в переходной зоне по сравнению с экстремально теплыми/длинными сезонами. Реакцию радиального размера клеток можно трактовать как регуляцию доли поздней древесины. Значимые ($p < 0.05$) различия наблюдаются в CWT 6-10 нормированных позиций клеток ели, 7-14 – сосны, 11-12 – кедра, различие в D значимо в 9-11 клетках ели, 4 и 12 – сосны, 1 и 6 – кедра.

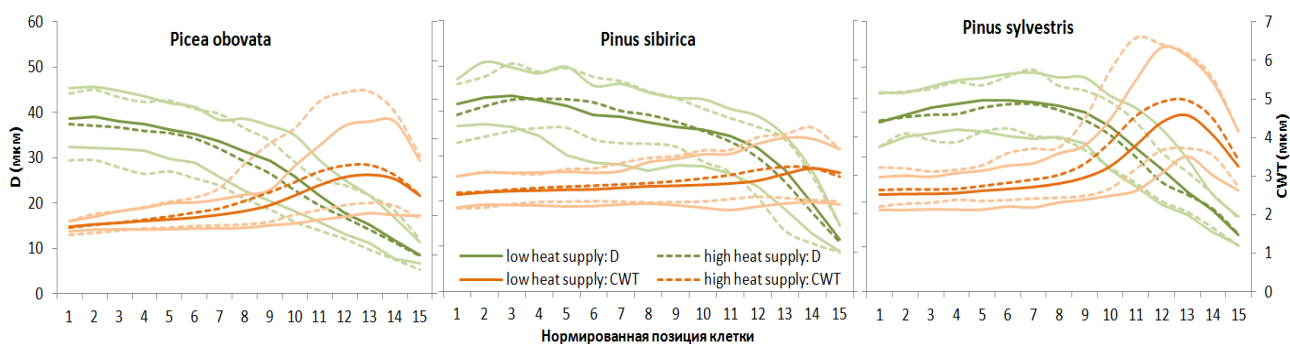


Рисунок 8. Нормированные трахеидограммы (среднее значение, 5% и 95% процентиля) для лет с экстремально низкой (сплошные линии) и экстремально высокой теплообеспеченностью (штриховые линии)

ГЛАВА 5. Влияние потепления на аккумуляцию древесного вещества (углерода) в стенках трахеид ели сибирской вдоль высотного трансекта

В данной главе рассмотрены параметры анатомической структуры древесины ели сибирской вдоль высотного градиента на хр. Борус (участки ShB_500N, ShB_1000N и ShB_1300N), т.е. в условиях быстрого и резкого изменения климата из-за построенной в окрестностях плотины Саяно-Шушенской ГЭС. Внимание сосредоточено на изменениях в анатомической структуре, которые отражают изменение климатических показателей для периодов до и после строительства плотины и позволяют оценить влияние потепления на аккумуляцию древесной массы в стенках трахеид. Для этого были проанализированы трахеидограммы D , CWT , площади клеточной стенки CWA , плотности древесины ρ , а также обобщенные параметры $CWTmax$, ΣCWA в нормированном радиальном ряду клеток и средняя плотность древесины.

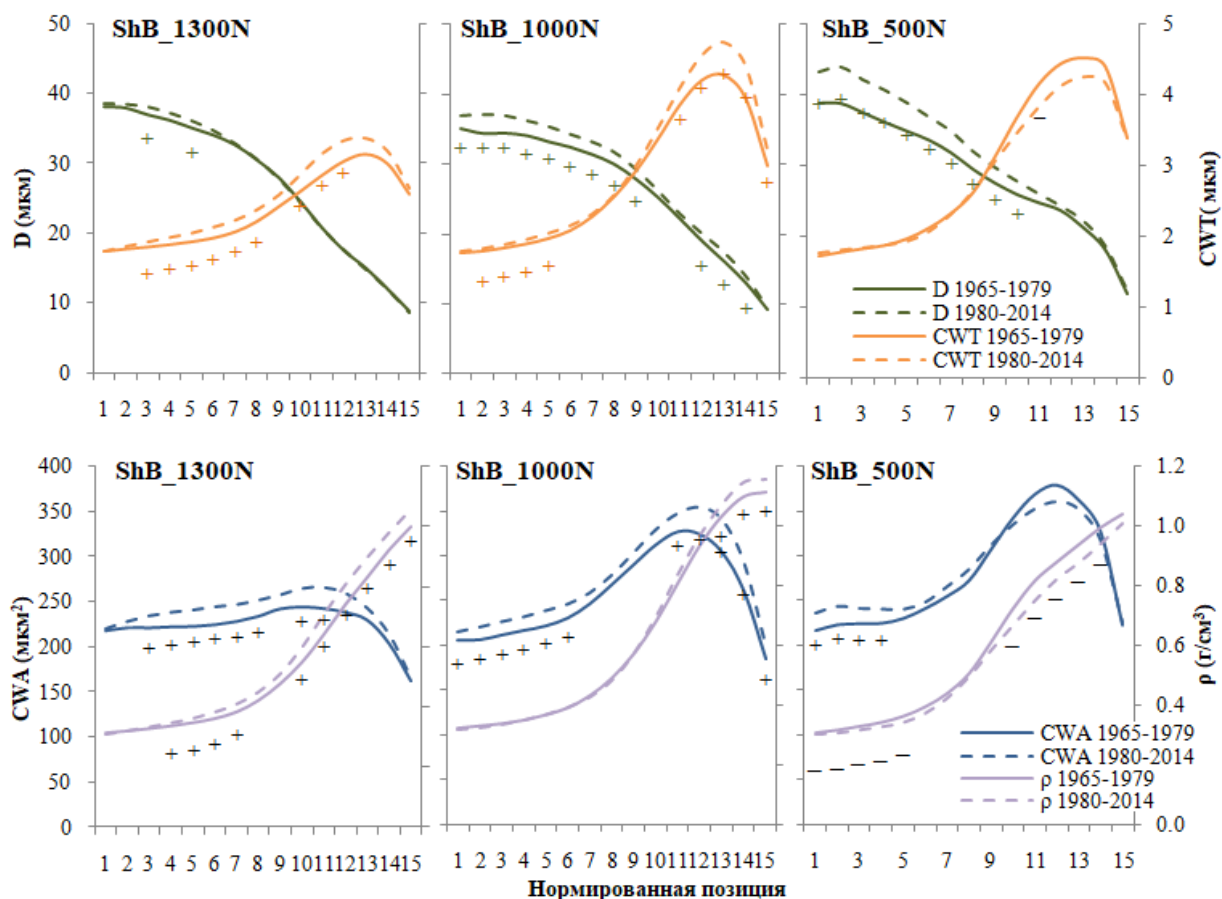


Рисунок 9. Нормированные трахеидограммы, усредненные за 1965-1979 и 1980-2014 гг. Знаками “+” и “-” отмечены значимые ($p < 0.05$) изменения анатомических параметров после 1980 г.

После запуска ГЭС в 1980 г. произошло резкое изменение локального климата (Babushkina et al., 2020). Сочетание гистерезиса температуры, смягчения континентальности климата и зимнего потепления привело к тому, что при стабильных летних температурах наблюдается увеличение длительности вегетационного сезона на всех высотах и возрастание его

теплообеспеченности в нижней части высотного трансекта. Для выявления реакции анатомической структуры ели на изменение климата было проведено сравнение усредненных нормированных трахеидограмм за подпериоды 1965-1979 и 1980-2014 гг. (Рис. 9). На всех высотах наблюдалось увеличение D в ранней древесине, наиболее выраженное на участке ShB_500N. CWT увеличилась на участках ShB_1300N и ShB_900N и немного уменьшилась на участке ShB_500N. На двух верхних участках CWA значительно возросла в большей части кольца, на нижнем – только в ранней древесине. В динамике плотности древесины также выражен высотный градиент: на участке ShB_1300N значимое повышение плотности произошло в большей части кольца, на участке ShB_1000N – только в последних клетках, на участке ShB_500N плотность уменьшилась.

Наличие реакции на климатический «скачок» в ранней древесине указывает на положительную роль более раннего начала и более позднего конца вегетации. Но даже в изменившихся условиях площадь клеточной стенки в поздней древесине на верхней границе леса незначительно выше, чем в ранней. Это можно объяснить сильным лимитированием данного процесса температурой. Процесс отложения стенки температура стимулирует только до определенного предела, по-видимому, физиологического (сохранение эффективности водопроведения) или генетического. Однако, CWT возрастает в меньшей степени, чем CWA , поскольку большее количество древесного вещества распределяется по большему периметру клетки. В результате значительный высотный градиент наблюдается во влиянии потепления на плотность древесины.

Для анализа реакции отложения клеточной стенки на температуру и ее колебания использовали корреляции локальных хронологий CWT_{max} со скользящими 21-дневными рядами температуры (длительность рядов определена эмпирически) и с датами ее перехода через определенные значения. На участках ShB_1300N, ShB_1000N и ShB_500N максимумы корреляций CWT_{max} с температурой наблюдаются соответственно для интервалов 9–29 августа ($r = 0.378$), 22 августа – 11 сентября ($r = 0.393$) и 5–25 сентября ($r = 0.291$). В связи с отсутствием инструментальных климатических данных в высокогорье, температуры были скорректированы с учетом высоты каждого участка и скорости падения температуры с высотой на $0.65^{\circ}\text{C} / 100 \text{ м}$ (проверенной эмпирически). В результате были получены стабильные оценки температур начала, середины и окончания интервала максимальных корреляций, а также средней температуры за весь интервал (Табл. 2).

Учитывая эти оценки, анализ дат перехода температуры проводили для пороговых значений $8.5\text{--}10.5^{\circ}\text{C}$. Расчеты дат перехода проводили по нескольким методикам (Frich et al., 2002; Christidis et al., 2007; РД-52.33.725-2010). Максимальные корреляции с CWT_{max} имеет динамика перехода температур через порог 9.5°C , рассчитанная по Российской методике: $r = 0.294$, 0.340 , 0.142 на участках ShB_1300N, ShB_1000N и ShB_500N соответственно. Стандартные отклонения дат перехода составляют $7.7\text{--}10.7$ дней, т.е. даты перехода через 9.5°C колеблются в пределах полученного 21-дневного

интервала максимального влияния температуры на CWT_{max} не менее чем в 67% случаев. На участках ShB_500N и ShB_1000N значения CWT_{max} не различаются значимо, а на участке ShB_1300N ниже: 4.57 ± 0.45 , 4.61 ± 0.53 и 3.37 ± 0.34 мкм соответственно. Корреляционная картина между CWT_{max} разных участков обратная: ShB_1000N и ShB_1300N коррелируют положительно между собой ($r = 0.54$), но не с ShB_500N ($r = -0.01 \dots 0.02$). Это связано с тем, что временные рамки периода формирования наиболее толстостенных трахеид также сдвигаются с высотой: период максимального влияния температуры на CWT_{max} смещен на 14 дней раньше от участка ShB_500N к ShB_1000N и на 13 дней от ShB_1000N к ShB_1300N, дата перехода температуры через 9.5°C – на 14-18 и 13-16 дней соответственно.

Возрастание CWT_{max} на участке ShB_1000N выражено в начале периода анатомических измерений, но практически останавливается после достижения тех же значений, что и на участке ShB_500N, где отсутствуют значимые изменения (Табл. 3). На участке ShB_1300N увеличение CWT_{max} идет медленно, но является значимым ($p < 0.05$) при сравнении подпериодов. Количество отложенного древесного вещества выраженного ΣCWA , значимо возрастает только на верхних двух участках.

Таблица 2
Средняя температура в течение 21-дневного интервала ее максимальных корреляций с CWT_{max} по участкам

Участок	T ($^\circ\text{C}$)			
	суточная в дни			весь интервал
	начала	середины	окончания	
ShB_1300N	11.0	10.2	7.7	9.6
ShB_1000N	11.8	9.5	7.7	9.5
ShB_500N	11.0	9.3	7.7	9.6

Таблица 3

Анатомические параметры древесины ели ($mean \pm SD$)

Участок	Период			Разность между подпериодами	
	1965-2014	1965-1979	1980-2014	значение	p
Локальные хронологии CWT_{max} (мкм)					
ShB_1300N	3.37 ± 0.34	3.20 ± 0.40	3.45 ± 0.29	+0.25(7.9%)	0.039
ShB_1000N	4.61 ± 0.53	4.09 ± 0.25	4.84 ± 0.46	+0.75(18.2%)	<0.001
ShB_500N	4.57 ± 0.45	4.73 ± 0.40	4.50 ± 0.46	-0.23(-4.9%)	0.082
Сумма площадей клеточных стенок, ΣCWA (мкм ²)					
ShB_1300N	3500 ± 240	3360 ± 310	3560 ± 180	+200(6.2%)	0.026
ShB_1000N	4000 ± 270	3820 ± 220	4080 ± 250	+260(6.8%)	0.001
ShB_500N	4240 ± 360	4200 ± 450	4260 ± 320	+60(1.5%)	0.625
Средняя плотность древесины, ρ_{mean} (г/см ³)					
ShB_1300N	0.466 ± 0.033	0.449 ± 0.035	0.474 ± 0.030	+0.025(5.5%)	0.025
ShB_1000N	0.529 ± 0.033	0.524 ± 0.027	0.531 ± 0.035	+0.007(1.3%)	0.477
ShB_500N	0.505 ± 0.039	0.529 ± 0.035	0.495 ± 0.034	-0.034(-6.5%)	0.004

В динамике плотности древесины высотные различия выражены еще сильнее: значимое увеличение на участке ShB_1300N, стабильность на участке ShB_1000N и значимое уменьшение на участке ShB_500N.

Учитывая относительно постоянный срок окончания камбиальной активности, более раннее начало вегетационного сезона приводит к повышению длительности камбиальной активности, а значит и последующих этапов. Однако, в конце сезона переход деревьев в состояние покоя может регулироваться двумя путями: при падении температуры ниже критического значения или в связи с уменьшением фотопериода и естественным завершением ростовых процессов через концентрацию гормонов и экспрессию соответствующих генов (Tanino et al., 2010; Cooke et al., 2012). Чем короче сезон роста, тем больше вероятность срабатывания первого, «аварийного» механизма, приводящего к формированию светлых колец и уменьшению накопления древесного вещества. Это соответствует нашим наблюдениям реакции *CWA* и *CWT* на температуры/даты конца сезона и форме их трахеидограмм на двух верхних участках. В нижней части ареала ели длительность сезона роста, как правило, достаточна для «штатного» завершения формирования годичного кольца, что ослабляет реакции на температуру и дату ее перехода через порог 9.5°C, когда процессы начинают тормозиться.

Для оценки увеличения количества отложенного древесного вещества в большем пространственном масштабе был проведен пересчет для фактических приростов и площадей поперечного сечения ствола. С учетом таксационных показателей ели на участках и известного среднего радиального прироста были получены оценки увеличения объема древесины ели на 0.027, 0.105 и 0.445 м³/га. Подставляя увеличение средней плотности древесины ρ_{mean} , получили, что этот объем после 1980 г. содержит на 1650, 7100 и 6755 см³ древесного вещества больше, чем до этого, т.е. на 2.5, 10.9 и 10.3 кг/га. Еловые древостои в районе исследования характеризуются отсутствием массовых депрессий прироста и наличием разновозрастного подроста (Babushkina et al., 2018), что делает их стабильным стоком углерода. Результаты исследования показали, что динамика фиксации углерода в продукции клеток дополняется климатическим воздействием на отложение вторичной клеточной стенки, проводящему к формированию более плотной древесины, «упаковывающей» большее количество углерода в тот же объем. Поэтому, основанные на *TRW* оценки депонирования углерода в лесных экосистемах могут быть уточнены с учетом плотности древесины (Cuny et al., 2015). В одной из недавних работ было показано, что в последние десятилетия, несмотря на глобальное потепление, осеннее повышение концентрации углекислого газа сдвигается на более ранние даты (Piao et al., 2008), что может быть обусловлено преобладанием лесов, для которых вследствие длительного теплого сезона характерно завершение роста, обусловленное фотопериодом или фиксированной длительностью вегетации. В этом случае повышение осенних температур не сопровождается увеличением длительности ростовых процессов, но стимулирует дыхание (потери углерода). В то же время, для холодных

бореальных и высокогорных лесов эффект осенней потери углерода сдерживается до тех пор, пока наступление температурного порога не сравняется с естественным окончанием роста.

ВЫВОДЫ:

1. В пределах высотного трансекта (от степной зоны до верхней границы леса) отмечаются одинаковые зависимости между основными анатомическими характеристиками ранней и поздней древесины у сосны, описывающие внутренний контроль формирования анатомической структуры годичных колец сосны.

2. Внешние факторы, в первую очередь климатические, в длительных хронологиях анатомических параметров проявляются с разной интенсивностью, в частности для сосны в районе исследования их влияние уменьшается в следующей последовательности: продукция клеток поздней древесины – продукция клеток ранней древесины – толщина клеточных стенок поздней древесины – радиальный размер клеток поздней древесины – толщина клеточных стенок ранней древесины – радиальный размер клеток ранней древесины.

3. Радиальный размер клеток в ранней древесине – характеристика, в наибольшей степени контролируемая внутренними факторами, поскольку в ксилеме хвойных эти клетки выполняют критически важную функцию водопроведения в течение активного роста ассимиляционного аппарата.

4. Несмотря на относительно небольшой вклад факторов окружающей среды на радиальный размер клеток (2.3-5.3% в ранней и 5.0-9.6% в поздней древесине), этот анатомический параметр показывает отчетливый отклик на текущие условия тепло- и влагообеспеченности (в зависимости от условий местообитания), что обуславливает перспективы его использования не только в анатомических исследованиях, но и в детальном (внутрисезонных) климатических реконструкциях.

5. В районе исследований зафиксирован четкий тренд температуры в последние десятилетия, однако хвойные виды, произрастающие на верхнем пределе леса (сосна обыкновенная, ель сибирская, кедр сибирский) при выраженном лимитировании ростовых процессов температурой имеют устойчивые взаимосвязи анатомических параметров между собой как в ранней, так и в поздней древесине. Это является результатом пластичности структуры древесины в ответ на медленные изменения ведущих климатических факторов.

6. В результате повышения температуры сохраняется и видоспецифичность в анатомической структуре ксилемы хвойных, которая, вероятно, обусловлена особенностями внутрисезонной динамики развития ассимиляционного аппарата (роста и формирования хвои).

7. Выявлены следующие закономерности в климатическом отклике анатомической структуры годичных колец исследованных хвойных: вдоль высотного трансекта климатический отклик сдвигается от лимитирования по увлажнению к лимитированию по температуре; вследствие особенностей регионального климата (увеличение влагообеспеченности в течение

вегетационного сезона) подобный сдвиг отмечается в отклике последовательно формирующихся характеристик структуры древесины, т.е. в последовательности продукция клеток – радиальный размер – толщина клеточной стенки и при переходе от ранней к поздней древесине. Вследствие этого на всех исследованных участках, кроме соснового древостоя в степной зоне, толщина клеточной стенки в поздней древесине положительно реагирует на температуру конца вегетационного сезона.

8. Увеличение длительности сезона роста в средне- и высокогорной частях ареала ели на Юге Сибири обусловило увеличение толщины клеточной стенки в поздней древесине, что в пересчете на объем древесного вещества дает оценку дополнительного аккумулялирования до 7100 см³/га даже при условии постоянного радиального прироста.

9. Трахеидограммы годовичных колец хвойных древесных растений – косвенный, но эффективный инструмент оценки влияния внутренних и внешних факторов на их сезонный рост.

Список публикаций по теме исследования в журналах, рекомендованных ВАК России:

1. Бабушкина, Е. А. Характеристики ранней и поздней древесины *Pinus sylvestris* в семиаридных природных зонах Южной Сибири / Е. А. Бабушкина, **Л. В. Белокопытова**, Т. В. Костякова, В. И. Кокова // Экология. – 2018. – № 3. – С. 174-183.

2. **Белокопытова, Л. В.** Климатический отклик радиального прироста хвойных лесостепи юга Сибири: сравнение трех подходов / **Л. В. Белокопытова**, Е. А. Бабушкина, Д. Ф. Жирнова, И. П. Панюшкина, Е. А. Ваганов // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 411-424.

3. **Belokopytova, L. V.** Pine and larch tracheids capture seasonal variations of climatic signal at moisture-limited sites. / **L. V. Belokopytova**, E. A. Babushkina, D. F. Zhirnova, I. P. Panyushkina, E. A. Vaganov // Trees. – 2019. – No. 33(1). – P. 227-242.

4. Babushkina, E. A. Siberian spruce tree ring anatomy: imprint of development processes and their high-temporal environmental regulation / E. A. Babushkina, **L. V. Belokopytova**, D. F. Zhirnova, E. A. Vaganov // Dendrochronologia. –2019. – No. 53. – P. 114-124.

5. Zhirnova, D. F. What prevails in climatic response of *Pinus sylvestris* in-between its range limits in mountains: slope aspect or elevation? / D. F. Zhirnova, **L. V. Belokopytova**, A. E. Barabantsova, E. A. Babushkina, E. A. Vaganov // International Journal of Biometeorology. – 2020. – No. 64. – P. 333-344.

6. Babushkina, E. A. Warming induced changes in wood matter accumulation in tracheid walls of spruce / E. A. Babushkina, D. F. Zhirnova, **L. V. Belokopytova**, E. A. Vaganov // Journal of Mountain Science. – 2020. – No. 17(1). – P. 16-30.

7. **Belokopytova L.V.** Evidences of different drought sensitivity in xylem cell development processes in South Siberia Scots pines / **Belokopytova L.V.**, Fonti P., Babushkina E.A., Zhirnova D.F., Vaganov E.A. / Forests. – 2020. – No.11(12). – 1294.