

Хакасский технический институт – филиал
ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет»

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 (биологические науки)

Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук

Научный руководитель –
Кандидат биологических наук, доцент Бабушкина Е.А.

Абакан, 2020 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК АББРЕВИАТУР И ОБОЗНАЧЕНИЙ	5
ВВЕДЕНИЕ	7
ГЛАВА 1. АНАТОМИЯ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ КАК ОТРАЖЕНИЕ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ РОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	13
1.1. Радиальный прирост древесных растений как основной объект дендрэкологических исследований	13
1.2. Анатомическое строение годичных колец хвойных, ранняя и поздняя древесина	14
1.3. Три основных фазы дифференцировки клеток и их конечные результаты: количество клеток (и ширина годичного кольца), радиальный размер и толщина клеточной стенки	16
1.4. Трахеидограммы годичных колец у хвойных	18
1.5. Два современных подхода к анализу влияния внутренних и внешних факторов на дифференцировку ксилемы хвойных: анализ кинетики сезонного роста и анализ взаимосвязей между длительными временными рядами основных анатомических параметров	20
1.6. Постановка цели и задач исследования	24
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	26
2.1. Описание региона и исследуемых видов	26
2.1.1. Природно-климатическая характеристика региона	26
2.1.2. Описание участков сбора материала	32
2.1.3. Экологическая характеристика исследуемых видов хвойных	35
2.2. Методология сбора и обработки образцов древесины	37
2.3. Анатомические измерения и их обработка: получение трахеидограмм и длительных хронологий анатомических параметров	39
2.3.1. Измерения базовых и получение производных анатомических параметров	39
2.3.2. Нормирование трахеидограмм	42

2.3.3. Расчет обобщенных анатомических параметров и длительных клеточных хронологий	44
2.4. Используемые методы математической статистики	46
ГЛАВА 3. ВНУТРЕННИЕ И ВНЕШНИЕ ФАКТОРЫ В ФОРМИРОВАНИИ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ СОСНЫ ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ТРАНСЕКТА	48
3.1. Анализ параметров ранней и поздней древесины сосны в широком спектре условий произрастания	48
3.1.1. Длительные клеточные хронологии и их статистические характеристики	48
3.1.2. Взаимоотношения между анатомическими параметрами	56
3.1.3. Дендроклиматический анализ анатомических параметров	59
3.2. Использование трахеидограмм годичных колец сосны в лесостепной зоне для выявления внутрисезонных климатических колебаний	65
3.2.1. Взаимосвязи между шириной годичного кольца, количеством клеток и их радиальным размером	65
3.2.2. Локальные клеточные хронологии радиального размера клеток и толщины клеточных стенок, взаимосвязи между ними	68
3.2.3. Корреляции <i>TRW</i> и клеточных хронологий с климатическими факторами	71
3.3. Выводы по главе	76
ГЛАВА 4. ВКЛАД ВНУТРЕННИХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИЕ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ТРЕХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ ВБЛИЗИ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА	78
4.1. Изменчивость анатомической структуры древесины трех видов хвойных (сосна, ель, кедр) вблизи верхней границы леса	79
4.2. Внутренние закономерности: взаимосвязи между анатомическими параметрами ранней, поздней древесины и годичного кольца в целом	83
4.3. Отражение экстремальных по теплообеспеченности лет в анатомической структуре древесины хвойных	90

4.4. Выводы по главе	96
ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ПОТЕПЛЕНИЯ НА АККУМУЛИРОВАНИЕ ДРЕВЕСНОГО ВЕЩЕСТВА (УГЛЕРОДА) В СТЕНКАХ ТРАХЕИД ЕЛИ СИБИРСКОЙ ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ТРАНСЕКТА	98
5.1. Реакция структуры годовичных колец ели на изменение локального климата	99
5.2. Реакция максимальной толщины клеточной стенки ели на температуры конца сезона и дату окончания сезона роста	104
5.3. Пространственно-временные закономерности в отложении вторичной клеточной стенки и регулирующих его климатических факторах	111
5.4. Оценка увеличения объема аккумулированного в клеточных стенках древесного вещества за счет прироста толщины клеточной стенки	117
5.5. Выводы по главе	120
ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ	121
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	123

СПИСОК АББРЕВИАТУР И ОБОЗНАЧЕНИЙ

Дендрохронологические и анатомические термины

TRW – ширина годичного кольца (tree ring width)

IADF – внутрисезонная флуктуация плотности древесины (intra-annual density fluctuation)

N – количество клеток в годичном кольце (cell number)

D – радиальный диаметр клетки (radial cell diameter)

TD – тангенциальный диаметр клетки (tangential cell diameter)

LD – радиальный диаметр люмена (radial lumen diameter)

CWT – толщина клеточной стенки (cell wall thickness)

DWT – двойная толщина стенки (double wall thickness)

CWA – площадь клеточной стенки (cell wall area)

ρ – плотность древесины (wood density)

ρ_0 – плотность древесного вещества (wood matter density)

EW – ранняя древесина (earlywood)

LW – поздняя древесина (latewood)

N_{ew} – количество клеток в ранней древесине

N_{lw} – количество клеток в поздней древесине

D_{ew} – средний радиальный диаметр клеток ранней древесины

D_{lw} – средний радиальный диаметр клеток поздней древесины

CWT_{ew} – средняя толщина клеточной стенки в ранней древесине

CWT_{lw} – средняя толщина клеточной стенки в поздней древесине

D_{max} – максимальный радиальный диаметр клеток в годичном кольце

CWT_{max} – максимальная толщина клеточной стенки в годичном кольце

D_{mean} – средний радиальный диаметр клеток в годичном кольце

CWT_{mean} – средняя толщина клеточной стенки в годичном кольце

PosLW – позиция перехода к поздней древесине

EWR – доля ранней древесины в годичном кольце (earlywood ratio)

LWR – доля поздней древесины в годичном кольце (latewood ratio)

k – пороговое значение отношения толщины клеточной стенки к радиальному диаметру клетки (CWT / D), используемое для различения ранней и поздней древесины

BA – площадь поперечного сечения ствола (basal area)

BAI – прирост площади поперечного сечения ствола (basal area increment)

Статистические характеристики

$mean$ – среднее арифметическое значение

SD – стандартное отклонение (standard deviation)

var – коэффициент вариации (variation coefficient)

$sens$ – коэффициент чувствительности (sensitivity coefficient)

$ar-1$ – коэффициент автокорреляции первого порядка (first-order autocorrelation coefficient)

$r-bar$ – межсерийный коэффициент корреляции (interserial correlation coefficient)

EPS – выраженный сигнал популяции (expressed population signal)

r – коэффициент линейной корреляции Пирсона

R^2 – коэффициент детерминации регрессионной зависимости

Климатические переменные

T – температура (temperature)

P – осадки (precipitation)

$ГТК$ – гидротермический коэффициент Селянинова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы.

Изменчивость радиального прироста (ширины годовичных колец) древесных растений уже более ста лет используются в археологии, климатологии, экологии и других разделах науки, рассматривающих историю изменений в природных системах. Годичные кольца – объект, дающий возможность работать с точными календарными датами, – привлекает внимание не только вследствие широкого распространения многолетних растений, но и благодаря возможности более детального анализа событий, нашедших отражение в каждом сформированном годовичном кольце (Fritts, 1976; *Methods of Dendrochronology...*, 1990; Ваганов, Шашкин, 2000). В последние годы в связи с развитием технических возможностей и подключения IT-специалистов формируется направление цифровой, или количественной анатомии древесины, в котором для индикации внешних событий в дополнение к ширине годовичного кольца используются параметры анатомической структуры древесины (Силкин, 2010; von Arx, Carrer, 2014; 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.

Гистометрические параметры (размеры клеток и их элементов) формирующейся в начале сезона ранней древесины обуславливают гидравлическую архитектуру растения (Fonti et al., 2010; Martin-Benito et al., 2013; Olano et al., 2014; Fonti, Babushkina, 2016), особенно важную для понимания адаптации древесных растений к потеплению климата в экосистемах, испытывающих недостаток увлажнения. Во второй половине сезона формируется более плотная поздняя древесина, анатомические параметры которой являются показателями не только механической прочности ксилемы, но и 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; Körner, Basier, 2010; 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; 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 вдоль высотных трансектов и выявить видоспецифические особенности базовых анатомических параметров.

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. Получивший свое название в отечественной науке термин «трахеидограмма» все более широко используется в международном масштабе. Этот термин относится к количественному представлению изменчивости анатомических характеристик трахеид хвойных вдоль годичного кольца, отражающему внутрисезонную последовательность формирования его структуры. В данной работе трахеидограммы были использованы 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 трахеидограмм 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 дендрэкологических исследованиях.

Теоретическая и практическая значимость. Теоретическая значимость работы в первую очередь 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, а 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 клеточной стенки в трахеидах поздней древесины и имеют меньший вклад в изменчивость радиальных размеров трахеид, 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 ели 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 опубликовано 20 работ, в том числе 6 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. Е.А. Бабушкиной, а также идейному руководителю и вдохновителю научно-исследовательской деятельности лаборатории 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).

ГЛАВА 1. АНАТОМИЯ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ КАК ОТРАЖЕНИЕ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ РОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

1.1. Радиальный прирост древесных растений как основной объект дендроэкологических исследований

Образующиеся ежегодно годичные кольца деревьев являются ценным природным архивом для исследования условий окружающей среды, в том числе климатических, и адаптации экосистем к их изменениям (Lebourgeois, 2000; Miina, 2000; Oberhuber, Kofler, 2000; Lebourgeois et al., 2010; Dendroclimatology..., 2011). Возможность широкого использования годичных колец обусловлена несколькими преимуществами перед другими источниками косвенных данных (Methods of dendrochronology..., 1990; Методы дендрохронологии..., 2000; Fonti et al., 2010):

- 1) высокое временное разрешение (сезон, месяц) климатических переменных, оказывающих лимитирующее влияние на рост деревьев;
- 2) высокая длительность (с учетом отмерших деревьев, изделий и построек из древесины, ископаемой древесины – от сотен лет до тысячелетий);
- 3) возможность точной календарной датировки длительных рядов данных;
- 4) широкое распространение древесных пород на поверхности суши;
- 5) количественное выражение изменчивости.

Радиальный прирост, или ширина годичных колец (*tree ring width*, *TRW*) – наиболее часто используемый параметр вследствие простоты ее измерения (Fritts, 1976). Однако, этот показатель интегрирует и усредняет внешний, в том числе климатический сигнал в течение всего текущего вегетационного сезона (Carrer et al. 2015), а также предшествующего ему периода покоя (холодный зимний в умеренных и высоких широтах, сухой сезон в тропиках) (Jonsson, 1969; Mäkinen et al., 2000; Miina, 2000; Chhin et al., 2008; Lo et al., 2010; Helama, Sutinen, 2016; Lyu et al. 2016; Touchan et al., 2008, 2011). Таким образом, *TRW* может быть использована для реконструкции колебаний ведущих экологических факторов с сезонным и годовым временным разрешением: весенне-летних температур (Garfinkel, Brubaker, 1980; Ваганов и др., 1997; Liang et al., 2008; Хантемиров,

2009; Opala et al., 2016), сезонного или годового количества осадков (Touchan et al., 2008, 2011; Chen et al., 2012; Kostyakova et al., 2018), годового стока рек и погодичных колебаний уровня озер (Meko, Graybill, 1995; Quinn, Sellinger, 2006; Matskovsky et al., 2010; DeRose et al., 2014; Belokopytova et al., 2018) и т.д.

Потребность в повышении временного разрешения и расширение методологических возможностей (приборная база для измерений, программное обеспечение для их автоматизации, спектр методов математической статистики) привели к тому, что внимание дендрэкологов обратилось к более детальным измерениям годичного кольца. В качестве регистраторов внешнего сигнала используют ширину ранней и поздней древесины (Lebourgeois et al., 2000; Meko et al., 2001, 2013), плотность древесины (D'Arrigo et al., 1992; Gindl et al., 2000; Briffa et al., 2002; Battipaglia et al., 2010a), ее изотопный состав (Gagen et al., 2007; Loader et al., 2007; Брюханова и др., 2011). Высокое разрешение обеспечивает количественная анатомия древесины, т.е. измерения параметров отдельных клеток, составляющих годичное кольцо (Fonti et al., 2010; Liang et al., 2013; Rossi et al., 2016; Castagneri et al., 2017). С развитием методического аппарата возможности использования анатомической структуры древесины для решения прямой и обратной задачи дендрэкологического исследования (анализ отклика на факторы окружающей среды и их реконструкция) заметно возросли (Wheeler, Baas, 1993; Wimmer et al., 2000; Eilmann et al., 2009; Fonti et al., 2010; Büntgen, 2019).

1.2. Анатомическое строение годичных колец хвойных, ранняя и поздняя древесина

Размеры различных анатомических элементов ксилемы (древесины) и их доля в ее структуре во многом определяют ее функциональные особенности (Ваганов и др., 1985; Брюханова и др., 2014; Lachenbruch, McCulloh, 2014). Поэтому клетки ксилемы являются перспективным объектом для восстановления условий роста древесных растений, учитывая такие ее физиологические функции, как водопроведение, механическая прочность и аккумулялирование органического

вещества (углерода) (Fonti et al., 2010; Смирнова и др., 2012; Fonti, Jansen, 2012; Fonti, Babushkina, 2016).

В отличие от лиственных пород, годовые кольца хвойных имеют регулярную структуру, на 90% и более состоящую из радиальных рядов трахеид (проводящие элементы длиной в несколько миллиметров, шириной в десятые и сотые доли миллиметра, с неравномерно утолщёнными одревесневшими оболочками – стенками, несущими поры, через которые происходит фильтрация растворов из одной трахеиды в другую), последовательно продуцируемых камбием (Larson, 1994; Vaganov et al., 2006). Оставшуюся долю ксилемы составляют паренхимные клетки, организованные в радиально и вертикально расположенные лучи и окаймляющие смоляные ходы (Чавчавадзе, 1979; Schweingruber, 1990).

Рассматривая тонкий поперечный срез древесины, нетрудно увидеть, что каждое годовое кольцо состоит из двух различающихся визуально зон: 1) формирующейся в начале вегетационного сезона более светлой, имеющей меньшую плотность ранней древесины (*earlywood*, *EW*), и 2) формирующейся во второй половине сезона более темной и плотной поздней древесины (*latewood*, *LW*). У хвойных древесных растений изменение плотности древесины обеспечивается уменьшением размера трахеид и увеличением толщины их стенок, в то время как у лиственных деревьев ранняя и поздняя древесина могут различаться как размерами проводящих элементов, так и их пространственным распределением в годовом кольце (Schweingruber, 1990). Разделение годовых колец на трахеиды ранней и поздней древесины в течение их дифференцировки до сих пор остается объектом исследования анатомов и физиологов. Основной функцией крупных трахеид ранней древесины, имеющих большой диаметр просвета (люмена) и относительно тонкую клеточную стенку, является водопроведение по направлению от корневой системы к ассимиляционному аппарату. При этом максимальные размеры люмена и минимальная толщина стенки ограничиваются требованиями к эффективности и безопасности водопроведения (Eilmann et al., 2009; DeSoto et al., 2011; Gea-Izquierdo et al., 2012;

Martin-Benito et al., 2013; Hetzer et al., 2014; Olano et al., 2014; Venegas-Gonzalez et al., 2015). Более мелкие и толстостенные клетки поздней древесины обеспечивают механическую прочность ткани и дерева в целом под воздействием гравитационной (собственного веса дерева), ветровой и снеговой нагрузки (Brown et al., 1949; Ваганов, Терсков, 1977; Zobel, van Buijtenen, 1989; Gartner, 1995; Yasue et al., 2000; Hannrup, 2001; Бенькова, Бенькова, 2006; Sperry et al., 2006; Björklund et al., 2017).

В отличие от всегда резкой отчетливой границы между годичными кольцами, внутри годичного кольца переход от ранней к поздней древесине может быть как резким (например, у лиственницы), так и более плавным, постепенным (у сосны, ели). Поэтому годичные кольца разделяют на раннюю и позднюю древесину либо визуально (субъективно), либо используя количественные эмпирические правила, в частности критерий Морка: к ранней древесине относятся клетки, у которых толщина клеточной стенки меньше четверти радиального диаметра люмена (Mork, 1928; Denne, 1989). Поскольку функциональные требования к ксилеме зависят от условий местообитания, вида древесного растения и его возраста и размеров, этот критерий обычно адаптируют к конкретной исследуемой анатомической структуре годичного кольца (Rozenberg et al., 1999; Свидерская и др., 2011). Также внутри годичного кольца в случае плавного перехода между зонами ранней и поздней древесины в некоторых исследованиях выделяют переходную зону (transition wood, *TW*) (Cuny et al., 2014; Dalla-Salda et al., 2014; Fonti, Babushkina, 2016; Arzac et al., 2018).

1.3. Три основных фазы дифференцировки клеток и их конечные результаты: количество клеток (и ширина годичного кольца), радиальный размер и толщина клеточной стенки

Формирование годичного кольца у хвойных начинается с последовательного деления клеток камбия – латеральной меристемы растения, у хвойных древесных растений расположенной между ксилемой (древесиной) и флоэмой (лубом и корой) и состоящей из несколько слоев вытянутых вертикально

клеток, способных к неограниченному делению в течение всей жизни растения. В течение сезона камбий образует в сторону ксилемы несколько слоев клеток, способных к ограниченному делению и называемых ксилемными материнскими клетками. Зоны, где регистрируются деления клеток, имеет название камбиальной зоны (Методы дендрохронологии..., 2000). После ограниченного количества делений материнские клетки, находящиеся дальше всего от камбия, теряют эту способность и переходят в зону радиального роста клетки растяжением. При этом радиальный размер формирующихся трахеид увеличивается посредством растяжения их тангенциальных первичных стенок, а тангенциальный размер остается неизменным (Ваганов и др., 1985; Vaganov et al., 2006). Из зоны растяжения клетки затем переходят в зону отложения вторичной клеточной стенки. При этом утолщающаяся стенка начинает лигнифицироваться, становится жесткой и клетка теряет способность к растяжению (Carteni et al., 2018). После окончания отложения и лигнификации стенки зрелая клетка проходит процесс апоптоза, теряет протопласт и включается в систему водопроведения (Ваганов, Шашкин, 2000; Rossi et al., 2006a).

Формирующееся годовое кольцо состоит из зон, соответствующих трем этапам дифференцировки трахеид – камбиальной зоны (деление или продукция клеток), зоны растяжения, зоны утолщения клеточной стенки и зоны зрелых трахеид. После окончания дифференцировки результатами этих трех этапов являются соответственно количество клеток в радиальном ряду трахеид, их радиальный диаметр и площадь клеточной стенки (например, площадь стенки использована в работе Cuny et al., 2015). В связи с тем, что измерение площадных характеристик является более сложной и длительной процедурой по сравнению с линейными, вместо площади часто рассматривают толщину клеточной стенки.

Сроки этапов дифференцировки для каждой последующей клетки сдвинуты по отношению к предыдущей (Rossi et al., 2008a; Olano et al., 2012; Vaganov et al., 2011), поэтому в окончательных анатомических характеристиках клеток последовательно записывается информация об условиях внешней среды,

оказывающих влияние на формирование ксилемы (Ваганов, Шашкин, 2000; Rossi et al., 2006a; Eilmann et al., 2011).

1.4. Трахеидограммы годовых колец у хвойных

На этапе продукции клеток годовые кольца регистрируют климатический сигнал изменением периода камбиальной активности и скорости деления клеток (Prislan et al., 2013; Gričar et al., 2014; Swidrak et al., 2014; Balducci et al., 2016). Условия в течение следующих этапов дифференцировки затем через соответствующие изменения в кинетике транслируются в окончательные гистометрические параметры трахеид (Yasue et al., 2000; Balducci et al., 2016; Ziaco, Biondi, 2016). Поэтому количественная анатомия древесины регистрирует влияние колебаний факторов окружающей среды в течение сезона на ростовые процессы (Panyushkina et al., 2003; Venegas-González et al., 2015; Singh et al., 2016; Castagneri et al., 2017; Wang et al., 2017), однако для анализа этого влияния могут быть использованы несколько методологических подходов. Одним из часто используемых подходов является построение и использование длительных хронологий для характеристик зон ранней и поздней древесины (средние или максимальные значения гистометрических параметров в пределах каждой зоны) и их соотношения в годовом кольце (Olano et al., 2012; Arzac et al., 2018). Отдельно можно отметить работы, рассматривающие бимодальное статистическое распределение клеток в кольцах по тому или иному параметру (радиальный размер клеток, толщина клеточной стенки или их соотношение), и изменения этого распределения в связи с условиями местообитания или климатическими условиями сезона (Fonti, Babushkina, 2016; Бабушкина и др., 2018; Khansaritoreh et al., 2018). Этот подход позволяет рассмотреть структуру кольца как единый объект, особенно с функциональной точки зрения, и обобщить ее реакцию на колебания условий внешней среды. Однако в обоих случаях временное разрешение выявленного климатического отклика незначительно превышает исследования радиального прироста.

Более перспективным с точки зрения детальности и временного разрешения является метод трахеидограмм. Трахеидограмма – это ряд измерений гистометрического параметра (радиального размера клетки, толщины клеточной стенки, площади люмена и т.п.) вдоль радиального ряда трахеид. Единство климатических колебаний обеспечивает сходство сезонной динамики анатомической структуры, т.е. трахеидограмм для годовых колец, формирующихся в течение одного сезона на определенном участке древостоя. Однако, продукция (количество клеток в годовом кольце в одном радиальном ряду трахеид) при этом может различаться не только между деревьями, но и в пределах одного дерева между радиальными рядами. С другой стороны, в разных радиальных рядах годового кольца существует естественный статистический разброс и для гистометрических параметров (Vaganov, 1990; Силкин, 2010). Такой статистический разброс усложняет использование трахеидограмм, так как его подавление и выявление общих закономерностей для годового кольца, дерева, древостоя и пр. требует усреднения измерений нескольких радиальных рядов и нескольких деревьев. Для решения проблемы сравнения рядов, содержащих разное количество клеток, иногда используют деление годового кольца на равные по ширине зоны (Carrer et al., 2017; Castagneri et al., 2017). Е.А. Ваганов предложил линейно нормировать (растягивать или сжимать) трахеидограммы к определенному фиксированному количеству клеток (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990). Использование нормирования позволяет из нескольких измеренных радиальных рядов трахеид получить усредненную трахеидограмму, количественно описывающую структуру данного годового кольца. С другой стороны, при измерении годовых колец в течение хотя бы нескольких десятков лет и нормировании всей выборки годовых колец к одному количеству клеток становится возможным получение хронологий гистометрических параметров для каждой нормированной позиции клетки в годовом кольце, которые затем можно использовать по аналогии с хронологиями радиального прироста в дендроклиматическом анализе (Ваганов и др., 1985; Panyushkina et al. 2003; Бабушкина и др., 2010; Ziaco, Biondi, 2016). При этом выбор количества клеток в

нормированной трахеидограмме обусловлен компромиссом между возможными последствиями сжатия и растяжения: сжатие исходной трахеидограммы к меньшему количеству клеток уменьшает временное разрешение (но уменьшает объем анализируемых данных), а чрезмерное растяжение может «размыть» климатический отклик из-за дублирования значений гистометрических параметров одной фактической клетки в нескольких нормированных позициях. Таким образом, максимальное временное разрешение климатического отклика в полученном массиве длительных «клеточных» хронологий зависит от средней сезонной продукции клеток в исследуемой выборке, как качество растрового изображения зависит от его разрешения (количества пикселей).

1.5. Два современных подхода к анализу влияния внутренних и внешних факторов на дифференцировку ксилемы хвойных: анализ кинетики сезонного роста и анализ взаимосвязей между длительными временными рядами основных анатомических параметров

Благодаря усилившемуся интересу к исследованиям кинетики сезонного формирования годичных колец в разных климатических условиях были сделаны некоторые обобщения о сроках и скоростях основных процессов дифференцировки трахеид (Horacek et al., 1999; Rossi et al., 2006b, 2011; Camarero et al., 2010). Так, интегрированный анализ сезонной кинетики роста годичных колец нескольких видов хвойных позволил оценить вклад этих кинетических характеристик в два базовых процесса дифференцировки трахеид – растяжение и утолщение клеточной стенки (Skene, 1969; Dodd, Fox, 1990; Cuny et al., 2013, 2014). Показано, что результат растяжения клеток определяется на 75% длительностью и на 25% скоростью этого процесса, тогда как в утолщении клеточной стенки вклад длительности и скорости приблизительно одинаков (Denne, 1972; Anfodillo et al., 2012; Cuny, 2013). Важным результатом кинетических исследований стала оценка времени пребывания формирующейся трахеиды в зонах растяжения и утолщения клеточной стенки (например, Rossi et al., 2006a; Balducci et al., 2016; Deslauriers et al., 2017). При этом, длительность

утолщения клеточной стенки может достигать 45-50 суток для поздних трахеид (Rossi et al., 2006a; Cuny et al., 2013; Kraus et al., 2016; Mäkinen et al., 2018). В условиях короткого вегетационного периода на северной и верхней границе леса, и особенно в годы, экстремальные по теплообеспеченности, это может вызывать преждевременную остановку процесса утолщения клеточной стенки у поздних трахеид, приводя к формированию так называемых «светлых колец», поздняя древесина которых состоит из менее толстостенных клеток (Rossi et al., 2006b, 2008a; Lupi et al., 2010).

Другим важным направлением исследований кинетики ксилогенеза является выявление внешних и внутренних факторов, регулирующих важные фенологические события во вторичном росте древесных растений. И в начале, и в конце вегетационного сезона существуют определенные пороговые значения температуры (Rossi et al., 2008a; 2013), а в сухих регионах – и показатели влажности (Ren et al., 2015, 2018), регулирующие сезонность начала и завершения ксилогенеза. С другой стороны, формирование ранней и поздней древесины отчетливо разделено на временной шкале в течение сезона, и существует несколько гипотез о роли внешних и внутренних факторов в переходе между ними. Так, в начале сезона древесному растению требуется много воды и растворенных минералов для обеспечения первичного роста, что соответственно должно быть обеспечено формирующейся гидравлической системой ксилемы. После завершения первичного роста, потребности в воде уменьшаются, а поток ассимилятов направляется на более активное отложение клеточной стенки, что вызывает переход к формированию толстостенных трахеид поздней древесины (Moehring et al., 1975; Antonova, Stasova, 1997; Hansen et al., 1997; Plomion et al., 2001; Ugglä et al., 2001; Simard et al., 2013; Olano et al., 2014; Petit, Crivellaro, 2014). При этом повышение концентрации углеводов приводит к более раннему началу лигнификации стенок, т.е. переходу от растяжения клетки к утолщению стенки (Carteni et al., 2018). Другая гипотеза состоит в том, что процессы растяжения клетки и утолщения ее стенки регулируются фотопериодом, при этом длина светового дня выступает переключателем к продукции клеток поздней

древесины (Heide, 1974; Бенькова, Шашкин, 2000; Gyllenstrand et al., 2007; Asante et al., 2011; Karlgren et al., 2013; Petterle et al., 2013; Jyske et al., 2014). В любом случае, внутренние механизмы в сезонном переключении включают и гормональный контроль, и дифференциальную экспрессию ключевых генов, ответственных за активацию соответствующих ферментов (Ваганов, Терсков, 1977; Ваганов и др., 1985; Lindström, 1997; Uggla et al., 1998; Schrader et al., 2003, 2004; Cato et al., 2006; Gyllenstrand et al., 2007; Zobel, Jett, 2012; Petterle et al., 2013).

Приведенные выше исследования сезонной кинетики роста выполнены по следующей схеме: текущие климатические условия – особенности кинетики (сезонные измерения) – особенности анатомической структуры годичных колец. Исходные данные для них получены в результате прямых измерений с периодическим отбором высечек растущих тканей стволов деревьев в течение всего сезона роста для нескольких лет (Rossi et al., 2007; Li et al., 2012; Cuny et al., 2014; Zhang et al., 2018). Этот процесс не только трудоемкий и длительный, но также не позволяет охватить весь диапазон колебаний климатических условий в течение жизни дерева. Увеличение длительности прямых наблюдений (например, 15 лет измерений использованы в работе Buttò et al., 2019) позволяет расширить этот диапазон, но только в рамках текущего климата, не учитывая длительные (вековые) климатические изменения, что ограничивает использование прямого подхода.

Использование длительных хронологий параметров клеток, являющихся результатом каждого из трех основных процессов дифференцировки трахеид (ширина годичного кольца и численность клеток в нем; радиальные размеры трахеид; толщина клеточной стенки) позволяет как выявить влияние широкого диапазона колебаний внешних факторов, так и косвенно оценить кинетику ксилогенеза. Такое исследование выполняется по обратной схеме: климатические условия за многолетний период наблюдений – особенности анатомии годичных колец – косвенная оценка кинетики роста. Существует несколько работ, в которых сроки наиболее климатического отклика в анатомических параметрах

отдельных трахеид или определенных зон годичного кольца использованы для оценки усредненных сроков соответствующих этапов дифференцировки (Carrer et al., 2017; Arzac et al., 2018; Бабушкина и др., 2010). Однако в целом взаимосвязи между сезонной кинетикой формирования годичного кольца и окончательных анатомических параметров его клеток пока малоисследованны.

Более часто количественную анатомию древесины используют в индикации колебаний внешних факторов и состояния древесных растений (скорости роста, здоровья и пр.). Особенности параметров ксилемы в значительной степени определяются условиями во время их формирования, представляя собой кратковременные связи с метеорологическими переменными (Deslauriers and Morin 2005; Liang and Eckstein 2006; Fonti et al., 2013; Xu et al., 2013; Ziacco and Liang, 2019). Так, внутрисезонные флуктуации плотности древесины (*intra-annual density fluctuations, IADF*) в засушливых условиях регистрируют кратковременные засухи в течение сезона роста (Battipaglia et al., 2010b; Campelo et al., 2006, 2013; De Micco et al., 2012, 2016; Wilkinson et al., 2015; Zalloni et al., 2016). Анализ радиальных размеров и толщины клеточных стенок трахеид хвойных в лимитированных по увлажнению условиях показал, что они чутко реагируют на дефицит влаги (Eilmann et al., 2009; Fonti, Babushkina, 2016; Бабушкина и др., 2018). Толщина клеточной стенки и диаметр трахеид в ранней древесине могут служить источниками информации о гидравлических и экофизиологических показателях, определяя функционирование ксилемы при воздействии стрессовых факторов (Rathgeber et al., 2016, Arzac et al., 2018, De Micco et al. 2019); толщина клеточной стенки в поздней древесине может служить косвенным показателем ассимиляции и запасов углерода (Fonti et al., 2013; Mayr et al., 2014).

Известно, что параметры годичных колец не являются независимыми друг от друга характеристиками. В монографии Ваганова Е.В. и Шашкина А.В. (2000) подробно рассмотрена практически линейная взаимосвязь ширины годичного кольца и продукции клеток, положительная нелинейная зависимость от нее же радиального размера клеток ранней и поздней древесины, более сложная и зависящая от зоны годичного кольца взаимосвязь внутрисезонной динамики

размера клеток и толщины их стенок. Сложность и неоднозначность этого комплекса взаимодействий можно проиллюстрировать на примере компенсаторного механизма, описанного в работе Balducci et al. (2016): при снижении скорости роста на том или ином этапе дифференцировки трахеиды его длительность увеличивается, ограничивая влияние стрессовых факторов окружающей среды на анатомическую структуру.

1.6. Постановка цели и задач исследования

В процессе формирования годичного кольца его ширина суммирует результаты процессов деления клеток и в меньшей степени их растяжения. В то же время на структуру и функционирование древесины оказывает влияние и результат третьего этапа дифференцирования клеток – утолщения клеточной стенки (Vaganov et al., 2006, 2011). Поэтому, учитывая различия в структуре и функциях ранней и поздней древесины, анатомические параметры клеточной структуры годичного кольца содержат более подробную климатическую информацию по сравнению с интегральными параметрами годичного кольца (Panyushkina et al., 2003; Lachenbruch, McCulloh, 2014). Следует учесть, что от сочетания радиального диаметра и толщины клеточной стенки трахеид зависит функционирование клеток ксилемы, включая водопроведение и депонирование углерода (Vaganov et al., 2011; Chenlemuge et al., 2015), т. е. сформировавшаяся структура годичного кольца в дальнейшем оказывает долгосрочное влияние на состояние дерева в целом и его дальнейший рост (Heres et al., 2014).

Поэтому анатомические характеристики клеток древесины являются важным источником данных об адаптации деревьев к изменениям окружающей среды, особенно на границах лесных экосистем и ареалов видов. В условиях недостаточного увлажнения велик риск нарушения гидравлического баланса древесных растений, приводящего не только к подавлению их роста, но и повышению уровня смертности (Bigler et al., 2006; Allen et al., 2010; Anderegg et al., 2013; Fonti, Babushkina, 2016; Cailleret et al., 2017). В условиях недостаточной теплообеспеченности изменение продолжительности вегетационного периода,

контролирующее первичную продуктивность и возможные фенологические сдвиги, может изменить годовой углеродный цикл (Davi et al. 2006; Peñuelas and Filella 2009; Castagneri et al. 2018).

В этом отношении перспективным полигоном являются горные лесные экосистемы Южной Сибири, расположенные в регионе с быстрыми темпами климатических изменений и вследствие большого диапазона высот варьирующие от семиаридной лесостепи через умеренные условия среднегорья до холодных условий верхней границы леса. Представляет интерес рассмотреть в этом регионе закономерности изменчивости анатомической структуры распространенных видов хвойных вдоль высотного трансекта, заложенного на северном макросклоне Западных Саян и в прилегающей к нему Хакасско-Минусинской котловине. В связи с этим основной фокус работы был направлен на использование трахеидограмм в качестве инструмента для более детального анализа влияния внутренних и внешних факторов на формирование анатомической структуры годичных колец хвойных деревьев в широком диапазоне условий их произрастания.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Описание региона и исследуемых видов

2.1.1. Природно-климатическая характеристика региона

Исследование проводили в Хакасско-Минусинской котловине и на хр. Борус Западных Саян. Хакасско-Минусинская котловина расположена практически в центре континентальной Азии, на юге Средней (Енисейской) Сибири. Она открывается к северу, а с остальных трех сторон окружена горными массивами: Кузнецкий Алатау на западе, Западные Саяны на юге и Восточные Саяны на востоке. Диапазон высот в котловине составляет 200-600 м н.у.м. 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; Павлова, 2015). К западу от р. Енисей большую часть территории котловины занимают степи и сельскохозяйственные угодья на каштановых почвах и южных черноземах, в предгорьях горных массивов сменяющиеся смешанными лесами (сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., лиственница сибирская *Larix sibirica* Ledeb., береза повислая *Betula pendula* Roth, осина дрожащая *Populus tremula* L., в окрестностях водных объектов – ель сибирская *Picea obovata* Ledeb.) на серых лесных почвах (Chytrý et al., 2008; Макунина, 2010, 2016). На правом берегу Енисея в пределах степной зоны расположены обособленные лесные массивы на хорошо дренируемых слоисто-эоловых гумусовых черноземах, преимущественно сосновые ленточные боры с березой и осинкой. В этой части котловины формирование лесных экосистем обусловлено наличием гидрологических объектов и благоприятной структурой почвы. На хр. Борус лесные массивы начинаются в предгорьях на высоте 300-400 м н.у.м., с высотой смешанные леса сменяются хвойными, верхняя граница леса находится на высотах 1300-1500 м н.у.м. Помимо вышеупомянутых видов, распространены пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. и кедр сибирский (сосна кедровая) *Pinus sibirica* Du Tour; в высокогорье ели встречаются не только вблизи водных объектов. Почвы суглинистые, маломощные и каменистые, с

многочисленными выходами твердых пород; глубина и плодородие почвенного слоя резко зависят от локального ландшафта.

Большая часть котловины относится к бассейну р. Енисей и ее притоков, также имеются несколько небольших бессточных областей, а северо-запад котловины принадлежит бассейну р. Иртыш (приток Оби). В пределах района исследования находится южная оконечность Красноярского вдхр. и плотина Саяно-Шушенского вдхр. Оба объекта вследствие огромной массы воды существенно влияют на климат в их окрестностях.

В данном исследовании использовали ежемесячные и ежедневные данные по средней температуре воздуха (T) и сумме осадков (P) метеостанций Минусинск ($53^{\circ}41'$ с.ш., $91^{\circ}40'$ в.д., 250 м н.у.м.), Таштып (52.72°N 89.88°E , 450 м н.у.м.), Черемушки ($52^{\circ}52'$ с.ш., $91^{\circ}25'$ в.д., 330 м н.у.м.). Для дендроклиматического анализа использовали рассчитанные на основе массива суточных данных скользящие ряды средней температуры и количества осадков с окном 15-21 день и шагом 1 день (например, Helama, Sutinen, 2016; Carrer et al., 2017; Castagneri et al., 2017; Belokopytova et al., 2018).

Климат региона исследования континентальный (Алисов, 1956) с большими суточными и сезонными перепадами температур. В Хакасско-Минусинской котловине среднегодовая температура воздуха находится в диапазоне от -1.5°C до $+4.1^{\circ}\text{C}$. Переход суточных температур через 5°C приходится на конец апреля, через 10°C – на первую половину мая. Максимальные температуры наблюдаются в конце июня – первой половине июля, в отдельные дни среднесуточная температура превышает 30°C . Среднегодовая сумма осадков 260-580 мм, с выраженным летним максимумом – около 90% осадков выпадает за период с апреля по октябрь, наибольшее количество – в июле. Начало вегетационного сезона (май-июнь) характеризуется более выраженным дефицитом увлажнения, однако засухи могут происходить и позднее. Тем не менее, степень аридности региона недостаточна для того, чтобы начало вегетации древесных растений в лесостепной зоне и ленточных борах задерживалось засухами (ср. наблюдения в более аридных условиях, Ren et al. 2015, 2018; Ziaco et al. 2018). Предгорья, как

правило, получают больше осадков, чем центральная часть котловины, а температуры ниже.

У подножия хр. Борус температуры отрицательны с ноября по март, средняя температура этого периода 5-11°C ниже нуля, количество выпавших осадков 50-90 мм. Средняя температура теплого сезона (апрель-октябрь) +11-13°C, за этот сезон выпадает 360-540 мм осадков. По мере увеличения высоты падение температур наблюдается в течение всего года, скорость падения температур составляет 0.4-0.65°C на 100 м в зависимости от сезона. Количество осадков, наоборот, с высотой увеличивается на 100-200 мм на 100 м (Поликарпов, Назимова, 1963; Поликарпов и др., 1986; Севастьянов, 1998), и на верхней границе леса выпадает примерно в три раза больше осадков, чем в предгорьях. За период инструментальных наблюдений на хр. Борус количество осадков значительно не изменилось, но наблюдается повышение температур теплого сезона на 0.2°C за декаду, зимнего – на 1.1°C за декаду.

На локальный климат хр. Борус последних десятилетий большое влияние оказало строительство Саяно-Шушенской плотины и заполнение водохранилища (площадь 620 км², глубина до 220 м). Строительство плотины водохранилища началось в 1968 году. Русло р. Енисей было перекрыто в октябре 1975. Первые три турбины Саяно-Шушенской гидроэлектростанции были запущены в конце 1979, последующие турбины запускали в конце 1980, 1981, 1984 и 1985. В 1990 году водохранилище впервые было заполнено до проектной отметки (Роров, Shatravskii, 1994). Огромная водная масса водохранилища и изменение термического режима р. Енисей после запуска турбин ГЭС привели к тому, что окрестности плотины можно считать полигоном длительного антропогенного эксперимента по изменению климата. На региональное длительное повышение температур, особенно холодного периода, вблизи водохранилища накладывается его локальное воздействие (Рисунок 2.1). Для количественной оценки локального изменения климата водохранилищем и ГЭС локальные температуры расположенной вблизи плотины метеостанции Черемушки (Cher) сравнили с региональными (Reg), рассчитанными усреднением ежемесячных рядов

метеостанций Минусинск и Таштып, находящихся в пределах Минусинской впадины на расстоянии 90-100 км от водохранилища на относительно близких высотах. Рассматривали ряды температур, усредненных в течение теплого (апрель-октябрь, когда вблизи дамбы $T > 0^\circ\text{C}$) и холодного сезона (ноябрь-март, когда $T < 0^\circ\text{C}$). Сравнение локальной и региональной динамики температур показало, что очень резкое локальное изменение произошло в температурах холодного сезона между 1979 и 1980 годами.

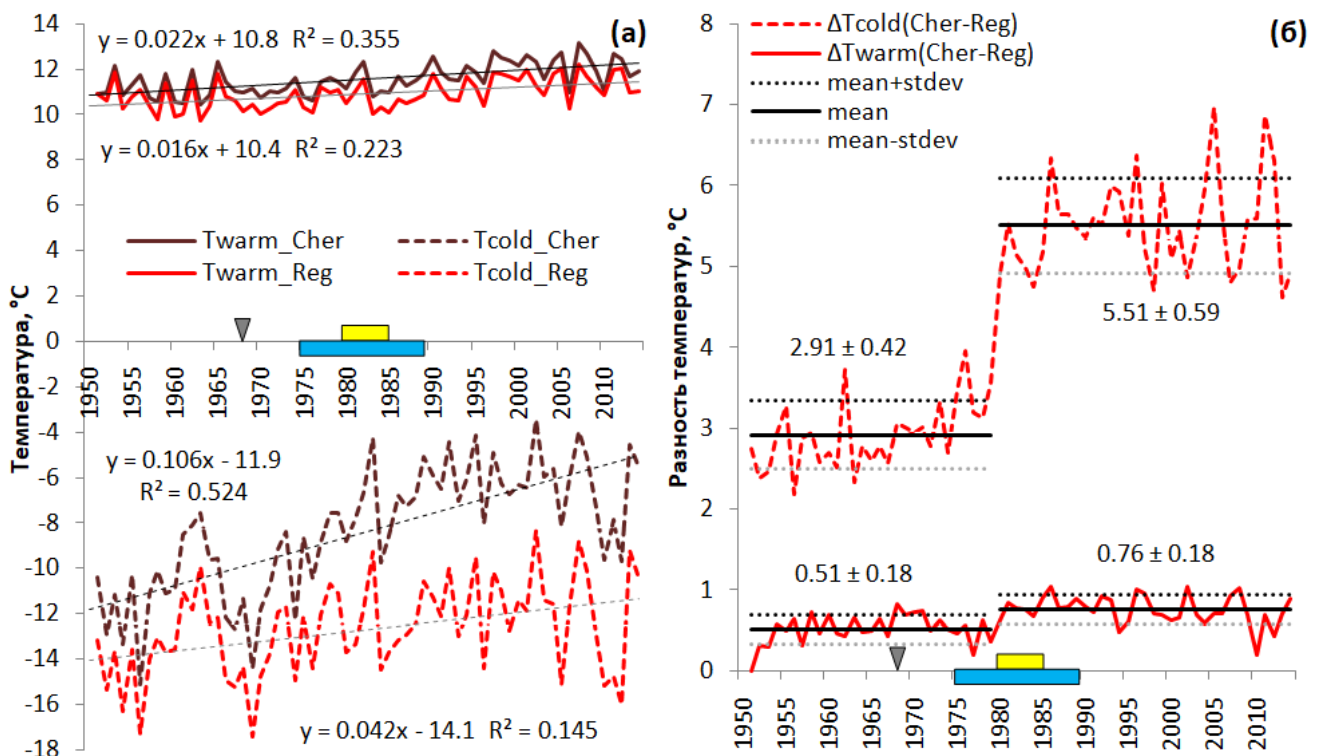


Рисунок 2.1. Региональная (Reg, усредненная по метеостанциям Минусинск и Таштып) и локальная (Cher, по метеостанции Черемушки) климатическая динамика: а) тренды изменения средней температуры холодного (T_{cold} , ноябрь-март) и теплого (T_{warm} , апрель-октябрь) сезонов; все линейные тренды значимы на уровне $p < 0.05$; б) разности локальных и региональных температур (ΔT) этих же сезонов; приведенные $mean \pm SD$ рассчитаны за 1951-1979 гг. и 1980-2014 гг.

На горизонтальных осях отмечены начало строительства плотины (1968 г., треугольник), период заполнения водохранилища (1975-1990, синяя полоса) и период запуска турбин ГЭС (конец 1979 г. – конец 1985 г., желтая полоса)

Для сравнения климата до и после запуска ГЭС весь период инструментальных наблюдений на метеостанции Черемушки, расположенной около плотины, был разбит на подпериоды 1951-1979 и 1980-2014 годы. Во втором подпериоде региональные температуры холодного сезона поднялись с $-13.5 \pm 1.9^\circ\text{C}$ до $-12.0 \pm 2.0^\circ\text{C}$ (*mean* \pm *stdev*), локальные с $-10.6 \pm 2.0^\circ\text{C}$ до $-6.5 \pm 1.7^\circ\text{C}$. В течение теплого сезона климатические изменения более умеренные, а отличие локального климата намного слабее: региональные температуры поднялись с $10.6 \pm 0.6^\circ\text{C}$ до $11.2 \pm 0.6^\circ\text{C}$, локальные с $11.2 \pm 0.5^\circ\text{C}$ до $11.9 \pm 0.6^\circ\text{C}$. Все различия температуры между подпериодами статистически значимы на уровне $p < 0.05$. Корреляции локальных сезонных температур с региональными составляют 0.95-0.98 в течение отдельных подпериодов, а за весь период 1951-2014 остаются высокими для теплого сезона ($r = 0.95$), но уменьшаются для холодного ($r = 0.87$).

Сравнение внутригодового хода локальных температур до и после 1980 года показало, что максимальное потепление наблюдается зимой, летом температуры стабильны (Рисунок 2.2). На высоте плотины начало вегетационного сезона (даты перехода температур через 5°C и 10°C) сдвигается на 4-6 дней раньше, конец – на 4-10 дней позже. С учетом высотного градиента температуры, выше по склону хр. Борус сдвиг начала и конца вегетационного сезона могут несколько варьировать по длительности, сохраняя те же направления. Крупное и глубоководное водохранилище работает как аккумулятор тепловой энергии вследствие большой теплоемкости и огромного объема воды. Это приводит к смягчению континентальности климата (уменьшению амплитуды суточных и сезонных колебаний температур) и гистерезису – запаздыванию локальной температурной динамики по сравнению с региональной. Такой эффект усугубляется тем, что плотина ГЭС в рабочем режиме (т.е. после запуска турбин) пропускает воду из глубоких горизонтов водохранилища, которая весной и летом холоднее, чем на поверхности, а осенью и зимой – теплее. Зимой это приводит к образованию незамерзающей полыньи на десятки километров вниз по течению от дамбы, дополнительно отепляющей локальный климат (Космаков, 2001).

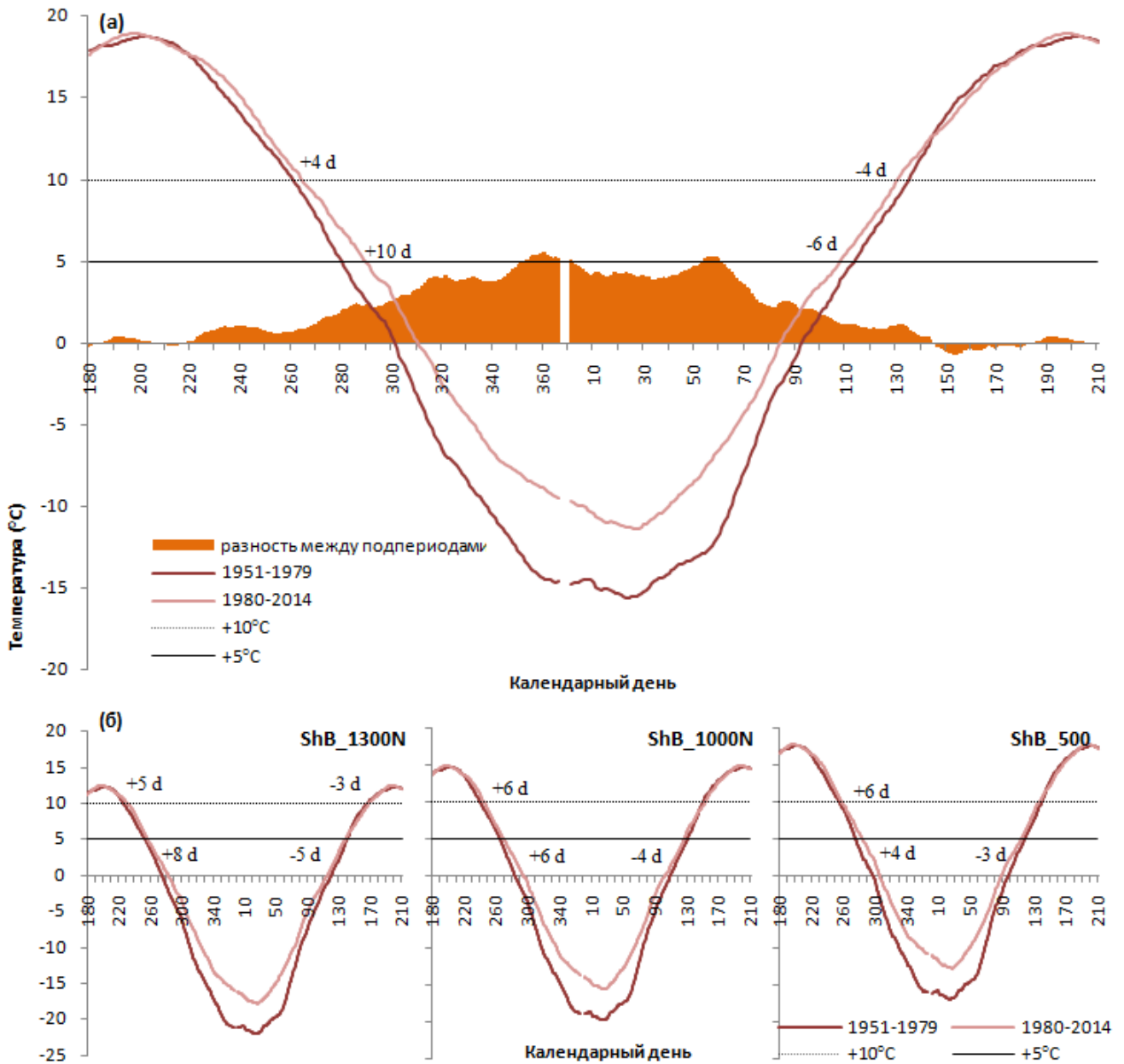


Рисунок 2.2. Внутрисезонная динамика температуры до и после 1980 г.:

а) суточные температуры на метеостанции Черемушки, сглаженные 21-дневной скользящей средней и усредненные для подпериодов 1951-1979 и 1980-2014 гг.;

б) то же, оценка для участков сбора материала, считая скорость падения температуры с высотой 0.65°C на 100 м. На всех графиках показаны пороги температуры $+5^{\circ}\text{C}$ и $+10^{\circ}\text{C}$ и сдвиг средней даты перехода температуры через эти пороги между подпериодами

По всей видимости, из-за этого наиболее резкий скачок зимних температур совпадает по времени с запуском первых турбин ГЭС. Датировка начала

воздействия водохранилища на климат подтверждается не только скачком в разностном ряду, но и более высокими корреляциями локальных и региональных сезонных температур в течение подпериодов до и после 1980 г. по сравнению со всем периодом инструментальных наблюдений.

Примерные оценки сезонной динамики температур на разных высотах были получены на основе данных метеостанций Черемушки (330 м н.у.м.) и с учетом падения температур на 0.65°C на каждые 100 м высоты. Усредненная за 1965-2014 гг. оценка длительности вегетационного сезона ($T > +5^{\circ}\text{C}$) составляет 166 дней (24 апр. – 7 окт.) на высоте 500-550 м н.у.м., 142 дня (7 мая – 25 сен.) на высоте 900-950 м н.у.м., 139 дней (8 мая – 23 сен.) на высоте 950-1000 м н.у.м. и 116 дней (19 мая – 11 сен.) на высоте 1300-1350 м н.у.м. Температуры, превышающие $+10^{\circ}\text{C}$, на тех же высотах наблюдаются в среднем 118 дней (18 мая – 12 сен.), 91 день (1 июн. – 30 авг.), 89 дней (2 июн. – 29 авг.) и 63 дня (15 июн. – 16 авг.).

2.1.2. Описание участков сбора материала

Материалы были получены на нескольких участках, расположенных в Хакасско-Минусинской котловине и на разных высотах на хр. Борус Западных Саян (Рисунок 2.3, Таблица 2.1). В семиаридных условиях котловины был заложен участок «Минусинск» (MIN) в 15 км к востоку от г. Минусинска.

Участок MIN находится в Минусинском ленточном бору и покрыт березово-сосновым злаково-разнотравным лесом на слоисто-эоловых гумусовых черноземах. Минусинский бор располагается в степной зоне, где большая часть летних осадков стягивается к р. Енисей, поэтому на исследуемом участке количество выпадающих осадков стабильно ниже, чем на метеостанции Минусинск. Тем не менее, положение Минусинского бора в слабовыраженной впадине рельефа обеспечивает скапливание осадков и дополнительное увлажнение от ближайших гидрологических объектов, достаточные для формирования лесной экосистемы.

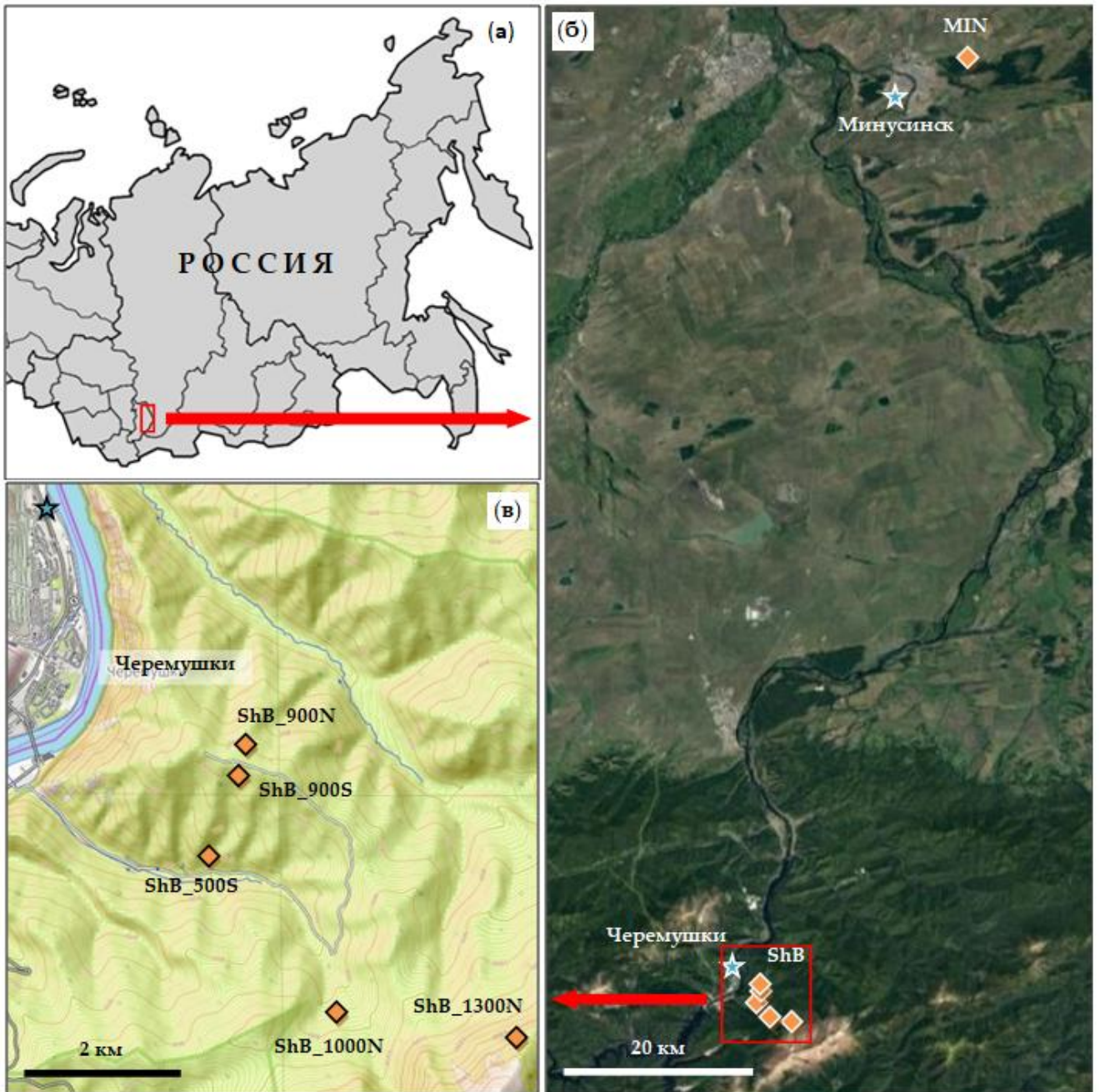


Рисунок 2.3. Карта района исследования: а) расположение района исследования в азиатской части России; б) спутниковая карта района исследования; в) рельефная карта участков, расположенных в национальном парке «Шушенский Бор» на хр. Борус Западных Саян. Отмечено расположение метеостанций (звезды) и участков сбора материала (ромбы)

Участки сбора материала

Участок	Широта	Долгота	Высота, м н.у.м.	Вид
ShB_1300N	52.81°N	91.51°E	1300-1350	Сосна обыкновенная Ель сибирская Кедр сибирский
ShB-1000N	52.80°N	91.48°E	950-1000	Ель сибирская
ShB_900N /	52.84°N	91.46°E	900-950	Сосна обыкновенная
ShB_900S	52.84°N	91.46°E	900-950	Сосна обыкновенная
ShB_500S	52.83°N	91.45°E	500-550	Сосна обыкновенная
ShB_500N	52.83°N	91.45°E	500-550	Ель сибирская
MIN	53.72°N	91.87°E	~300	Сосна обыкновенная

Участки сбора древесного материала на хребте Борус были заложены вдоль высотного трансекта на территории национального парка «Шушенский бор» (ShB) на северном и южном склонах в диапазоне экосистем от смешанных лесов до верхней границы леса. Все участки расположены в пределах 10 км к востоку от плотины Саяно-Шушенской ГЭС. Выбор участков был обусловлен требованиями логистической доступности и расстояния от источников климатических данных. Природоохранный статус национального парка служит гарантом того, что на выбранных участках исследования антропогенное влияние на состояние экосистем помимо изменения локального климата минимизировано.

На нижнем участке трансекта произрастает пихтово-березовый лес с кедром и сосной, сосна преобладает на южном склоне (ShB_500S), ели произрастают вдоль ручья Таловка и на поднимающемся от него северном склоне (ShB_500N). Вдоль гребня, расположенного севернее на высоте около 950 м н.у.м., лес сосново-лиственничный с березой (ShB_900S), на северном склоне в древостое также встречается пихта (ShB_900N). На участке ShB_1000N лес кедровый с сосной и елью (~10%), в подросте ель более многочисленна (~30%). Верхняя

граница леса (ShB_1300N) также представлена кедровником с сосной и елью; ели произрастают на ровном участке у ручья и на восточном каменистом склоне, сосна на северном склоне. Ландшафтно-почвенные условия на всех высотах неоднородны в связи с высокой расчлененностью рельефа.

В целом, получаем градиент локальных климатических условий от холодных и влажных к жарким и сухим: ShB_1300N → ShB_1000N → ShB_900N → ShB_500N → ShB_900S → ShB_500S → MIN, обусловленный расположением Минусинского бора в сухой степной зоне межгорной котловины, а в горах – высотным перепадом температуры воздуха и осадков и более интенсивной освещенностью (а следовательно, температурой поверхностей и потенциальной эвапотранспирацией) южных склонов по сравнению с северными (Zhirnova et al., 2020).

2.1.3. Экологическая характеристика исследуемых видов хвойных

Для адекватной интерпретации результатов дендроклиматического анализа необходимо рассмотреть биоэкологические особенности исследуемых видов хвойных древесных растений.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb). На юге Сибири ель произрастает преимущественно в окрестностях водных объектов, поднимаясь в горы вдоль долин рек (Коропачинский, 1975). Корневая система взрослых елей поверхностная, т.е. располагается в верхнем горизонте почвы. Ель требовательна к почвенному увлажнению, но требует не чрезмерное и не застойное увлажнение, поэтому предпочитает хорошо дренированные, проточные почвы. Ель является одним из самых зимостойких древесных видов (до -50°C), но плохо переносит весенние заморозки, что может быть связано с явлением физиологической засухи (активной транспирации при недостаточной доступности влаги в холодной или мерзлой почве). По требовательности к минеральному составу почвы ель превосходит сосну, но уступает пихте и лиственнице (Сукачев, 1938). Среди положительных качеств ели отмечается высокая теневыносливость (Ткаченко, 1952; Гроздов, 1960; Нестеров, 1961; Малаховец, 1996).

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). На песчаных почвах образует чистые древостои, в других условиях входит в состав смешанных лесов с различными хвойными и лиственными видами. Широкое распространение сосняков в районах Южной Сибири соответствует климатическим поясам, характеризующимся ГТК 1.0-1.6 при количестве осадков 350-450 мм в год и сумме активных температур не ниже 1200°C (т.е. районы с жарким и умеренно сухим вегетационным сезоном). Сосна хорошо адаптируется к недостатку увлажнения и скудной почве, но плохо переносит затенение, загрязнение атмосферы и засоление почв. Корневая система пластичная, часто стержневая, уходящая в глубокие горизонты. Растет быстрее многих других хвойных, но при этом имеет относительно долгий срок жизни – более 500 лет (Коропачинский, Встовская, 2002). В более благоприятных условиях сосна не в состоянии конкурировать с елью, пихтой и кедром и вытесняется ими. Благодаря глубокой корневой системе и толстой коре сосна меньше страдает от пожаров, поэтому многие сосновые леса сформированы после пожаров на месте древостоев других видов хвойных (Сукачев, 1938).

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour). Кедр – морозоустойчивый, относительно влаголюбивый и теневыносливый вид хвойных (Поварницын, 1944; Крылов и др., 1983; Ирошников, 1985). Способен произрастать при низких температурах и короткой длительности вегетационного сезона, уступая в этом только лиственнице (Морозов, 1931; Поликарпов и др., 1986): в горах Южной Сибири его термический диапазон находится в пределах суммы активных температур (суммы суточных температур, превышающих +5°C, в течение сезона) 350–1500°C, продолжительность периода с активными температурами – 60–80 дней. Более требователен к увлажнению по сравнению с сосной и лиственницей, но засухоустойчив по сравнению с елью. Взрослые деревья кедра после окончания роста весенних побегов в средней части кроны формируют более короткие летние побеги (Горошкевич, 2006; Горошкевич, Попов, 2009).

2.2. Методология сбора и обработки образцов древесины

Для взятия образцов (кernов) отбирались живые доминантные и субдоминантные деревья без видимых признаков повреждений, не менее 20 деревьев на каждом участке. Керны были взяты с помощью приростных буравов на высоте груди (~1.3 м). Сбор образцов, измерение радиального прироста и перекрестная датировка были проведены стандартными методами дендрохронологии (Methods of dendrochronology..., 1990). Ряды ширины годовых колец (tree ring width, *TRW*) всех деревьев измерили на полуавтоматической установке LINTAB 5 (Рисунок 2.4) под бинокулярным микроскопом (Stemi 2000-C; Zeiss, Германия) с помощью программы TSAP win (Rinn, 1996). Перекрестную датировку индивидуальных измерений проверяли в программе COFECOA (Holmes, 1983, 1994). Затем в программе ARSTAN (Cook, Krusic, 2005) измерения *TRW* были стандартизованы (удалены длительные неклиматические тренды), и на основе индивидуальных рядов методом взвешенной средней были построены локальные стандартные хронологии.

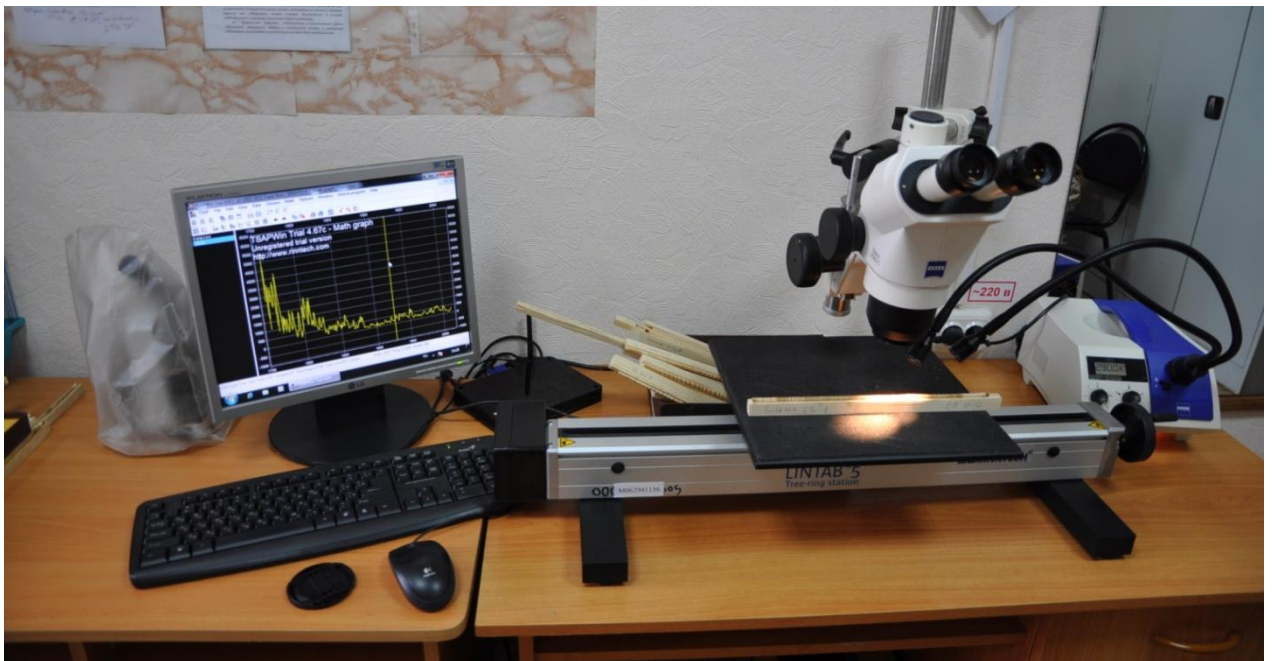


Рисунок 2.4. Полуавтоматическая установка для измерения *TRW* в комплекте с бинокулярным микроскопом и персональным компьютером. Запущена программа TSAP win

Из этой выборки на каждом участке было отобрано по 5 кернов для анатомических измерений, отдавая предпочтение образцам с высокой корреляцией индивидуальной изменчивости *TRW* с локальной хронологией и деревьям в возрасте ≥ 80 лет. Отобранные керны разделяли на части длиной 3-4 см косыми разрезами таким образом, чтобы полные радиальные ряды трахеид для каждого годичного кольца присутствовали как минимум в одной части керна (чтобы избежать разрывов в измерениях). На санном микротоме (Microm HM 430; Thermo Fisher Scientific, США) из них получили тонкие поперечные срезы (15-20 мкм), включающие не менее 50 последних лет роста дерева. Срезы окрасили 1% спиртовым раствором сафранина, дегидратировали этиловым спиртом восходящей концентрации и ксилолом, затем зафиксировали на предметных стеклах в канадском бальзаме. Годичные кольца на препаратах срезов предварительно датировали под бинокулярным микроскопом по соответствующим индивидуальным и локальным хронологиям *TRW*.



Рисунок 2.5. Система анализа изображений: биологический микроскоп с установленной цифровой камерой, персональный компьютер

Затем были получены микрофотографии каждого годичного кольца с увеличением $200\times$ с помощью системы анализа изображений, состоящей из цифровой камеры (AxioCam MRc5; Zeiss, Germany), установленной на биологический микроскоп (Axio Imager D1; Zeiss, Germany), и персонального компьютера (Рисунок 2.5).

2.3. Анатомические измерения и их обработка: получение трахеидограмм и длительных хронологий анатомических параметров

2.3.1. Измерения базовых и получение производных анатомических параметров

По микрофотографиям срезов в программе Lineyka (Силкин, 2010) были произведены измерения следующих анатомических параметров (Larson, 1994; Ваганов и др., 1985): количество клеток (number, N), радиальный диаметр люмена (lumen diameter, LD) и толщина сдвоенной клеточной стенки (double wall thickness, DWT) с точностью до 0.01 мкм. Затем в программе ProcessorKR (Силкин, 2010) измерения были автоматически пересчитаны в радиальный диаметр трахеид (diameter, $D = LD + DWT$) и одинарную толщину клеточной стенки (cell wall thickness, $CWT = DWT / 2$). Для окончательной датировки годичных колец рассчитали $TRW = \sum D$ и также сравнили с локальными хронологиями TRW .

Для определения необходимой повторности измерений, т.е. количества измеренных радиальных рядов клеток (number of files – N_f) в годичном кольце, для одной из выборок была проведена проверка по методике, описанной в работе Seo et al. (2014). Для трех случайно выбранных годичных колец с различным N (~ 20 , ~ 40 , ~ 60) измерили D и CWT для 10 радиальных рядов трахеид, при этом для возможности их сравнения исходные измерения нормировали (растягивали или сжимали) к среднему значению N (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990, описание методики приведено в п. 2.3.2). Затем для каждого кольца была построена мастер-трахеидограмма (ряд измерений, усредненный арифметическим средним по всем 10 рядам) и набор трахеидограмм, полученных усреднением измерений с различной повторностью $N_f = 1 \dots 9$. Коэффициенты корреляции Пирсона этих

трахеидограмм между собой и с мастер-трахеидограммой показали, что при $N_f = 5$ усредненные трахеидограммы достаточно точно отражают анатомическую структуру кольца в целом (Рисунок 2.6).

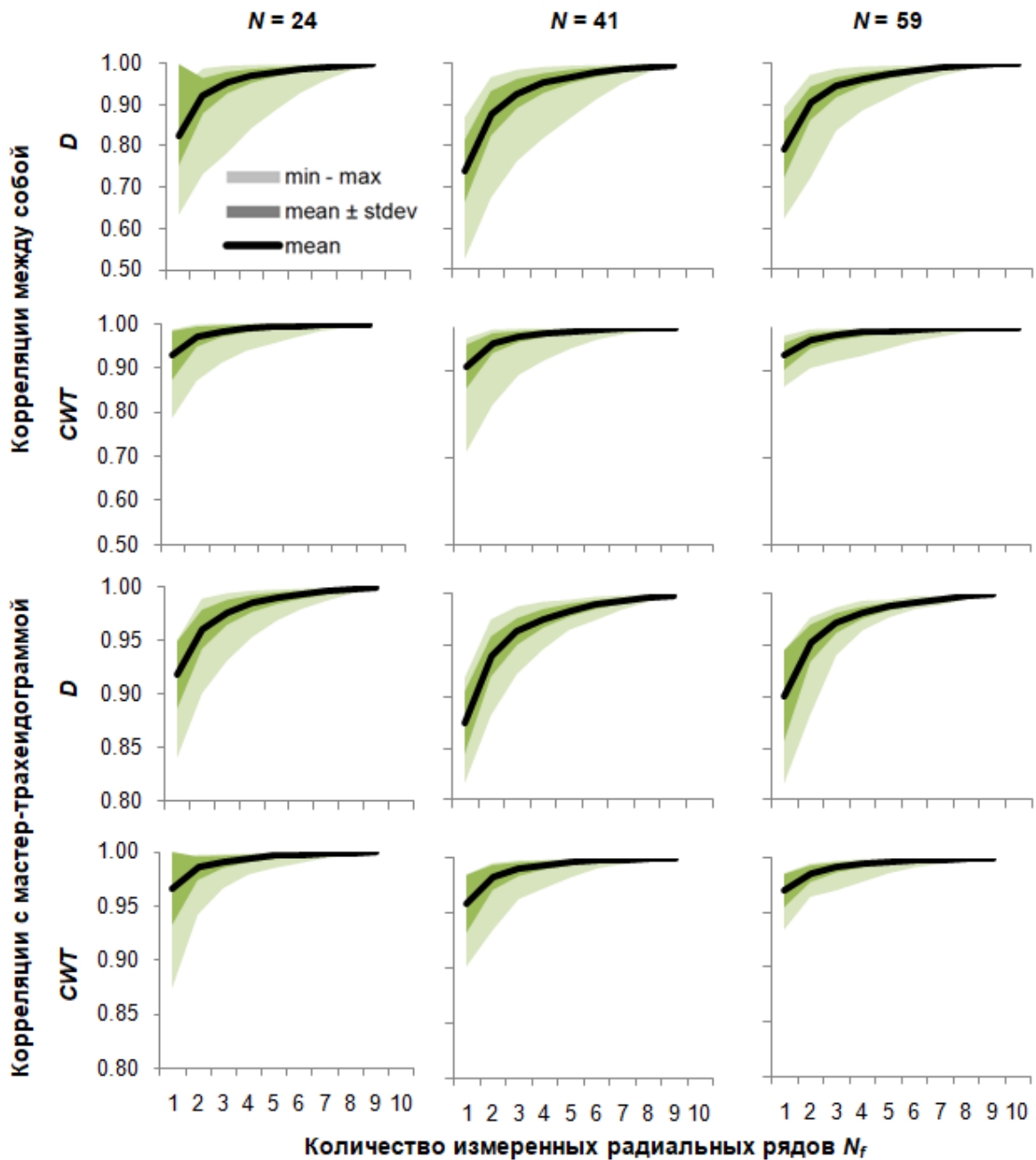


Рисунок 2.6. Результаты диагностического теста на повторность измерений: диапазон коэффициентов корреляции трахеидограмм анатомических параметров D и CWT , усредненных по различному количеству измеренных радиальных рядов $N_f = 1 \dots 9$ между собой и с мастер-трахеидограммами (усредненными по всем 10 измеренным рядам)

В данной работе производными анатомическими параметрами названы параметры отдельных трахеид (фактических или нормированных), рассчитанные на основе базовых параметров D и CWT . Из производных параметров были рассмотрены площадь клеточной стенки и плотность древесины. Площадь клеточной стенки рассчитывали по нормированным трахеидограммам D и CWT , принимая форму клетки за прямоугольник:

$$CWA = D \cdot TD - (D - 2 \cdot CWT) \cdot (TD - 2 \cdot CWT), \quad (2.1)$$

где TD – тангенциальный диаметр клеток приняли константой для исследуемого вида хвойного, рассчитанной эмпирически усреднением выборочных измерений на всех участках. Плотность рассчитывали для каждой нормированной клетки по формуле $\rho = \rho_0 \cdot CWA / (D \cdot TD)$, где $\rho_0 = 1.53 \text{ г/см}^3$ – плотность древесного вещества (Stamm, 1929).

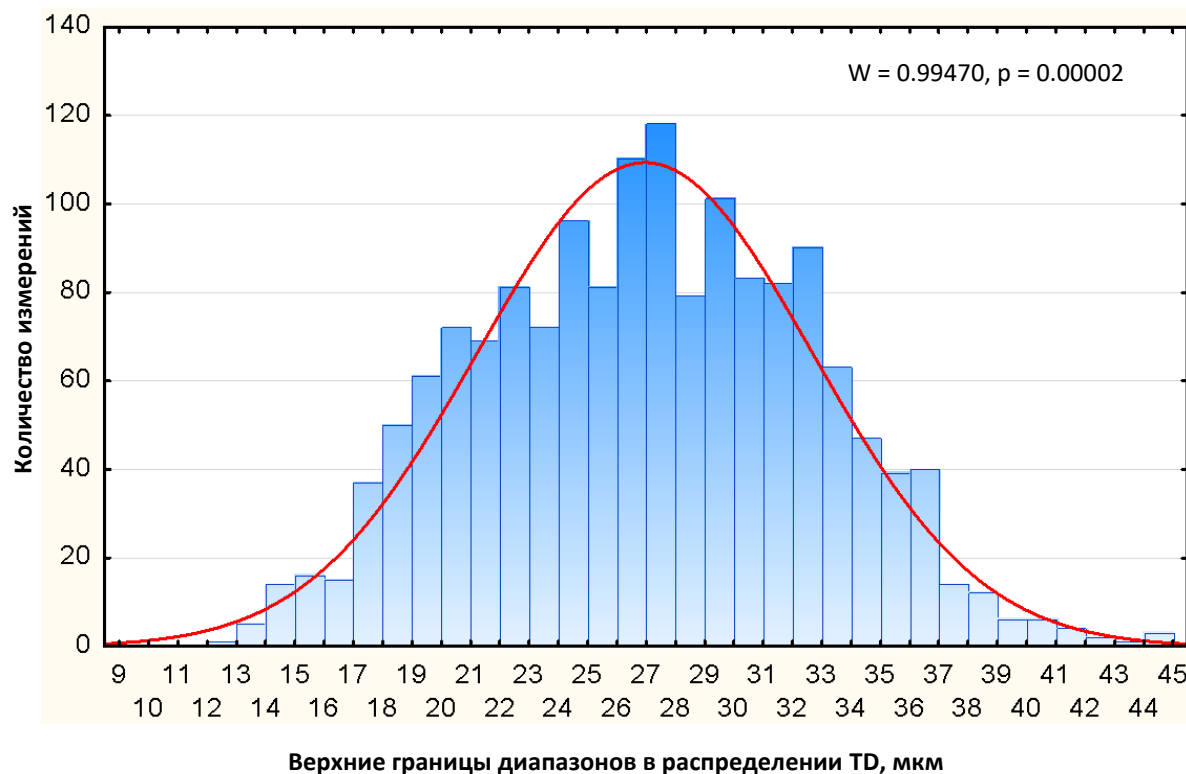


Рисунок 2.7. Пример плотности распределения тангенциального диаметра трахеид в годовых кольцах ели сибирской (TD). Красная линия – ожидаемое нормальное распределение

Для проверки обоснованности использования тангенциального размера клеток как константы была проведена выборочная проверка: на участке у каждого из 5 деревьев случайно выбрали одно годовое кольцо, в каждом кольце измерили TD каждой трахеиды для тех же радиальных рядов трахеид, в которых измеряли остальные параметры. Затем построили диаграммы плотности распределения клеток по TD (Рисунок 2.7) и проверили распределение на нормальность по W -критерию Шапиро-Уилка (Shapiro et al. 2012).

2.3.2. Нормирование трахеидограмм

Для возможности сравнения рядов и годовых колец с различным количеством клеток исходные измерения нормировали к $N = 15$ (Ваганов и др., 1985; Panyushkina et al. 2003; Бабушкина и др., 2010; Ziaco, Biondi, 2016). Для нормирования использовали методику, предложенную Е.А. Вагановым (1990). Эта процедура проводится над исходными измеренными трахеидограммами базовых анатомических параметров. Исходная трахеидограмма – это последовательность измеренных значений анатомического параметра для каждой клетки в радиальном ряду трахеид $\{X_i\}$, $i = 1, \dots, N$, где X – параметр клетки (D , CWT , LD и т.д.). Процедура нормирования состоит из двух шагов. Сначала исходная трахеидограмма растягивается в c раз, получая промежуточную последовательность значений:

$$\{X_i^*\} = \underbrace{X_1, \dots, X_1}_c, \underbrace{X_2, \dots, X_2}_c, \dots, \underbrace{X_N, \dots, X_N}_c, \quad i = 1, \dots, N \cdot c. \quad (2.2)$$

Затем эта промежуточная последовательность сжимается в итоговую нормированную трахеидограмму $\{\hat{X}_i\}$, $i = 1, \dots, c$, где

$$\hat{X}_i = \frac{1}{N} \sum_{j=N \cdot (i-1) + 1}^{N \cdot i} X_j^* \quad (2.3)$$

Нормирование сжимает или растягивает исходную трахеидограмму по оси абсцисс (количество клеток) и оставляет без изменения по оси ординат (значения анатомических параметров). В качестве стандарта для нормирования в данном исследовании использовали 15 клеток. При выборе количества нормированных клеток может быть использовано среднее значение для всей используемой выборки (Panyushkina et al., 2003; Deslauriers, Morin, 2005; Ziaco, Biondi, 2016), в других исследованиях кольцо делили на 10 фиксированных зон вне зависимости от ширины кольца (Carrer et al., 2017; Castagneri et al., 2017). Как показала практика, оба эти варианта позволяют получить достоверную информацию о структуре годичного кольца и ее изменчивости. Однако при дендроклиматическом анализе растяжение трахеидограммы может привести к большему искажению климатического сигнала, чем ее сжатие. Это обусловлено тем, что при растяжении в два раза и более информация от одной фактической клетки регистрируется в двух и более нормированных позициях. В то же время, при сжатии в одну нормированную позицию записываются данные от нескольких клеток, процессы дифференцировки которых сильно накладываются во времени, и усредняется климатический сигнал в течение периода перекрытия. Поэтому количество клеток для нормирования подбирали таким образом, чтобы не допустить более 10% колец в выборке с растяжением трахеидограмм в два раза и более, по выборке с наименьшим средним N .

Нормирование трахеидограмм позволяет провести усреднение измерений, проведенных по нескольким радиальным рядам в пределах одного годичного кольца, в одну обобщенную трахеидограмму. Так же, как и усреднение измерений TRW по двум или более радиусам одного дерева, эта процедура увеличивает содержание общего сигнала. Если нормирование проводится к одинаковому количеству клеток для всех годичных колец, в полученном массиве данных можно выделить временные ряды анатомических параметров для индивидуального дерева по позициям клеток, например: $D1, D2, \dots, D15; CWT1, CWT2, \dots, CWT15$. На основе этих индивидуальных временных рядов далее после стандартизации тем или иным методом и усреднения по выборке из нескольких

деревьев можно получить набор локальных клеточных хронологий, описывающий внутрисезонную и погодичную динамику анатомической структуры годичных колец на исследуемом участке.

2.3.3. Расчет обобщенных анатомических параметров и длительных клеточных хронологий

Обобщенными анатомическими параметрами в данной работе названы параметры, характеризующие определенные зоны (ранняя и поздняя древесина) или годичное кольцо в целом, такие как средние, максимальные значения или суммы значений базовых или производных параметров, отношение значений параметров в разных зонах и пр.

Поскольку в годичных кольцах сосны обыкновенной и ели сибирской наблюдается плавный переход от ранней к поздней древесине, возникает необходимость использования математически определенного критерия для разграничения этих зон годичного кольца. Используя усредненные по 5 радиальным рядам в каждом кольце трахеидограммы D и CWT , были построены графики зависимости $CWT(D)$ по всем измерениям (Рисунок 2.8). На этих графиках отчетливо выделяются области распределения трахеид типичной ранней и типичной поздней древесины, а также переходная зона между ними. Классический критерий Морка (Mork, 1928; Denne, 1989) предлагает для границы между ранней и поздней древесиной эмпирическое пороговое значение $CWT = 0.25 LD$. Подставляя $LD = D - 2 CWT$, получаем $CWT = D / 6 \approx 0.167 D$. Однако это пороговое значение может сдвигаться, например, в зависимости от экофизиологических особенностей вида и условий местообитания (Свидерская и др., 2011; Бабушкина и др., 2018), поэтому отдельно для каждого участка пороговое значение отношения $k = CWT / D$ рассчитывали эмпирически. Был произведен перебор k с шагом 0.01 и выявлен диапазон $(k - 0.005) < CWT / D < (k + 0.005)$, в котором находится наименьшее количество клеток в статистическом распределении CWT / D между максимумами для ранней и поздней древесины.

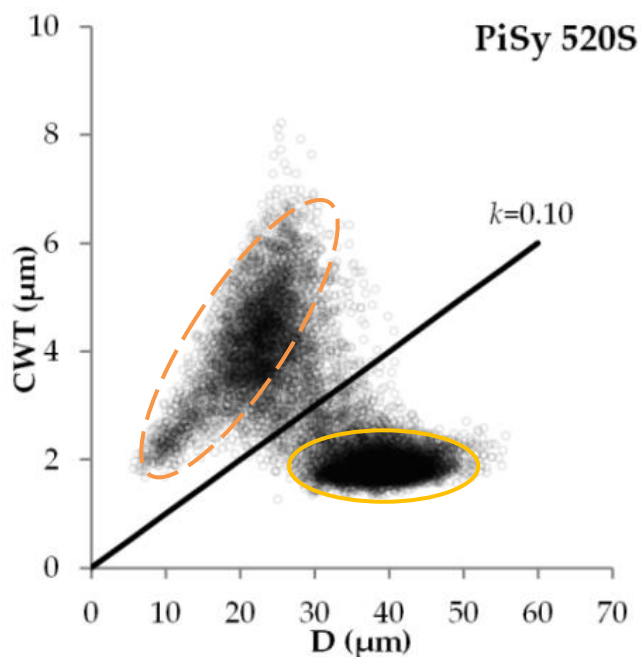


Рисунок 2.8. Зависимость $CWT(D)$ на примере сосны, произрастающей на участке ShB_500S. Отмеченные группы клеток со сходными параметрами – типичные трахеиды ранней (сплошная обводка) и поздней (штриховая обводка) древесины. Прямая наклонная линия – пороговое значение $k = CWT / D$ для данного участка

После разделения годовичных колец на зоны, в зависимости от задачи исследования, рассчитывали следующие обобщенные анатомические параметры ранней и поздней древесины: количество клеток в годовичном кольце N , ранней древесине N_{ew} и поздней древесине N_{lw} ; средний радиальный диаметр клетки в ранней древесине D_{ew} , в поздней древесине D_{lw} и максимальный диаметр D_{max} ; средняя толщина клеточной стенки в ранней древесине CWT_{ew} , в поздней древесине CWT_{lw} и максимальная толщина стенки CWT_{max} . Для анализа соотношения ранней и поздней древесины в годовичном кольце использовали позицию перехода к поздней древесине $PosLW$ в нормированной трахеидограмме, долю ранней древесины $EWR = N_{ew} / N$ и долю поздней древесины $LWR = N_{lw} / N$. Также были использованы средние значения анатомических параметров трахеид во всем годовичном кольце D_{mean} и CWT_{mean} .

Для площади клеточной стенки в качестве обобщенного параметра использовали сумму по всему кольцу (для нормированной трахеидограммы)

$\Sigma CWA = \sum_{n=1}^{15} CWA$. Плотность древесины усредняли по кольцу с учетом площади клеток $D \cdot TD$, при этом их тангенциальный размер TD считали постоянным:

$$\rho_{mean} = \sum_{n=1}^{15} (\rho \cdot D \cdot TD) / \sum_{n=1}^{15} (D \cdot TD) = \sum_{n=1}^{15} (\rho \cdot D) / \sum_{n=1}^{15} D. \quad (2.4)$$

Усреднением измерений по пяти деревьям были получены локальные хронологии анатомических параметров годичных колец. При этом для обобщенных параметров и количества клеток использовали усреднение арифметическим средним, а для базовых параметров отдельных трахеид локальные клеточные хронологии были получены путем преобразования рядов индивидуальных деревьев в Z -scores (приведения к среднему значению 0 и стандартному отклонению 1 путем линейной трансформации) и затем усреднения арифметическим средним.

2.4. Используемые методы математической статистики

Для оценки анатомических параметров использовали их средние значения ($mean$), стандартные отклонения (SD) и коэффициенты вариации ($var = SD / mean$), коэффициент чувствительности ($sens$, отношение разности двух соседних значений переменной к их арифметическому среднему, усредненное по всему ряду) и коэффициент автокорреляции первого порядка ($ar-1$) (Fritts, 1976; Speer, 2010). При этом коэффициент вариации является оценкой общей изменчивости параметра, а коэффициент чувствительности – оценкой компоненты его изменчивости, обусловленной быстро изменяющимися внешними факторами, в первую очередь климатическими. Для анализа структуры годичных колец также проводили моделирование плотности распределения клеток по значениям различных анатомических параметров, в качестве модели использовали нормальное распределение или сумму двух нормальных распределений для ранней и поздней древесины. Содержание общего сигнала в локальных хронологиях оценивали межсерийными коэффициентами

корреляции индивидуальных рядов (\bar{r}) и выраженным сигналом популяции (EPS , Wigley et al., 1984; Speer, 2010). Однако следует учесть, что для хронологий анатомических параметров характерны низкие значения EPS (Buras, 2017), не в последнюю очередь из-за большой трудоемкости измерений, ограничивающей выборку (количество деревьев).

Длительные временные тренды моделировали простой линейной регрессией. При оценке значимости различий между выборками использовали ANOVA (метод анализа, позволяющий проверить, являются ли различия между средними значениями двух выборок значимыми, с использованием стандартных отклонений этих же выборок). Также при сравнении временных рядов (анатомических параметров на разных участках, климатических переменных на разных участках и метеостанциях) использовали разностные ряды. В анализе взаимосвязей анатомических параметров между собой и с климатическими факторами использовали парные коэффициенты корреляции Пирсона (Pearson, 1895; Huber, 1943; Wilks, 1995). Уровень значимости коэффициентов корреляции и различий между ними оценивали двусторонним t -тестом. Также использовали анализ реперных лет, т.е. сравнивали климатические условия и трахеидограммы в определенные годы.

Статистические расчеты произведены с помощью программного обеспечения STATISTICA (<http://statsoft.ru/>) и Microsoft Excel.

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 разной высоте в горных лесах на хр. Борус (ShB) Западных Саян и один участок в Минусинском ленточном бору (MIN), расположенный на ~100 км севернее в центральной сухой степной зоне Хакасско-Минусинской котловины (Рисунок 2.3). Обобщенные характеристики ранней, поздней древесины и годовичного кольца в целом были рассмотрены для всех участков (п. 3.1), включая анализ их пространственной и временной изменчивости, взаимосвязи между ними и дендроклиматический анализ. Затем на примере семиаридных условий произрастания (участок MIN) было проведено более детальное исследование анатомической структуры сосны (п. 3.2), включающее анализ зависимости ширины годовичных колец от продукции клеток, построение на основе трахеидограмм радиального размера и толщины клеточной стенки массива длительных «клеточных» хронологий, анализ их взаимосвязей между собой и с климатическими факторами в течение сезона.

3.1. Анализ параметров ранней и поздней древесины сосны в широком спектре условий произрастания

3.1.1 Длительные клеточные хронологии и их статистические характеристики

Были рассчитаны и проанализированы локальные длительные хронологии следующих параметров анатомии древесины: количество клеток в годовичном кольце N , ранней древесине N_{ew} и поздней древесине N_{lw} ; средний радиальный диаметр клетки в ранней древесине D_{ew} , в поздней древесине D_{lw} и максимальный диаметр D_{max} ; средняя толщина клеточной стенки в ранней древесине CWT_{ew} , в поздней древесине CWT_{lw} и максимальная толщина стенки

CWT_{max} ; доля ранней древесины $EWR = New / N$ и доля поздней древесины $LWR = Nlw / N$ (Рисунок 3.1).

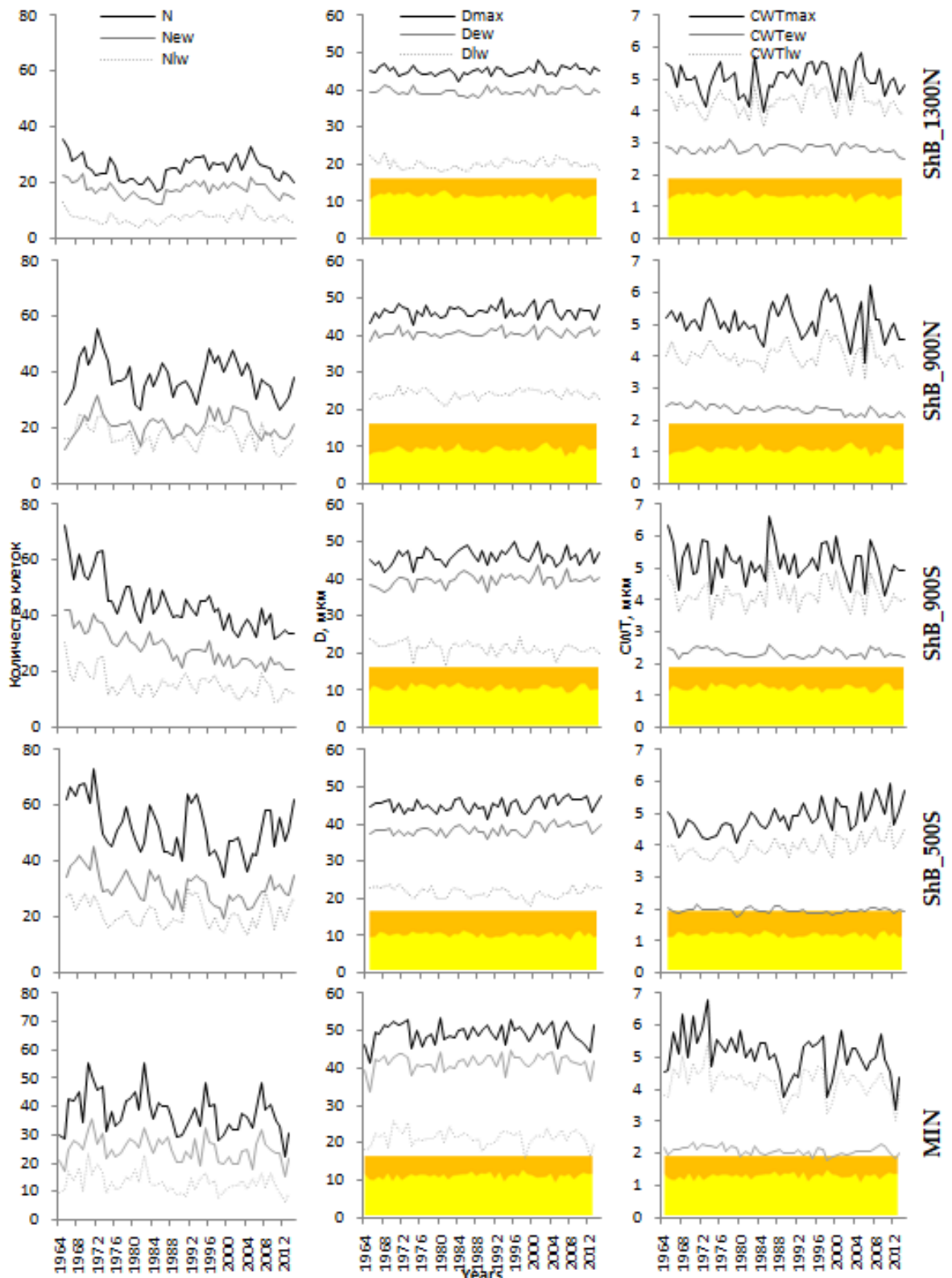


Рисунок 3.1. Локальные хронологии анатомических параметров сосны. Динамика доли ранней (EWR) и поздней (LWR) древесины в годичном кольце показана цветными областями светлого и темного оттенка соответственно

Хронологии продукции клеток (N в ранней, поздней древесине и во всем кольце) имеют явно выраженные нелинейные убывающие тренды. В отличие от них, размеры клеток и толщина их стенок более стабильны, длительные тренды в них линейны и для большинства хронологий статистически незначимы. Средние и максимальные радиальные размеры клеток ранней древесины имеют слабую тенденцию к возрастанию, в то время как в средней и максимальной толщине клеточной стенки поздней древесины направление трендов зависит от участка. Размер клеток поздней древесины, толщина стенок ранней древесины и соотношение продукции клеток в ранней и поздней древесине не имеют значимых длительных трендов на всех участках.

Что касается пространственных различий, сезонная продукция клеток, как в ранней древесине N_{ew} , так и в поздней древесине N_{lw} возрастает синхронно с теплообеспеченностью/засушливостью в пределах популяции Шушенского бора от верхней границы леса к подножию, но этот градиент нарушается в популяции Минусинского бора (Таблица 3.1, Рисунок 3.2). Все параметры радиальных размеров клеток для популяции Шушенского бора максимальны на участке ShB_900N, но достигают значимо больших величин в Минусинском бору. Сходная закономерность наблюдается для CWT_{lw} и CWT_{max} ; однако, CWT_{ew} в пределах Шушенского бора монотонно уменьшается с повышением теплообеспеченности.

Следует также отметить, что на участках ShB_900N и ShB_900S, несмотря на их смежное расположение, наблюдаются различия в количестве и радиальном размере клеток, более выраженные в ранней древесине. Коэффициенты вариации морфометрических параметров клеток существенно ниже, чем продукции клеток (Таблица 3.1); при этом в обеих зонах CWT варьирует больше, чем D , и для обоих параметров вариация выше в поздней древесине. Максимальные значения обоих параметров в кольце варьируют так же или сильнее, чем средние значения в соответствующих зонах. Вдоль градиента теплообеспеченности/засушливости климата, вариация большинства параметров имеет более высокие значения на

средних высотах Шушенского бора (ShB_900N и ShB_900S) и в Минусинском бору.

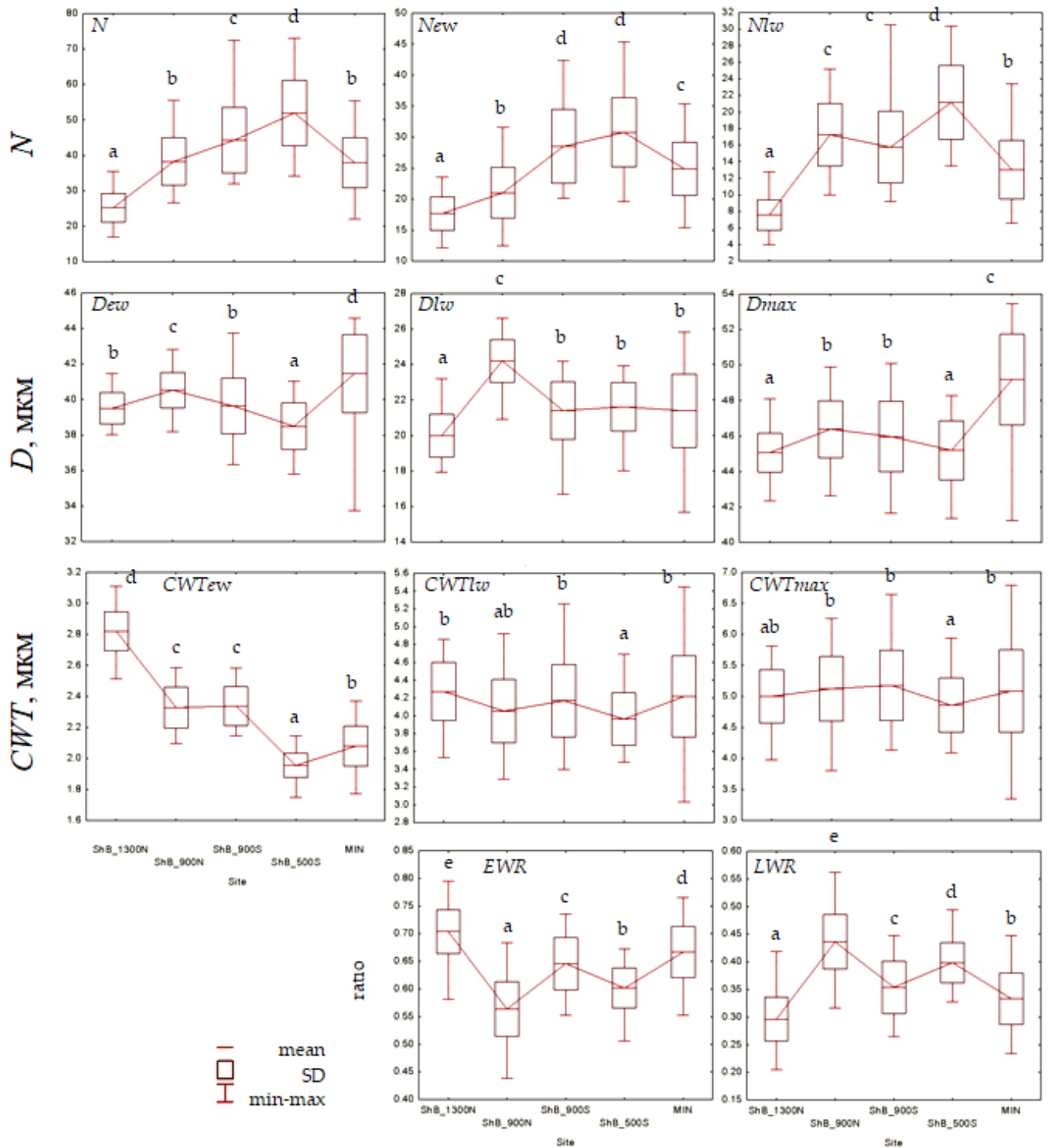


Рисунок 3.2. Изменчивость анатомических параметров древесины сосны вдоль экологического градиента. Средние значения анатомического параметра, отмеченные одинаковыми символами, не различаются на уровне статистической значимости $p=0.05$

Характеристики изменчивости анатомических параметров древесины сосны

Параметр	Участок	Индивидуальные деревья		Локальная хронология	
		<i>mean</i> ± <i>SD</i>	<i>var</i>	<i>mean</i> ± <i>SD</i>	<i>var</i>
<i>N</i>	ShB_1300N	10.7-31.4 ± 3.0-6.6	15.7-28.0%	25.3 ± 4.1	16.1%
	ShB_900N	25.8-58.9 ± 5.5-17.6	19.7-33.7%	38.3 ± 6.7	17.4%
	ShB_900S	27.5-68.4 ± 6.4-15.8	23.0-35.4%	44.3 ± 9.2	20.8%
	ShB_500S	37.1-70.3 ± 12.6-19.9	22.6-48.2%	51.9 ± 9.2	17.7%
	MIN	20.8-50.0 ± 8.0-12.9	20.5-53.2%	37.9 ± 7.1	18.7%
<i>New</i>	ShB_1300N	7.6-22.8 ± 2.0-5.0	16.2-26.7%	17.7 ± 2.7	15.2%
	ShB_900N	15.0-31.8 ± 3.4-8.8	20.1-32.1%	21.0 ± 4.1	19.4%
	ShB_900S	17.3-46.2 ± 4.0-13.0	23.4-29.8%	28.5 ± 5.9	20.8%
	ShB_500S	24.3-39.0 ± 6.5-12.1	24.4-48.9%	30.8 ± 5.6	18.1%
	MIN	14.3-33.2 ± 5.1-8.8	23.3-47.4%	24.9 ± 4.3	17.4%
<i>Nlw</i>	ShB_1300N	3.1-10.2 ± 1.2-3.1	27.4-68.6%	7.6 ± 1.8	24.1%
	ShB_900N	10.8-27.1 ± 2.8-11.8	23.5-45.6%	17.2 ± 3.8	21.9%
	ShB_900S	10.2-22.2 ± 3.4-9.1	25.5-58.8%	15.8 ± 4.3	27.4%
	ShB_500S	11.4-31.4 ± 5.8-8.8	27.9-51.0%	21.2 ± 4.5	21.2%
	MIN	6.5-16.8 ± 4.0-7.7	26.6-73.7%	13.1 ± 3.5	27.1%
<i>Dew, мкм</i>	ShB_1300N	34.9-42.0 ± 1.3-2.4	3.1-6.9%	39.5 ± 0.9	2.3%
	ShB_900N	39.0-42.3 ± 1.4-2.4	3.8-6.1%	40.5 ± 1.0	2.5%
	ShB_900S	34.4-43.4 ± 1.7-2.5	4.8-6.1%	39.6 ± 1.6	3.9%
	ShB_500S	36.2-41.3 ± 1.8-2.7	4.8-6.7%	38.5 ± 1.3	3.4%
	MIN	33.7-48.8 ± 2.4-4.3	5.0-10.9%	41.5 ± 2.2	5.3%
<i>Dlw, мкм</i>	ShB_1300N	16.5-21.4 ± 1.4-2.6	6.5-15.9%	20.0 ± 1.2	6.1%
	ShB_900N	22.2-28.5 ± 1.6-3.3	7.2-14.1%	24.2 ± 1.2	5.0%
	ShB_900S	18.0-24.1 ± 1.8-2.7	8.8-12.9%	21.4 ± 1.6	7.6%
	ShB_500S	19.1-23.1 ± 1.7-3.6	8.1-15.5%	21.6 ± 1.4	6.4%
	MIN	18.5-24.6 ± 2.3-3.5	9.3-18.3%	21.4 ± 2.1	9.6%

Таблица 3.1 (продолжение)

Параметр	Участок	Индивидуальные деревья		Локальная хронология	
		<i>mean</i> ± <i>SD</i>	<i>var</i>	<i>mean</i> ± <i>SD</i>	<i>var</i>
<i>Dmax</i> , МКМ	ShB_1300N	39.1-48.3 ± 1.9-2.7	4.0-6.8%	45.1 ± 1.1	2.4%
	ShB_900N	44.2-48.1 ± 2.0-3.8	4.6-7.9%	46.4 ± 1.6	3.5%
	ShB_900S	40.1-50.6 ± 2.3-3.4	5.8-6.9%	46.0 ± 2.0	4.3%
	ShB_500S	42.4-48.2 ± 2.3-4.2	5.3-8.9%	45.2 ± 1.7	3.7%
	MIN	41.6-57.2 ± 3.0-5.8	5.2-12.5%	49.2 ± 2.6	5.2%
<i>CWTew</i> , МКМ	ShB_1300N	2.57-3.15 ± 0.18-0.29	6.7-10.1%	2.82 ± 0.13	4.4%
	ShB_900N	2.24-2.49 ± 0.15-0.28	6.6-12.4%	2.33 ± 0.13	5.7%
	ShB_900S	2.14-2.64 ± 0.15-0.31	7.2-11.6%	2.34 ± 0.12	5.3%
	ShB_500S	1.86-2.04 ± 0.09-0.21	4.6-10.7%	1.95 ± 0.08	4.0%
	MIN	1.91-2.40 ± 0.18-0.41	9.5-20.7%	2.08 ± 0.13	6.2%
<i>CWTlw</i> , МКМ	ShB_1300N	3.67-5.15 ± 0.45-0.68	9.8-18.5%	4.27 ± 0.32	7.6%
	ShB_900N	3.29-4.99 ± 0.37-0.66	10.6-18.2%	4.05 ± 0.35	8.7%
	ShB_900S	3.44-4.88 ± 0.46-0.88	12.1-21.7%	4.17 ± 0.41	9.7%
	ShB_500S	3.34-4.47 ± 0.45-0.76	12.4-17.0%	3.96 ± 0.29	7.4%
	MIN	3.67-5.07 ± 0.59-0.96	13.0-26.2%	4.22 ± 0.45	10.8%
<i>CWTmax</i> , МКМ	ShB_1300N	4.00-6.19 ± 0.56-0.83	11.2-20.6%	5.00 ± 0.43	8.6%
	ShB_900N	3.82-6.79 ± 0.55-1.08	11.9-22.3%	5.13 ± 0.52	10.2%
	ShB_900S	4.14-6.29 ± 0.68-1.27	13.5-24.7%	5.18 ± 0.57	11.0%
	ShB_500S	3.95-5.50 ± 0.62-1.06	14.4-19.3%	4.86 ± 0.44	9.0%
	MIN	4.22-6.08 ± 0.87-1.34	15.5-31.7%	5.09 ± 0.66	13.0%
<i>EWR</i>	ShB_1300N	0.67-0.76 ± 0.05-0.06	6.6-8.5%	0.70 ± 0.04	5.6%
	ShB_900N	0.51-0.61 ± 0.06-0.09	10.9-16.2%	0.56 ± 0.05	8.8%
	ShB_900S	0.58-0.71 ± 0.06-0.09	8.7-13.7%	0.65 ± 0.05	7.3%
	ShB_500S	0.54-0.69 ± 0.05-0.08	6.9-13.8%	0.60 ± 0.04	6.0%
	MIN	0.64-0.70 ± 0.06-0.09	9.0-13.9%	0.67 ± 0.05	7.0%

Таблица 3.1 (окончание)

Параметр	Участок	Индивидуальные деревья		Локальная хронология	
		<i>mean</i> ± <i>SD</i>	<i>var</i>	<i>mean</i> ± <i>SD</i>	<i>var</i>
LWR	ShB_1300N	0.24-0.33 ± 0.05-0.06	15.2-20.8%	0.30 ± 0.04	13.3%
	ShB_900N	0.39-0.49 ± 0.06-0.09	14.3-22.1%	0.44 ± 0.05	11.3%
	ShB_900S	0.29-0.42 ± 0.06-0.09	17.3-23.6%	0.35 ± 0.05	13.4%
	ShB_500S	0.31-0.46 ± 0.05-0.08	13.0-17.5%	0.40 ± 0.04	9.1%
	MIN	0.30-0.36 ± 0.06-0.09	17.4-31.2%	0.33 ± 0.05	14.0%

Радиальный прирост, и значит продукция клеток в годичном кольце, могут значительно варьировать, например, в зависимости от видовых особенностей (Ziaco et al., 2014; Martin-Benito et al., 2017; Castagneri et al., 2020), условий местообитания (Tardif et al., 2003; Körner, 2009; Montpellier et al., 2018) или социального положения деревьев в древостое (Martín-Benito et al., 2010; von Oheimb et al., 2011; Jucker et al., 2014; González de Andrés et al., 2018). Однако и в пределах одного дерева скорость прироста существенно изменяется в течение жизненного цикла вследствие комплекса внутренних и внешних изменений – возрастных (переход от ювенильной древесины к зрелой), увеличения размера (распределение аккумулируемых веществ по большей окружности и высоте ствола), изменений структуры древостоя, климатических колебаний и трендов и т.д. (Vertessy et al., 1995; Spicer, Gartner, 2001; Carrer, Urbinati, 2004; Rossi et al., 2008b). С другой стороны, изменчивость элементов формирующейся структуры древесины гораздо более ограничена, что подтверждается более низкими коэффициентами вариации. Размеры проводящих элементов, их стенок и люмена, соотношение количества клеток, выполняющих различные функции, – все эти параметры древесной ткани достаточно жестко ограничены функциональными требованиями (например, компромиссом между эффективностью и безопасностью водопроведения), реализуемыми на генетическом уровне (Holbrook, Zwieniecki, 2005). Возможно, поэтому, несмотря на наличие в анатомических параметрах длительных трендов *per se* (Anfodillo et al., 2006;

Lachenbruch et al., 2011; Carrer et al., 2015; Rosell et al., 2017), наиболее существенные и нелинейные размеро-возрастные анатомические изменения регистрируется в первую очередь в ювенильной древесине, т.е. у подростка и в верхней части кроны у взрослых деревьев (Spicer, Gartner, 2001; Mencuccini et al., 2007; Pritzkow et al., 2014; Pacheco et al., 2016), что может быть связано с быстрым изменением требований к механической прочности и водопроведению (Carrer et al., 2015). В нижней же части ствола исключение из измеряемого образца первых 20-30 лет от сердцевины (ювенильной древесины; Zobel, Sprague, 1998; Ziaco et al., 2016) позволяет исключить большую часть влияния этих трендов в анатомических параметрах, что подтверждается стабильностью Dlw , $CWTew$, EWR и LWR . Наличие же трендов в других параметрах – Dew , $Dmax$, и особенно $CWTlw$ и $CWTmax$ свидетельствует о менее жестких внутренних ограничениях и большей степени регуляции этих параметров внешними факторами. К тому же, некоторые из этих трендов имеют различную направленность на разных участках, что может быть обусловлено реакцией деревьев на потепление климата в районе исследования, модулируемой условиями местообитания (Lindner et al., 2010; Messaoud, Chen, 2011).

Древостой Шушенского бора можно считать принадлежащими к одной популяции, поскольку все участки расположены на расстоянии в пределах нескольких километров друг от друга (King et al., 2013a). С другой стороны, участок MIN находится на расстоянии более 100 км и в изолированном лесном массиве, что практически полностью блокирует естественный обмен генофондом. Это отличие позволяет предположить, что в то время как в полностью расположенном в степной зоне Минусинском бору сосна генетически адаптирована к дефициту увлажнения, в горных лесах возможности генетической адаптации деревьев к более экстремальным условиям на высотных границах ареала ограничены вследствие перемешивания в пределах популяции генного материала деревьев, произрастающих в разнообразных условиях обитания. Соответственно, деревья на участке MIN можно считать принадлежащими к другому экотипу (provenance), что вполне может обусловить резко отличающиеся

средние значения параметров древесины (Matisons et al., 2019). Для Шушенского бора наблюдаемые средние значения большинства анатомических параметров вполне укладываются в колоколообразную кривую закона минимума Либиха, где участок ShB_1300N находится на нисходящей ветви лимитирования по теплообеспечению, а участок ShB_500S – на нисходящей ветви лимитирования по увлажнению (что подтверждается пространственными закономерностями климатического отклика). Пространственная изменчивость средней продукции клеток, скорее всего, обусловлена градиентом теплообеспеченности, т.е. деревья растут медленнее в более холодных условиях из-за снижения скоростей химических процессов (Körner, 2003, 2009, 2016), и только в сухих условиях участка MIN эта зависимость сменяется на лимитирование роста доступностью влаги.

3.1.2. Взаимоотношения между анатомическими параметрами

В пределах каждого участка были рассчитаны корреляции всех исследуемых параметров между собой (Рисунок 3.3, 3.4). На всех участках N_{lw} и N_{lw} тесно коррелируют между собой ($r = 0.44-0.67$). Взаимосвязи между результатами последовательных этапов дифференцировки ($N \times D$, $D \times CWT$) в ранней древесине слабые, значимые на уровне $p < 0.05$ корреляции имеются только между количеством клеток и размером клеток на самых экстремальных участках ShB_1300N (0.33) и MIN (0.57). В то же время, в поздней древесине эти взаимосвязи значимы на всех участках: $r(N, D) = 0.39-0.81$, $r(D, CWT) = 0.28-0.79$. Интересно, что CWT_{ew} на большинстве участков значимо коррелирует с N_{lw} (0.25-0.48) и D_{lw} (0.18-0.44). Следует также отметить, что корреляции между D_{max} и D_{ew} составляют 0.76-0.91 и увеличиваются по мере усиления дефицита увлажнения. Корреляции между CWT_{max} и CWT_{lw} еще выше: 0.95-0.97. С другой стороны, взаимосвязи с другими параметрами годовых колец в каждой паре $D_{max} - D_{ew}$ и $CWT_{max} - CWT_{lw}$ также сходны. А вот доли ранней и поздней древесины зависят в первую очередь от продукции клеток в поздней древесине ($r = \pm 0.53-0.76$), их связь с количеством клеток в ранней древесине значима только

на участке ShB_900N (± 0.46). Корреляции хронологий одного параметра между участками выражены слабо (Рисунок 3.5). Значимые положительные корреляции наблюдаются между смежными участками на одной высоте ShB_900N и ShB_900S у параметров поздней древесины, в пределах южного склона ShB_900S и ShB_500S и отчасти участка MIN в продукции и размерах клеток. Хронологии наиболее экстремальных участков ShB_1300N и MIN имеют самые низкие корреляции с остальными, вплоть до отрицательных значимых взаимосвязей в *Dew* и *Dmax*. У морфометрических параметров (*D* и *CWT* в разных зонах) корреляции ниже, чем у параметров, связанных с продукцией клеток (*N* в разных зонах и их соотношения).

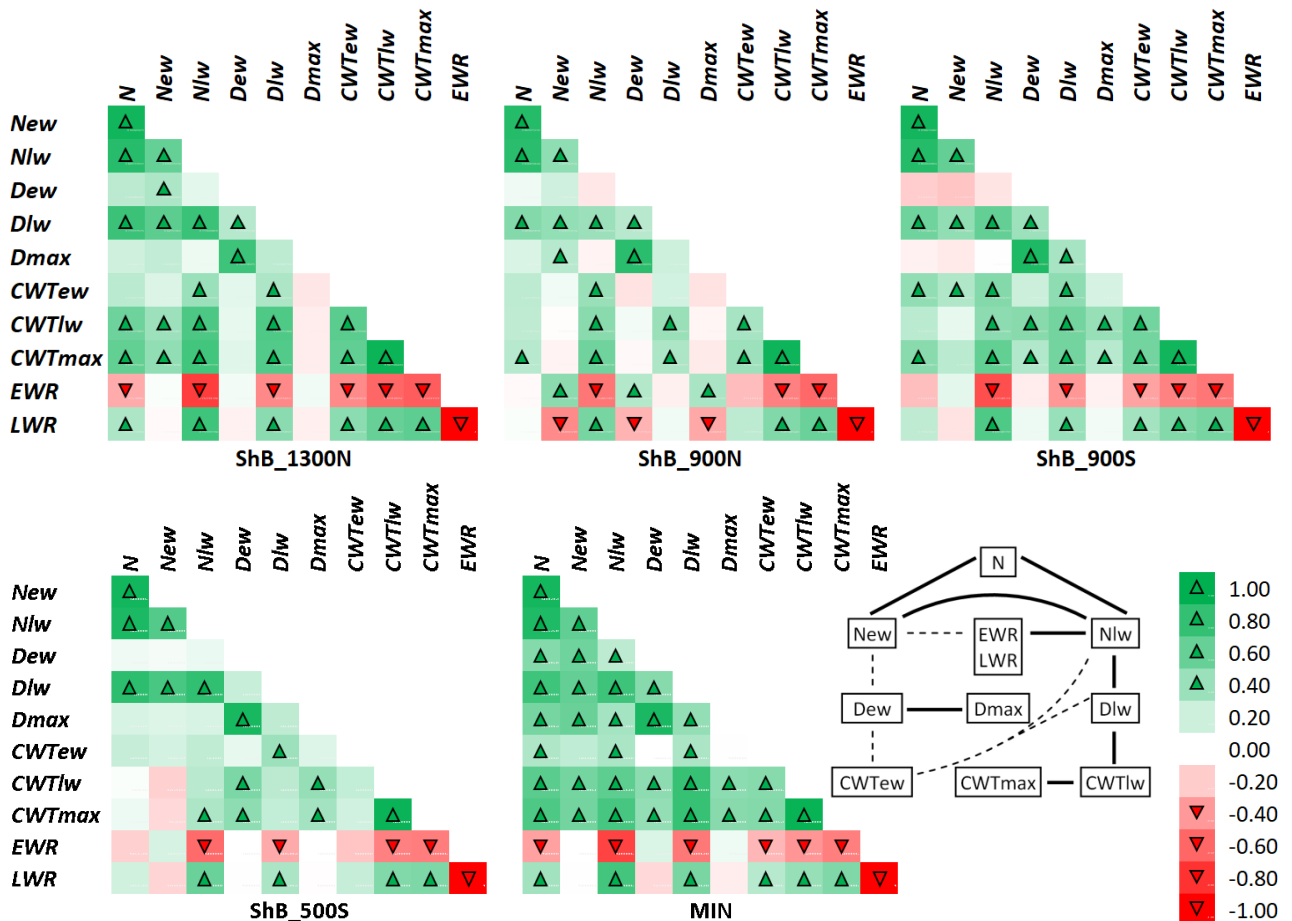


Рисунок 3.3. Корреляции между локальными хронологиями анатомических параметров древесины сосны в пределах каждого участка. Значения, отмеченные маркерами, значимы на уровне $p < 0.05$ ($|r| > 0.278$). Схема показывает стабильные тесные (сплошные линии) и слабые (штриховые линии) взаимосвязи

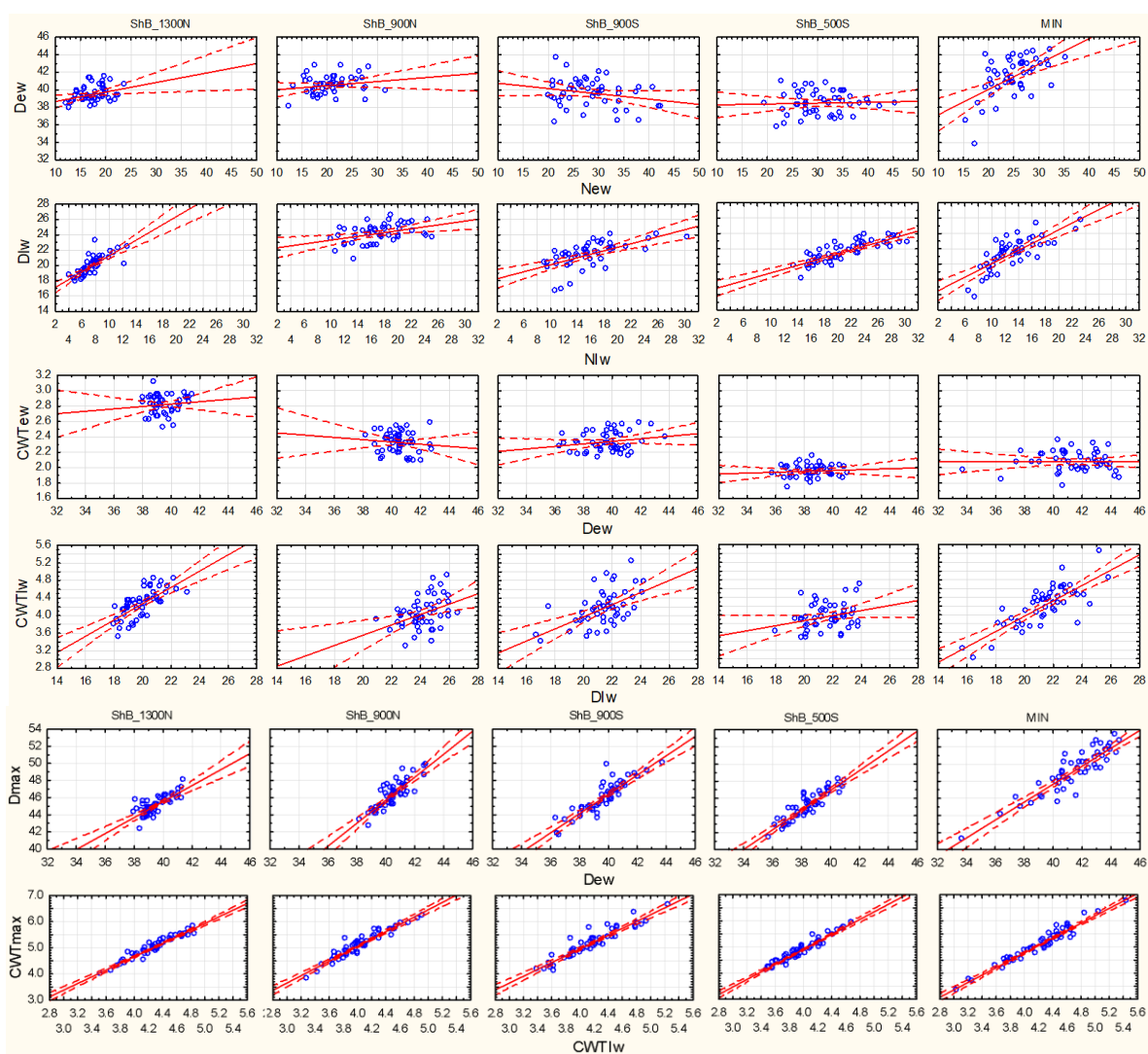


Рисунок 3.4. Диаграммы рассеяния взаимосвязей между анатомическими параметрами. Линии – линейные регрессии с 95% доверительным интервалом

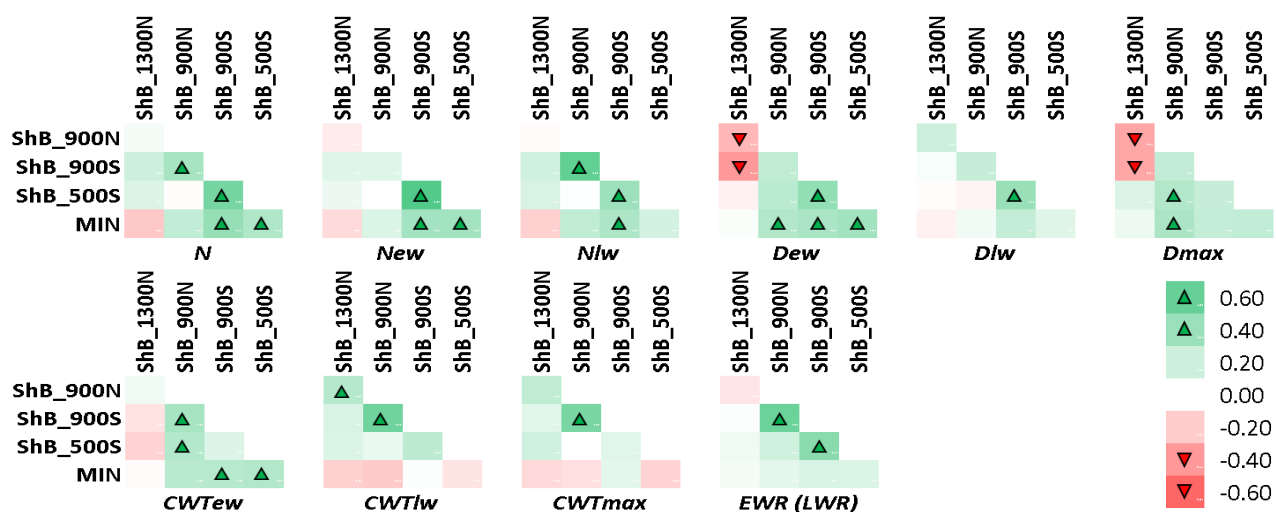


Рисунок 3.5. Корреляции между локальными хронологиями анатомических параметров древесины сосны разных участков. Значения, отмеченные маркерами, значимы на уровне $p < 0.05$ ($|r| > 0.278$)

Таким образом, для всех исследованных местообитаний можно отметить значимые положительные связи между продукцией клеток поздней древесины, средним размером трахеид и средней толщиной клеточной стенки в этой зоне, а также тесные взаимосвязи между средними и максимальными значениями D в ранней древесине, CWT в поздней древесине. При этом две последние зависимости имеют очень высокие значения R^2 , что свидетельствует о практически функциональной линейной зависимости этих параметров.

Не менее важный результат получен при оценке коэффициентов вариации рассмотренных анатомических параметров. Если усреднить значения вариации по всем участкам для каждого параметра, полученные оценки будут характеризовать вклад колебаний внешних (климатических и иных) факторов в формирование соответствующих характеристик анатомической структуры древесины. Наибольший внешний сигнал наблюдается в хронологиях продукции клеток, особенно поздней древесины (24.3%). Влияние внешних факторов резко снижено в изменчивости радиальных размеров клеток (3.5-6.9%), также невысоко в толщине клеточной стенки в ранней древесине (5.1%) и несколько возрастает для толщины клеточной стенки в поздней древесине (8.8-10.4%). Это свидетельствует о большем вкладе внутренних функциональных ограничений в вариацию анатомической структуры при формировании годичных колец по сравнению с камбиальной активностью.

3.1.3. Дендроклиматический анализ анатомических параметров

Воздействие температуры и осадков в течение вегетационного сезона на параметры древесины сосны в районе исследования в основном противоположное, вне зависимости от условий местообитания (Рисунок 3.6, 3.7). На верхней границе леса (ShB_1300N) наблюдается положительное воздействие температур и отрицательное – осадков, в сухом лесу на участке MIN, наоборот, наблюдаются положительные корреляции параметров древесины с осадками и отрицательные с температурой; в средней части градиента климатический отклик плавно переходит от одного типа к другому.

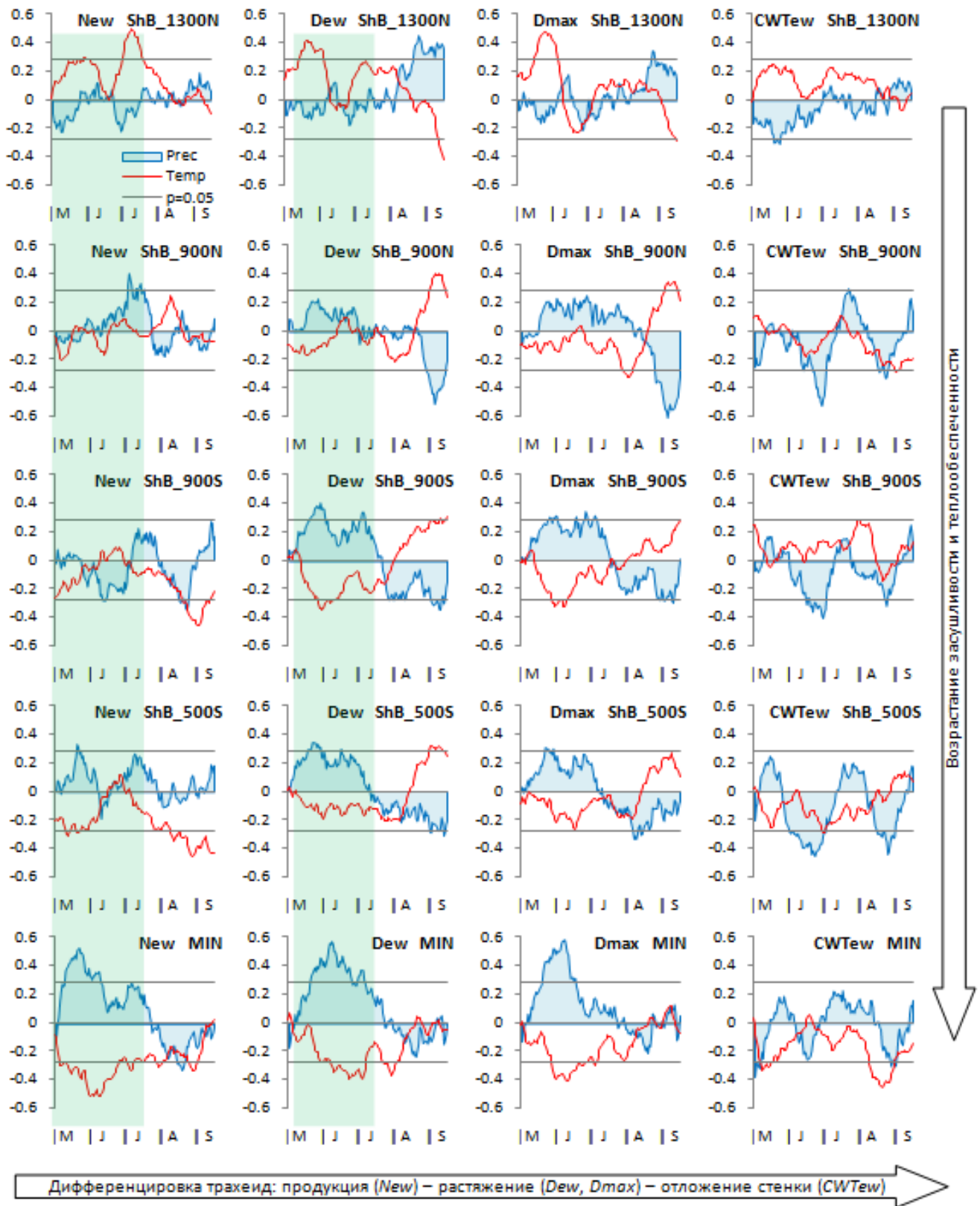


Рисунок 3.6. Корреляции анатомических параметров ранней древесины сосны с 21-дневными скользящими рядами температуры и осадков с мая до середины сентября. Отмечены важные временные интервалы

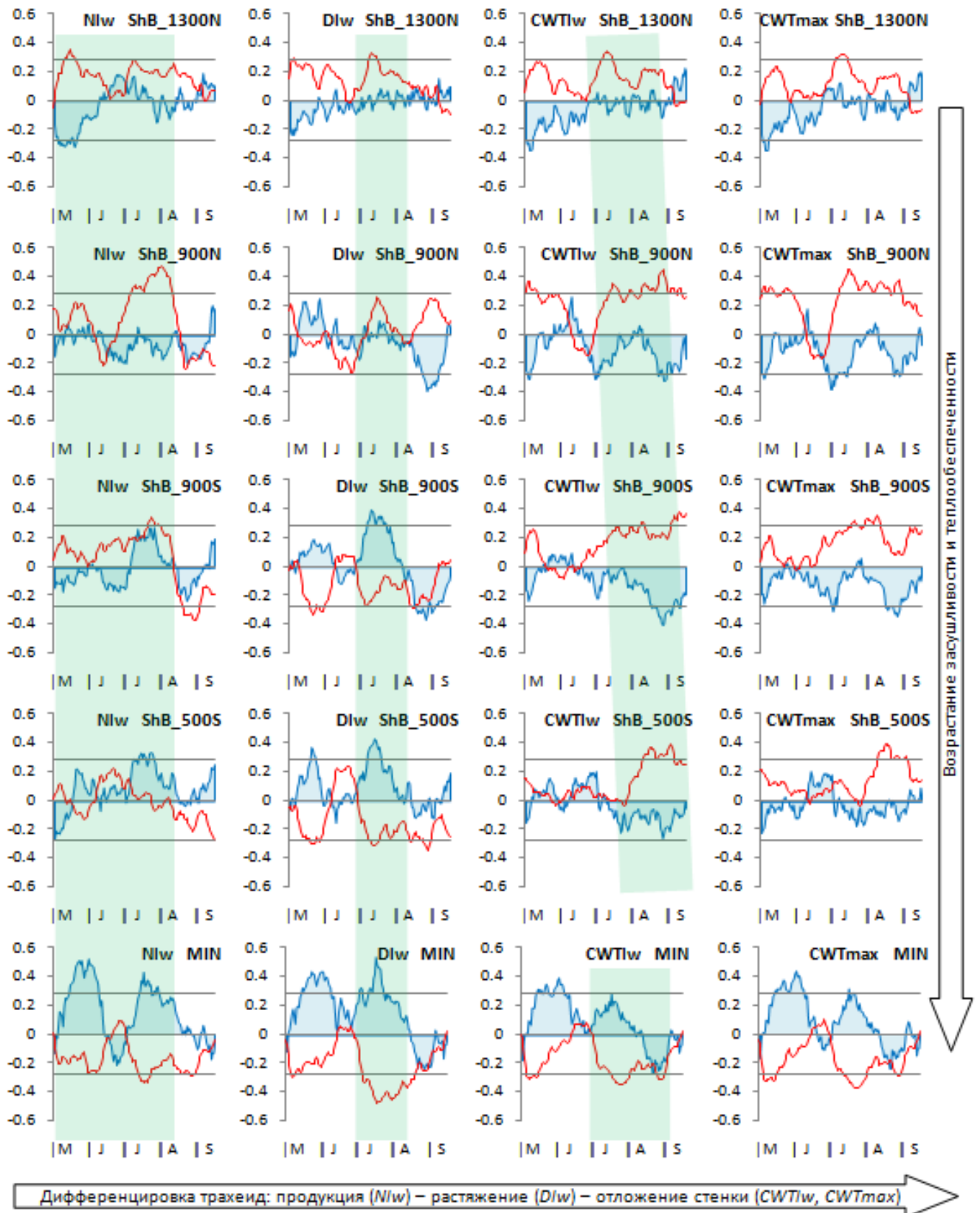


Рисунок 3.7. Корреляции анатомических параметров поздней древесины сосны с 21-дневными скользящими рядами температуры и осадков с мая до середины сентября. Отмечены важные временные интервалы

В ранней и поздней древесине, а также для разных стадий дифференцировки клеток климатическое влияние существенно различается.

Что касается ранней древесины (Рисунок 3.6), на всех высотах климатические факторы оказывают воздействие на продукцию клеток примерно с начала мая до 20 июля, однако можно предположить, что пик этого воздействия смещается на более ранние даты по мере повышения теплообеспеченности. Для среднего и максимального радиального размера клеток ранней древесины наблюдается определенное сходство климатического отклика по направлению и срокам с их количеством, наиболее выраженное при экстремальных условиях местообитания. Следует отметить, что лимитирование температурой у этих параметров наблюдается только на верхней границе леса. Климатический отклик в SWT выражен слабо, но стоит отметить тенденцию к отрицательному влиянию на нее осадков на всех участках, кроме MIN, и к отрицательному влиянию температур на двух наиболее сухих участках.

В поздней древесине (Рисунок 3.7) воздействие климатических факторов на продукцию клеток наблюдается также с мая, но заканчивается на всех участках в первой половине августа. В радиальном размере клеток климатическое влияние наиболее выражено в июле и первой половине августа, хотя наблюдается и влияние предшествующих условий. Здесь лимитирование по температуре спускается ниже – на участок ShB_900N. В средней и максимальной толщине клеточной стенки положительное влияние температур и отрицательное осадков наблюдается на всех участках Шушенского бора, однако, в отличие от остальных параметров, наблюдается отчетливый сдвиг сроков этого воздействия на более поздние даты от июля—августа до августа-сентября по мере повышения уровня теплообеспеченности. Однако в Минусинском бору параметры толщины клеточной стенки поздней древесины имеют сходную реакцию на климатические факторы с размером клеток.

Различия в формировании годичных колец между смежными участками ShB_900N и ShB_900S сильнее выражены ближе к началу сезона и на ранних стадиях ксилогенеза, так как и значимые различия средних значений и отсутствие

корреляций между этими участками наблюдаются в количестве клеток ранней древесины и в радиальном размере клеток, а корреляции между участками между хронологиями толщины клеточной стенки слабее в ранней древесине; различия климатического отклика хронологий следуют той же закономерности. Несмотря на сходство температуры воздуха и количества получаемых осадков, различие в прямой солнечной радиации на северном и южном склонах приводит к существенному расхождению в температуре поверхностей и потерям влаги (Zhirnova et al., 2020). С одной стороны, более высокие температуры стимулируют химические процессы, обеспечивая в целом более высокую скорость роста (как продукцию клеток, так и их растяжение). С другой стороны, при меньшем количестве осадков это может привести к формированию более выраженного водного стресса у деревьев южного склона, особенно в мае-июне, что подтверждается сдвигом климатического отклика. В то же время, июль-август в районе исследования характеризуется максимумом осадков и при отложении вторичной стенки скорость процессов на этой высоте больше регулируется теплообеспеченностью.

Сравнивая пространственное и временное (в течение сезона, в соответствии со сроками соответствующих фаз ксилогенеза для ранней и поздней древесины) изменение климатического отклика и корреляций анатомических параметров между всеми участками, отметим более общую закономерность. В начале вегетации (New , Dew , $Dmax$, $CWTew$) увлажнение лимитирует процессы роста в большей части ареала сосны в районе исследования, за исключением верхней границы леса, и только интенсивность этого отклика указывает на градиенты условий произрастания. Климатический отклик Nlw уже смещается в сторону лимитирования теплообеспеченностью на высоте 900 м н.у.м., а формирующаяся в конце сезона $CWTlw$ лимитируется температурой во всем ареале, кроме самого сухого и жаркого участка. Это означает, что для большей части сосновых древостоев региона, за исключением верхней и нижней границ ее произрастания, в течение сезона внешняя регуляция структуры ксилемы в течение

вегетационного сезона постепенно смещается с лимитирования доступностью влаги к лимитированию теплообеспеченностью.

Очень интересно, что параметры D_{max} и CWT_{max} имеют высокое сходство с D_{ew} и CWT_{lw} соответственно, как по взаимосвязям с ними и другими параметрами древесины, так и по климатическому отклику. Это означает, что они могут быть использованы вместо D_{ew} (как показателя водопроведения, особенно в условиях дефицита увлажнения) и CWT_{lw} (как показателя аккумуляции углерода независимо от условий произрастания) во многих фундаментальных и прикладных исследованиях. Возникает вопрос, могут ли парные им параметры – CWT самой большой клетки и D самой толстостенной клетки, или усредненные морфометрические параметры по этим и небольшому количеству соседних клеток – быть использованы аналогично для замены CWT_{ew} и D_{lw} . Если это предположение окажется верным, оно позволит либо существенно уменьшить затраты времени на анатомические измерения без потерь общего сигнала, включая климатический отклик и внутренние взаимосвязи, либо повысить характеристику внешнего сигнала анатомических хронологий увеличением количества измеренных радиальных рядов без дополнительных затрат времени. Особенно это актуально для деревьев с широкими кольцами.

Слабый и неустойчивый климатический отклик CWT_{ew} , независимые от D_{ew} как результата предыдущей стадии ксилогенеза и относительно стабильные значения в пределах каждого участка (Таблица 3.1, Рисунок 3.4) показывают, что этот параметр в меньшей степени регулируется текущими погодными колебаниями (хотя на присутствие их вклада указывает взаимосвязь CWT_{lw} с формирующимися в это же время N_{lw} и D_{ew}). Однако дальнейших исследований требует наличие значимых различий между CWT_{ew} деревьев, произрастающих в различных условиях, указывающее на возможность ее регуляции условиями произрастания: наиболее толстостенные трахеиды ранней древесины формируются на верхней границе леса, более тонкие – на высоте 900 м н.у.м. независимо от направления склона, самые тонкие – в предгорьях и в Минусинском бору. Возможными кандидатами на роль регулирующего фактора в

данном случае является средняя длительность и теплообеспеченность вегетационного сезона во взаимодействии с генетической адаптацией к ним (так как зависимость от градиента температур нарушается на участке MIN). Так, при высокой эвапотранспирации ограничение толщины стенки обеспечивает большую эффективность водопроведения (диаметр люмена); уменьшение же размера клеток при этом на более сухих участках, наблюдаемое в пределах популяции Шушенского бора, позволяет учесть ограничения по безопасности водопроведения (ср. Matisons et al., 2019). В поздней древесине взаимосвязи между последовательными этапами ксилогенеза усиливаются, так как с одной стороны, длительность растяжения клеток уменьшается (а значит, увеличивается доля перекрытия этого периода с продукцией соответствующих клеток). С другой стороны, толщина клеточной стенки ограничивается геометрически ($CWT < D / 2$), что обуславливает ее связь с Dlw ; тем не менее, ее хронологии содержат климатический сигнал на условия конца вегетационного сезона, независимый от предыдущих этапов ксилогенеза (ср. Babushkina et al., 2019). Следует также отметить, что в отличие от продукции и размера клеток, имеющих стабильную сезонность климатического отклика в обеих зонах годичного кольца, влияние температуры на $CWTlw$ имеет отчетливый сдвиг, соответствующий градиенту температур. Это подтверждает выдвинутые нами ранее предположения о том, что в районе исследования переход к поздней древесине и завершение камбиальной активности хвойных регулируется в первую очередь фотопериодом (Wodzicki, 1971; Heide, 1974; Jenkins et al., 1977), а окончание отложения клеточной стенки – температурой (Rossi et al., 2011).

3.2. Использование трахеидограмм годичных колец сосны в лесостепной зоне для выявления внутрисезонных климатических колебаний

3.2.1. Взаимосвязи между шириной годичного кольца, количеством клеток и их радиальным размером

Ширина колец зависит от количества клеток практически линейно. При этом для каждого индивидуального дерева эта взаимосвязь очень тесная, так как

R^2 превышает 0.9 (Таблица 3.2, Рисунок 3.8). Если же рассчитывать линейную регрессию $TRW(N)$ для всей локальной выборки, $R^2 \approx 0.89$ (все взаимосвязи значимы на уровне $p < 0.0001$). Поскольку полученные зависимости близки к прямой пропорциональности (свободный член близок к нулю по сравнению с фактическими значениями TRW), то коэффициент линейной регрессии можно рассматривать как средний радиальный диаметр клетки, характерный для индивидуального дерева. С другой стороны, эту же характеристику можно вычислить другим способом – рассчитав средний D для каждого годичного кольца и затем усреднив за весь период измерений. Сравнение полученных обоими методами значений показывает, что линейная регрессия дает в среднем более высокую оценку D_{mean} на 3-4 мкм. Однако различия между деревьями сохраняются независимо от метода расчета. Более того, динамика D_{mean} для всех деревьев имеет нулевой (горизонтальный) линейный тренд. Сравнение среднего количества клеток в кольце и их среднего размера для индивидуальных деревьев не выявило статистически значимых взаимосвязей между этими характеристиками независимо от метода расчета D_{mean} .

Таблица 3.2

Сравнение значений анатомических параметров индивидуальных деревьев сосны

Параметр	Дерево				
	PS01	PS08	PS05	PS02	PS07
D_{mean1} , мкм	42.11	41.33	39.11	35.66	33.97
R^2	0.94	0.92	0.99	0.96	0.97
D_{mean2} , мкм	40.05	38.50	33.42	33.72	28.94
N_{mean}	44.0	31.5	20.8	50.0	43.4

D_{mean1} – средний радиальный диаметр, рассчитанный как угол наклона линейной регрессии $TRW(N)$; R^2 – коэффициент детерминации $TRW(N)$; D_{mean2} – средний радиальный диаметр для всех измеренных годичных колец; N_{mean} – среднее количество клеток в измеренных годичных кольцах

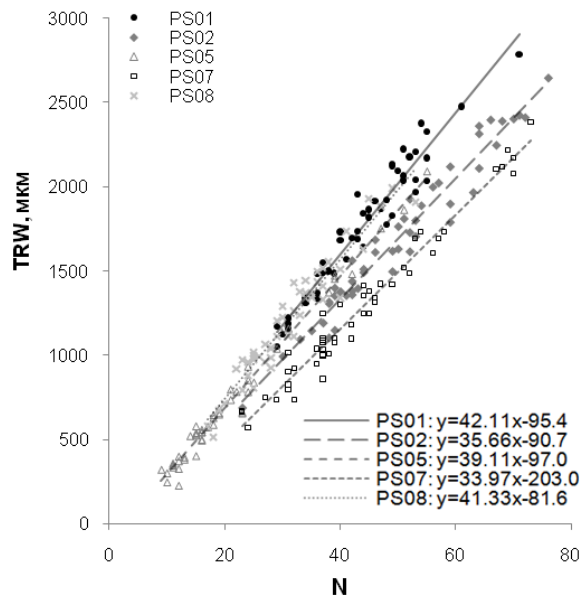


Рисунок 3.8 Диаграммы рассеяния $TRW(N)$ для 5 индивидуальных деревьев.

Линии – функции линейной регрессии

Очень тесные линейные, близкие к прямой пропорциональности зависимости TRW от количества клеток свидетельствуют о том, что для отдельно взятого дерева средний размер трахеид является практически постоянным в течение жизни дерева. D_{mean} не имеет значительной зависимости от возраста и размера отдельных деревьев или от климатических изменений. Связанные с возрастом и размером деревьев тренды снижения скорости и продолжительности камбиальной активности (приводящие к длительным трендам в TRW и N) могут длиться столетиями (Rossi et al., 2008b; Li et al., 2012). Однако, как уже было показано в п. 3.1.1, возрастные тренды в анатомической структуре ограничены ювенильной древесиной, и ее исключение привело к отсутствию возрастного тренда в анатомических параметрах. Усреднение рядов между деревьями в пределах одного участка несколько ослабляет взаимосвязь между радиальным ростом деревьев и производством клеток. Предыдущие исследования показали, что наклон линейной регрессии $TRW(N)$ у лиственницы в исследуемом регионе варьируется в зависимости от условий местообитания (Бабушкина, 2011), и что средний размер трахеид зависит от сочетания среды обитания (локальных и в масштабе индивидуальных деревьев) и генотипа деревьев (Fonti et al., 2010).

Таким образом, изменчивость анатомических параметров древесины содержит существенную долю информации, независимой от продукции клеток и радиального прироста, по крайней мере, в условиях района исследования (Wimmer, 2002; Rossi et al., 2012).

3.2.2. Локальные клеточные хронологии радиального размера клеток и толщины клеточных стенок, взаимосвязи между ними

На участке MIN (в условиях недостатка увлажнения) по нормированным к 15 клеткам трахеидограммам для каждой позиции клеток в годичном кольце были построены индивидуальные и локальные хронологии *D* и *CWT*. При усреднении измерений по 5 деревьям, чтобы уменьшить долю индивидуальных различий в процессе усреднения и подчеркнуть общий сигнал, были использованы *Z-scores*. На Рисунке 3.9 показаны типичные графики локальных клеточных хронологий. Следует отметить, что доля общей изменчивости в динамике клеточных параметров изменяется вдоль годичного кольца. Наиболее высокие коэффициенты корреляции и синхронности индивидуальных рядов между собой и с локальной хронологией радиальный диаметр клеток имеет в начале переходной зоны (7-8 клетки), наиболее низкие – в поздней древесине (Таблица 3.3). Толщина стенок, напротив, имеет максимальные корреляции в середине зоны поздней древесины (13 клетка), минимальные – в ранней древесине и начале переходной зоны. В целом же, корреляция и синхронность между деревьями намного ниже для *CWT*, чем для *D*.

Для каждого из параметров *D* и *CWT* также провели оценку корреляций между локальными хронологиями, построенными для различных позиций клеток в годичном кольце (Рисунок 3.10). Коэффициенты корреляций между хронологиями соседних позиций максимальны 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 коэффициенты корреляции большей части не значимы и, как правило, не превышают 0.5.

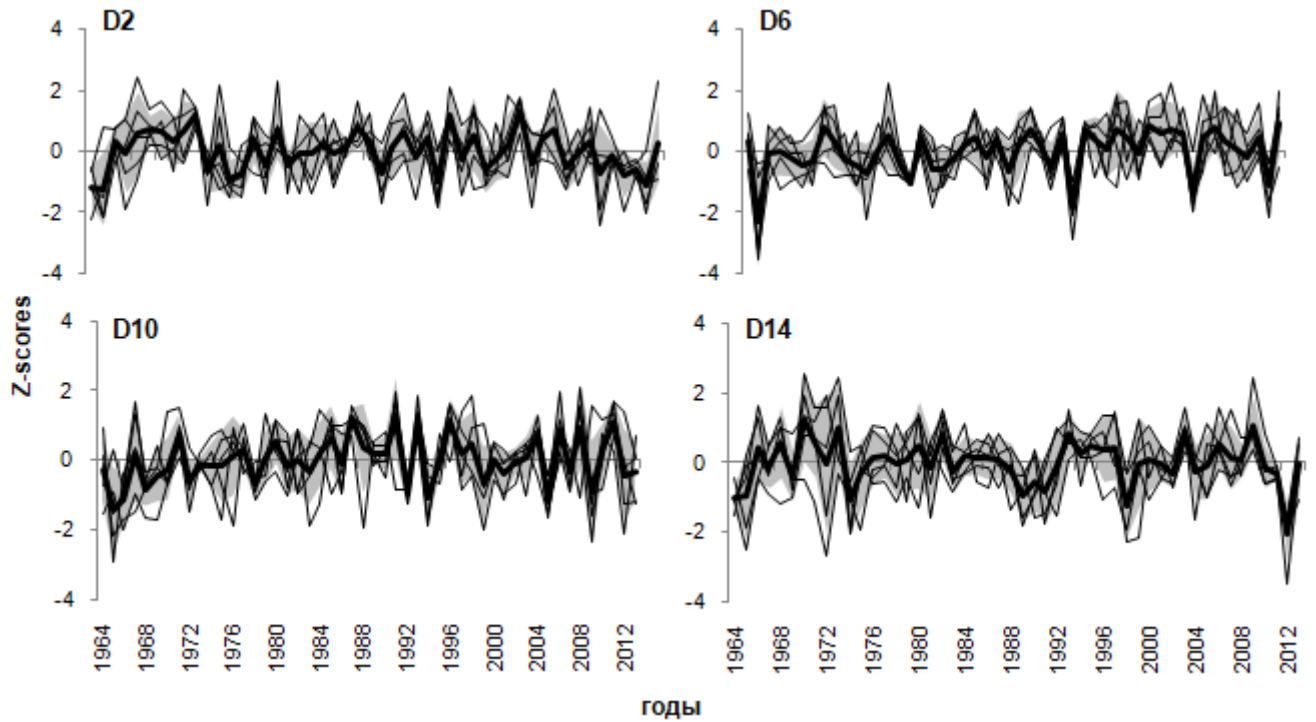


Рисунок 3.9. Индивидуальные (тонкие линии) и локальные (толстые линии) клеточные хронологии сосны (Z-scores) на примере радиального диаметра 2, 6, 10 и 14 клеток нормированной трахеидограммы. Стандартные отклонения (отмечены серым) рассчитаны для выборки 5 деревьев отдельно для каждого года

Таблица 3.3

Коэффициенты корреляции индивидуальных рядов измерений анатомических параметров с соответствующими локальными клеточными хронологиями

Параметр	Нормированная позиция клетки														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>D</i>	0.65	0.64	0.62	0.58	0.66	0.69	0.73	0.71	0.66	0.66	0.58	0.55	0.61	0.63	0.59
<i>CWT</i>	0.44	0.45	0.39	0.39	0.42	0.39	0.39	0.40	0.51	0.58	0.58	0.58	0.59	0.55	0.50

Все корреляции значимы на уровне $p \leq 0.05$

cell no.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	CWT
1		0.90	0.81	0.74	0.75	0.70	0.70	0.48	0.27	0.22	0.29	0.32	0.41	0.42	0.31	1
2	0.81		0.94	0.85	0.83	0.79	0.75	0.59	0.40	0.33	0.39	0.37	0.45	0.41	0.28	2
3	0.68	0.83		0.93	0.91	0.85	0.77	0.67	0.49	0.40	0.41	0.36	0.42	0.35	0.21	3
4	0.63	0.73	0.88		0.94	0.86	0.81	0.72	0.53	0.43	0.42	0.37	0.42	0.33	0.18	4
5	0.47	0.52	0.64	0.80		0.92	0.85	0.73	0.50	0.42	0.43	0.38	0.40	0.34	0.21	5
6	0.27	0.42	0.53	0.65	0.84		0.92	0.77	0.51	0.40	0.40	0.39	0.43	0.36	0.23	6
7	0.22	0.38	0.41	0.54	0.72	0.92		0.87	0.62	0.52	0.50	0.48	0.48	0.38	0.22	7
8	0.20	0.37	0.35	0.47	0.65	0.86	0.94		0.86	0.75	0.63	0.51	0.42	0.26	0.09	8
9	0.13	0.27	0.28	0.40	0.58	0.72	0.80	0.90		0.93	0.76	0.59	0.44	0.27	0.08	9
10	0.08	0.15	0.22	0.30	0.48	0.56	0.64	0.75	0.90		0.90	0.71	0.51	0.30	0.09	10
11	0.05	0.14	0.20	0.20	0.38	0.41	0.50	0.58	0.73	0.89		0.90	0.71	0.51	0.27	11
12	0.23	0.37	0.32	0.23	0.36	0.37	0.42	0.49	0.52	0.53	0.71		0.91	0.76	0.53	12
13	0.38	0.51	0.37	0.26	0.24	0.23	0.27	0.30	0.24	0.14	0.27	0.81		0.91	0.71	13
14	0.40	0.51	0.44	0.37	0.27	0.22	0.24	0.27	0.19	0.09	0.18	0.61	0.88		0.89	14
15	0.27	0.43	0.38	0.43	0.35	0.28	0.28	0.33	0.29	0.18	0.27	0.49	0.64	0.84		15
D	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	

Выделены г, значимые при $p < 0.001$

Рисунок 3.10. Корреляции между клеточными хронологиями анатомических параметров сосны для различных позиций клеток в нормированной трахеидограмме. Выше диагонали приведены корреляции между хронологиями *CWT*, ниже диагонали – *D*

Для обоих видов в погодичной динамике *CWT* тесные взаимосвязи простираются на большее расстояние между позициями клеток в пределах одной зоны годичного кольца. Погодичная динамика *D*, напротив, наибольшую «связность» проявляет в переходной зоне. Различия между рассматриваемыми

выборками в этих закономерностях несущественны и соответствуют ширине различных зон годичного кольца по среднегодовым данным, не проявляя других признаков видоспецифичности.

Изменение вдоль годичного кольца доли общего внешнего сигнала в хронологиях клеточных параметров может быть обусловлено двумя основными причинами. Во-первых, для каждого параметра корреляции между индивидуальными рядами максимальны в той части годичного кольца, где максимально значение клеточного параметра. Следовательно, интенсивность общего внешнего сигнала, в том числе климатического влияния, зависит от длительности соответствующего этапа дифференциации трахеид (Anfodillo et al., 2012; Cuny, 2013; Cuny et al., 2013, 2014). Во-вторых, сдвиг области высоких корреляций в направлении переходной зоны является индикатором синхронности срабатывания внешних триггеров (например, температура и длительность светового дня), регулирующих переход от формирования ранней древесины к поздней (Begum et al., 2016; Petterle et al., 2013), т.е. синхронных колебаний доли ранней/поздней древесины в годичном кольце в пределах участка. Кроме того, низкие коэффициенты корреляции толщины стенки для клеток ранней древесины указывают на то, что она по большей части определяется внутренними факторами (Darikova et al., 2013). Этот вывод подтверждается тем, что, несмотря на низкую долю внешнего сигнала, динамика *CWT* соседних позиций клеток в ранней древесине сходна между собой (Рисунок 3.10). Поскольку периоды дифференцировки трахеид частично перекрываются для близких и особенно соседних позиций, для *CWT* в поздней древесине и *D* сходство между хронологиями близких позиций обусловлено перекрытием климатического сигнала в них (ср. Panyushkina et al., 2003; Castagneri et al., 2017).

3.2.3. Корреляции *TRW* и клеточных хронологий с климатическими факторами

Ширина годичных колец, а значит и продукция клеток, имеют комплексный отклик на климатические условия: температура первой половины вегетационного сезона подавляет прирост древесины, осадки оказывают на него положительное

влияние (Рисунок 3.11). Корреляционный дендроклиматический анализ с использованием скользящих 20-дневных рядов температуры и осадков позволил выявить внутрисезонные особенности климатического отклика. Так, негативное воздействие температуры на продукцию клеток имеет пики в конце мая и в первой половине июля, а также менее выраженный максимум в середине августа. Периоды стимулирования роста осадками почти те же: май – начало июня и первая половина июля.

Этот же анализ был проведен и для хронологий клеточных параметров *D* и *CWT*. Общие закономерности – тенденция к положительному отклику на осадки и отрицательному на температуру – у клеточных хронологий обоих видов те же, что и у *TRW*. В отклике хронологий *D* ясно просматривается плавный временной сдвиг воздействия климатических факторов при смещении вдоль годичного кольца: для первых позиций клеток это май – середина июня, в середине кольца – почти с начала июня и до середины июля, в конце годичного кольца влияние климатических факторов на размер клеток заканчивается ближе к концу августа. При этом воздействие осадков на размер клеток более выражено для ранней и переходной зон. Следует также отметить, что длительность периода максимального климатического влияния несколько уменьшается только в последних позициях клеток. Для *CWT* закономерности климатического отклика отличаются, в них не наблюдается временного сдвига климатических воздействий, а только изменение их интенсивности вдоль годичного кольца. Так, положительное влияние осадков на толщину стенки выражено с середины июля по середину августа и только для переходной зоны и первой половины поздней древесины (8-12 клетки). Отрицательное воздействие температур более длительно, практически полностью охватывая июль и август для всего кольца.

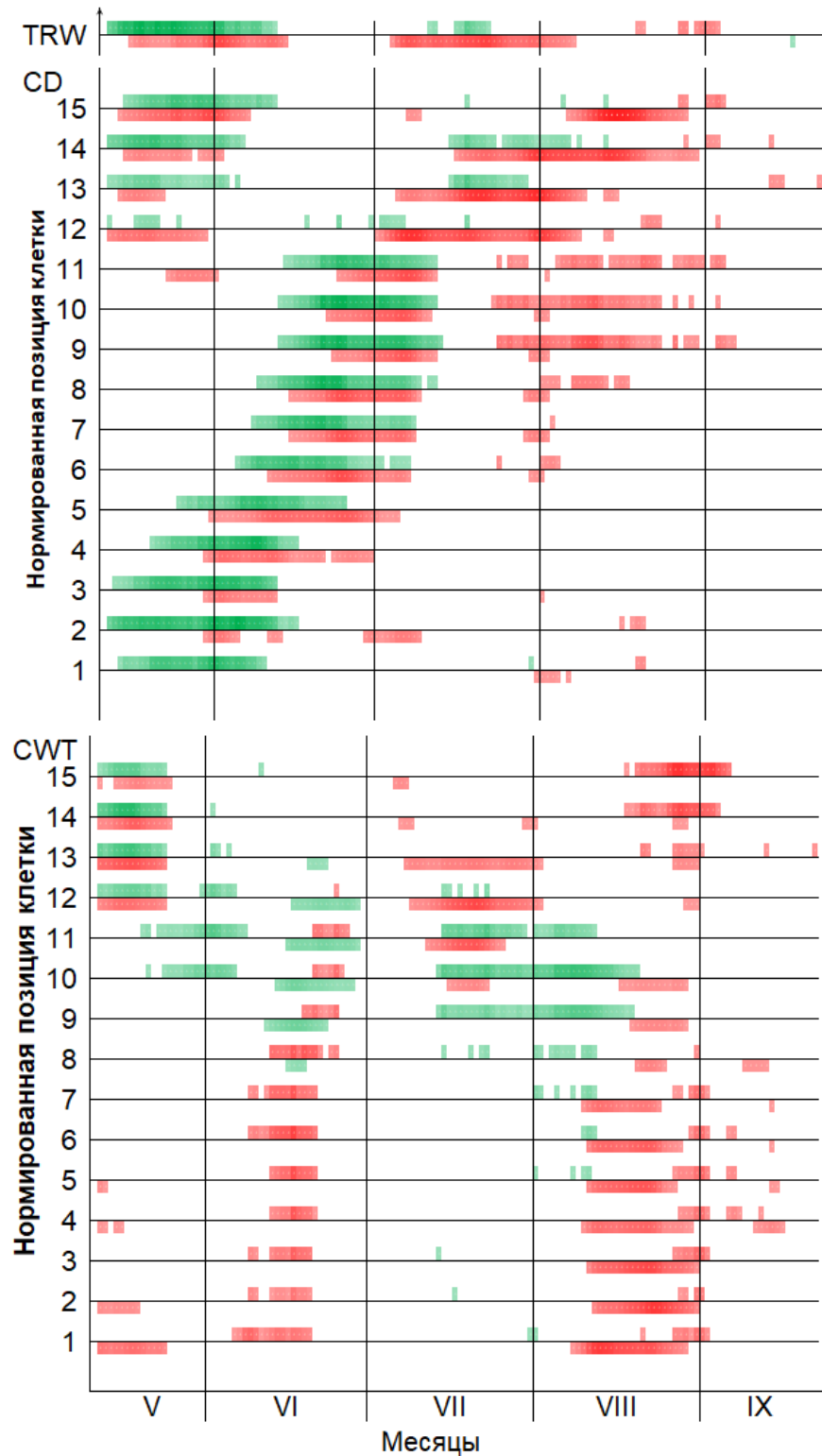


Рисунок 3.11. Коэффициенты корреляции локальных хронологий параметров древесины сосны с 20-дневными скользящими рядами температуры (над горизонтальными линиями) и осадков (под горизонтальными линиями). Показаны только значимые на уровне $p \leq 0.05$ положительные (отмечены зеленым) и отрицательные (отмечены красным) корреляции

В июне наблюдается инверсия климатического воздействия на *CWT* – при более сухих и теплых условиях этого месяца в большей части годового кольца (кроме последних позиций) формируются более толстостенные клетки, причем максимальный отклик также наблюдается в 8-12 позициях. Выражена также отрицательная корреляция *CWT* с обоими климатическими факторами второй половины августа и начала сентября. Корреляции клеточных хронологий с условиями после окончания соответствующего этапа дифференцировки клеток, очевидно, статистически случайны и не имеют реального биологического смысла.

Влияние климата на прирост хвойных типично для семиаридных регионов: осадки, являясь источником воды, стимулируют рост, в то время как повышение температуры приводит к интенсификации эвапотранспирации и водному стрессу. Ширина годовых колец интегрирует это воздействие в основном в течение периода камбиальной активности, т.к. она тесно связана с продукцией клеток. Поэтому ее годовая вариация и, соответственно, содержание внешнего сигнала, намного превышают соответствующий показатель клеточных параметров, формирующихся в течение значительно более короткого периода. Заметим, что периоды значительного ослабления отклика *TRW* на оба климатических фактора (конец июня, конец июля) характеризуются большим количеством осадков, и наоборот, что обусловлено ролью и температуры, и осадков как регуляторов основного лимитирующего фактора – влажности почвы.

Воздействие климата на радиальный диаметр клеток подчиняется тем же закономерностям, однако период значимого влияния смещается вдоль годового кольца по мере того, как формируются новые клетки. Для последних клеток значимое влияние (осадков – положительное, температуры – отрицательное) отмечается во второй половине августа. Самым простым объяснением может быть то, что на радиальный размер клеток наиболее сильное воздействие оказывают текущие климатические условия в течение процесса растяжения клеток (Deslauriers et al., 2003; Vaganov et al., 2011). Однако временной интервал значимой корреляции между радиальными размерами трахеид и осадками и температурой также частично обусловлен тем, что сезон роста, представленный

нормированной трахеидограммой, отражает биологический процесс ксилогенеза, который не привязан строго к календарной шкале. В разные годы дифференцировка клеток происходит в несколько отличные календарные промежутки времени (Prislan et al., 2013; Gričar et al., 2014; Swidrak et al., 2014; Ziaco, Biondi, 2016; Yang et al., 2017). При недостатке увлажнения фенология ксилогенеза регулируется как температурой, так и доступностью влаги в начале сезона (Ren et al., 2015, 2018; Ziaco et al., 2018). Погодичные различия в сроках камбиальной активности и последующих этапов дифференцировки трахеид наблюдаются и в районе исследования (Попкова и др., 2015; Popkova et al., 2018). Поэтому нельзя исключать и опосредованного влияния выделенных нами климатических факторов через более ранние этапы дифференцировки, вплоть до камбиальной зоны (Vaganov et al., 2006; Cuny et al., 2014).

Анатомические параметры могут иметь слабый климатический отклик и низкие погодичные колебания по сравнению с клеточной продукцией и радиальным приростом. Влияние внешних факторов на продолжительность и скорость деления клеток является однонаправленным (Rossi et al., 2014). Это приводит к нелинейной связи этих факторов на клеточную продукцию, усиливающейся в экстремальных условиях. Как показано Balducci et al. (2016), кинетика более поздних этапов дифференцировки клеток имеет встроенный компенсаторный механизм: подавление скорости растяжения отдельной клетки или отложения вторичной стенки в условиях стресса частично компенсируется увеличением длительности нахождения клетки в соответствующей зоне дифференцировки клеток. Таким образом, влияние климата на анатомическую структуру кольца несколько ослаблено. Возможно, это явление обусловлено генетическим механизмом последовательных фаз дифференцировки трахеид, который начинается с деления и заканчивается запрограммированной гибелью клеток. Это было подтверждено для сосны обыкновенной и сосны сибирской (кедра сибирского) с генетически обусловленной межвидовой разницей в гистометрических параметрах, которая наблюдалась на одном растении (прививка кедра на пень сосны), то есть при однородных внешних условиях и концентрации

гормонов (Ваганов и др., 2010; Darikova et al., 2013). В работе Cuny et al. (2014) также показан механизм внутренней компенсации с отрицательной взаимосвязью между скоростью и продолжительностью процессов дифференцировки клеток.

Инверсия климатического отклика в июне, наблюдаемая для *CWT*, указывает на то, что при дефиците увлажнения формируются не только более мелкие, но и более толстостенные клетки. Это приводит к уменьшению водопроводящей способности клеток и соответственно, транспирации, т.е. является компенсирующим механизмом адаптации растений к водному стрессу (Nicholls, Waring, 1977; Hacke, Sperry, 2001; Sterck et al., 2008). Во второй половине поздней древесины *CWT* ограничена размером клеток, что приводит к сходной с *D* реакции на температуру.

3.3. Выводы по главе

1. При исключении из рассмотрения ювенильной древесины (центральные 10-20 годичных колец) анатомические характеристики являются стабильными в течение жизни дерева, в отличие от продукции клеток (радиального прироста). Фактические средние значения и пределы колебаний гистометрических параметров трахеид зависят от местообитания, показывая функциональное приспособление структуры ксилемы к условиям произрастания.

2. В районе исследования внутренние взаимосвязи между анатомическими параметрами древесины сосны однотипны и сходны количественно вне зависимости от сочетания климатических условий на всем спектре местообитаний от степной зоны до верхней границы леса. В поздней древесине взаимосвязи между результатами последовательных этапов дифференцировки трахеид стабильно более тесные, чем в ранней.

3. Связь между шириной годичных колец и численностью продуцированных за сезон клеток тесная, практически линейная. Угол наклона этой взаимосвязи варьирует между индивидуальными деревьями (т.е. фиксирует вклад генотипа и микроусловий). Такой характер обусловлен отсутствием в

выборке ювенильной древесины и малой долей экстремально узких колец, в которых должна быть наиболее выражена зависимость $D(N)$.

4. Вклад внешних условий, оцененный через уровень вариации параметров структуры древесины, ослабляется в следующей последовательности: $New - Nlw - CWTlw - Dlw - CWTew - Dew$. Таким образом, радиальный размер клеток, в первую очередь ранней древесины, – наиболее контролируемый внутренними факторами параметр.

5. Интервалы влияния климатических условий сдвигаются в течение сезона в соответствии с кинетикой формирования структуры годичного кольца. Вдоль трансекта это влияние сдвигается от лимитирования по доступности влаги (положительное влияние осадков и отрицательное – температуры) к лимитированию по теплообеспеченности (положительная реакция на температуру) как для продукции клеток, так и для их размеров в обеих зонах. Для толщины клеточной стенки в ранней древесине закономерности влияния климатических колебаний не выявлены; в поздней древесине лимитирование по увлажнению наблюдается только в степной зоне, а в остальной части ареала наблюдается положительная реакция на температуру, сдвигающаяся в соответствие со сроками окончания теплого сезона.

6. В условиях континентального климата (максимумы температуры и осадков в июле, начало сезона существенно суше его второй половины), модифицирующее влияние климатических факторов на формирование годичного кольца сдвигается от лимитирования по увлажнению к лимитированию по теплообеспеченности в течение вегетационного сезона во всем диапазоне распространения сосны, кроме наиболее сухих (степная зона) и наиболее холодных местообитаний (верхняя граница леса).

ГЛАВА 4. ВКЛАД ВНУТРЕННИХ И ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИЕ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ТРЕХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ ВБЛИЗИ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА

Данная глава посвящена выявлению общих закономерностей и видоспецифичных особенностей в анатомической структуре годичных колец и ее климатическом отклике у трех видов вечнозеленых хвойных древесных растений, участвующих в формировании верхней границы леса в горах Южной Сибири – сосны обыкновенной, ели сибирской и кедра сибирского. Для этого был проведен анализ массива анатомических измерений на участке ShB_1300N (Рисунок 2.3) с использованием двух подходов. Во-первых, рассмотрены нормированные трахеидограммы радиального размера клеток и толщины клеточной стенки за определенные годы и за весь период анатомических измерений, как усредненные, так и амплитуда их колебаний. Во-вторых, были рассмотрены обобщенные параметры, характеризующие структуру ранней, поздней древесины и годичного кольца в целом. Для каждого кольца в целом и отдельно для ранней и поздней древесины были рассчитаны N , средние значения D и CWT ; кроме этого, в каждом кольце были найдены максимальные значения D и CWT и положение перехода от ранней к поздней древесине $PosLW = New / N$ (Рисунок 4.1). В данной главе использовали не локальные хронологии обобщенных анатомических параметров, а полную выборку, включающую измерения по всем пяти деревьям, для лучшего анализа пределов изменчивости анатомических параметров и внутренних взаимосвязей между ними.

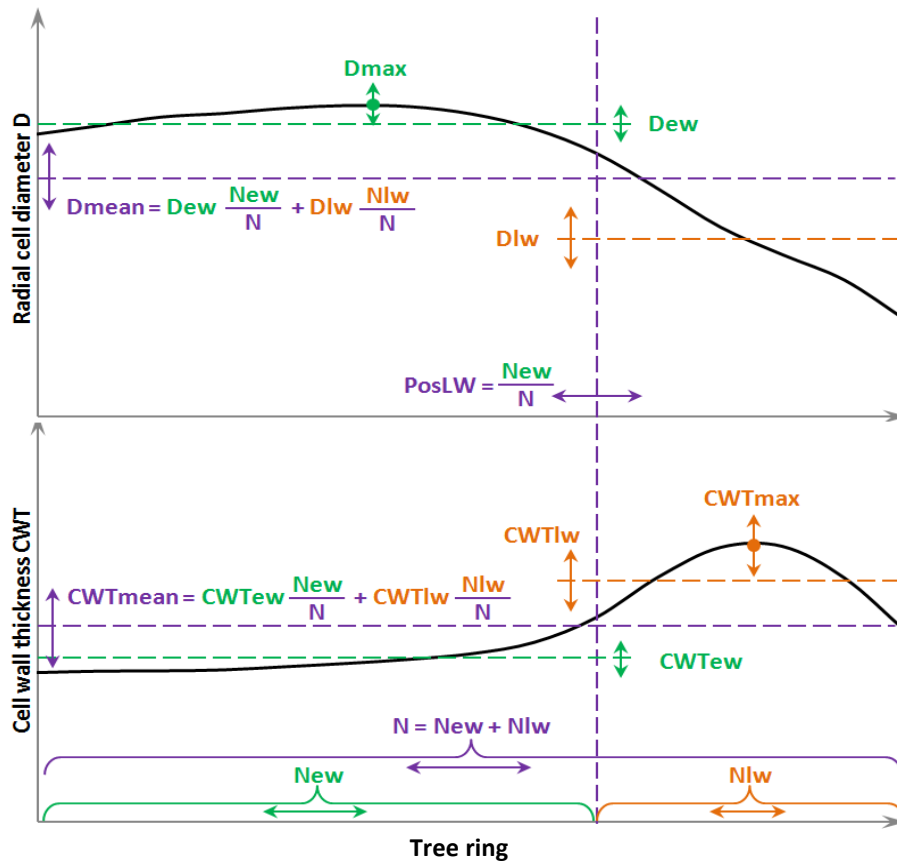


Рисунок 4.1. Схема рассмотренных анатомических параметров и функциональных взаимосвязей между ними. Цветами отмечены параметры ранней (зеленый), поздней (оранжевый) древесины и годичного кольца в целом (фиолетовый). Стрелки показывают направления погодичной вариации параметров

4.1. Изменчивость анатомической структуры древесины хвойных (сосна, ель, кедр) вблизи верхней границы леса

Для каждого из исследуемых видов хвойных по всем измеренным годичным кольцам были построены трахеидограммы радиального размера клеток и толщины их стенок, демонстрирующие усредненную (типичную для условий района исследований) структуру годичного кольца и размах ее вариации, представленный в виде 5% и 95% перцентилей для каждой нормированной позиции клетки в годичном кольце (Рисунок 4.2). Количество клеток в годичном кольце N сопоставимо у всех трех видов, при этом у кедров поздняя древесина составляет намного меньшую долю кольца (в среднем 17%) чем у сосны и ели (31% и 35% соответственно).

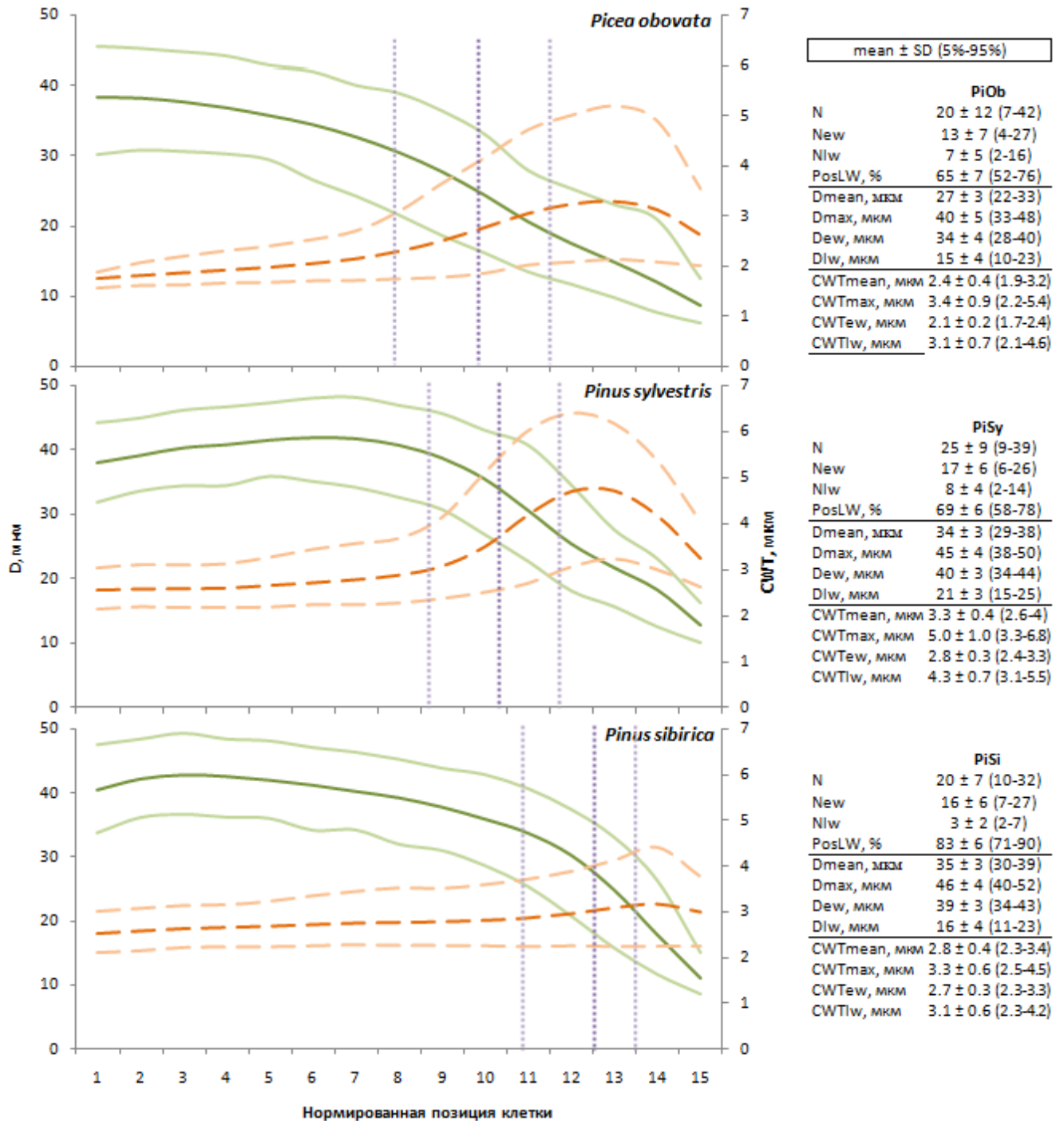


Рисунок 4.2. Трахеидограммы D (сплошные линии), CWT (штриховые линии) и диапазон изменчивости $PosLW$ (вертикальные пунктирные линии). Показаны средние значения, 5% и 95% процентиля. Справа приведены диапазоны изменчивости рассмотренных анатомических параметров древесины хвойных

Первые трахеиды в кольце имеют диаметр в среднем 38-40 мкм у всех видов. У ели эти клетки являются самыми крупными, но у сосны и кедра D далее несколько увеличивается, достигая максимума 45-46 мкм в 30-50% (сосна) или

10-20% (кедр) от начала кольца. Затем у всех видов D постепенно уменьшается до 9-12 мкм, наиболее плавным это снижение является у ели. В то же время амплитуда межсезонной изменчивости D стабильна в большей части кольца, уменьшаясь только в последних клетках. Толщина клеточной стенки в большей части ранней древесины стабильна, т.е. имеет сходные средние значения (2.5-2.8 мкм у сосны и кедра, 1.7-2.1 мкм у ели) и низкую амплитуду межсезонной изменчивости. Затем ее значения и размах изменчивости плавно возрастают до середины зоны поздней древесины (сосна – 5 мкм, кедр – 3.3 мкм, ель – 3.4 мкм), и в последних клетках уменьшаются до 2.6-3.2 мкм. Следует отметить, что у кедра изменение CWT от ранней к поздней древесине наименее выражено, в наиболее экстремальных случаях она сохраняет стабильное значение (~2.3 мкм) по всему кольцу.

Наблюдения фенологии рассматриваемых видов хвойных противоречивы: в литературе упоминается как более раннее распускание почек у ели по сравнению с представителями рода *Pinus*, так и более позднее (Бабарыкина, Григорьев, 2006; Овчинникова и др., 2011; Ovaskainen et al., 2020), поэтому без прямых наблюдений в районе исследования фенологические различия между исследуемыми видами оценить затруднительно. Однако, поскольку все три исследуемых вида являются вечнозелеными, в начале вегетационного сезона наличие хвои прошлых лет позволяет деревьям активировать фотосинтез раньше, чем начинающиеся примерно в одно время распускание почек и камбиальная активность (Суворова и др., 2005, 2011; Велисевич, Хуторной, 2009; Antonucci et al., 2015). Это обуславливает принципиальное сходство между исследуемыми видами в отношении внутрисезонной динамики синтеза органических веществ, в пределах одного местообитания приводя к сходству их продуктивности (среднее количество клеток в кольце) и гидравлической архитектуры ранней древесины.

Низкие значения Dew по сравнению с более теплыми природными зонами в пределах региона (Бабушкина и др., 2010, 2018; Babushkina et al., 2020; Belokopytova et al., 2019) могут быть связаны с тем, что процессы роста в условиях района исследования ограничены низкой температурой, лимитирующей

скорость химических реакций, и ограниченной из-за короткого вегетационного сезона длительностью ксилогенеза (Körner, 2003; Körner, Paulsen, 2004). Для высокогорных лесов Юга Сибири характерна меньшая высота деревьев, низкие температуры и высокая доступность влаги, что снижает эвапотранспирацию и тургор клеток, т.е. требования к водопроведению. С другой стороны, ограниченные размеры и сравнительно толстые стенки трахеид, сходные у всех видов, могут быть обусловлены требованиями к механической прочности древесины для сопротивления высокой ветровой и снеговой нагрузке в горах, а также минимизируют риск повреждения трахеид во время зимних морозов (Davis et al., 1999; Mayr et al., 2002, 2006; Bigras, Colombo, 2013; Hacke et al., 2015). Сравнимый диапазон продукции клеток и использование возрастного порога при выборе модельных деревьев делает сравнение структуры древесины разных видов более надежным, т.к. уменьшает различия, обусловленные влиянием возраста и скорости роста, например, на фенологию древесины, размеры трахеид, чувствительность к климатическим факторам и пр. (Vanninen, Mäkelä, 2000; Rossi et al., 2008b; Rozas et al., 2009; Meinzer et al., 2011; Campelo et al., 2013).

Видовые различия в структуре годичных колец более выражены в поздней древесине – ее доля и максимальные значения *CWT* (ср. анатомическую структуру разных видов хвойных, произрастающих в сходных условиях: Бабушкина и др., 2010; Ваганов и др., 2010; Darikova et al., 2013; Carteni et al., 2018). Как показано в работе Carteni et al. (2018), переход к поздней древесине регулируется резким возрастанием доступности углеводов в нижней части ствола после завершения первичного роста. Поэтому генетически обусловленные (Кузнецова, 2007; Кузнецова, Грек, 2016) отличия в интенсивности первичного роста кедра (более длинная и густая хвоя, формирование т.н. летних побегов в середине вегетационного сезона Горошкевич, 2006; Горошкевич, Попов, 2009) могут привести к более позднему переключению на формирование поздней древесины. С другой стороны, на радиальный прирост и анатомическую структуру годичных колец может повлиять конкуренция за питательные вещества репродукции (Innes, 1994; Rovere et al., 2003; Olano et al., 2017), продуктивность которой у кедра также

более высока по сравнению с другими рассмотренными видами. Мы предполагаем, что небольшая доля и низкая *CWT* поздней древесины кедров могут быть также связаны с генетически закрепленной на видовом уровне стратегией преимущественного направления ресурсов на первичный рост и репродукцию, реализуемой через низкую скорость отложения вторичной стенки трахеид по сравнению с другими видами. Для проверки этой гипотезы было бы интересно провести метаанализ распределения депонирования углерода в различных вегетативных органах и на репродукцию в масштабе сравнения различных экотипов, видов и природных зон распространения хвойных.

4.2. Внутренние закономерности: взаимосвязи между анатомическими параметрами ранней, поздней древесины и годичного кольца в целом

Для того чтобы оценить взаимосвязи между исследуемыми параметрами, предварительно были рассчитаны парные коэффициенты корреляции Пирсона между всеми параметрами годичных колец для каждого вида (Таблица 4.1). Заметно, что картина распределения сильных и слабых взаимосвязей достаточно стабильна.

Продукция трахеид в ранней и поздней древесине значимо положительно коррелирует между собой, что обеспечивает сильную положительную взаимосвязь суммарного количества клеток в кольце N с обоими параметрами N_{ew} и N_{lw} . Преобладание ранней древесины ($PosLW > 50\%$ в 98% измеренных годичных колец) приводит к более сильной взаимосвязи N с N_{ew} . Позиция перехода к поздней древесине $PosLW$ сильнее коррелирует с N_{lw} , чем с N_{ew} , и не имеет значимой корреляции с N .

Зависимости показателей радиального размера от продукции клеток более устойчивы после разделения кольца на зоны ранней и поздней древесины: положительная корреляция D_{ew} , D_{max} и D_{mean} максимальна с N_{ew} ; D_{lw} сильнее связан с N_{lw} . Увеличение $PosLW$ связано с возрастанием D_{mean} , не коррелирует с D_{ew} и D_{max} , зато имеет отрицательную корреляцию с D_{lw} .

Корреляции между анатомическими параметрами

Параметр	<i>N</i>	<i>N_{ew}</i>	<i>N_{lw}</i>	<i>Pos_{LW}</i>	<i>D_{mean}</i>	<i>D_{max}</i>	<i>D_{ew}</i>	<i>D_{lw}</i>	<i>CWT_{mean}</i>	<i>CWT_{max}</i>	<i>CWT_{ew}</i>	<i>CWT_{lw}</i>
<i>Picea obovata</i>												
<i>N</i>		0.98	0.94	-0.11	0.57	0.44	0.44	0.83	0.77	0.82	0.64	0.81
<i>New</i>	0.98		0.84	0.08	0.61	0.45	0.43	0.76	0.67	0.74	0.60	0.73
<i>Nlw</i>	0.94	0.84		-0.39	0.46	0.39	0.41	0.87	0.87	0.88	0.64	0.86
<i>PosLW</i>	-0.11	0.08	-0.39		0.31	0.10	0.04	-0.34	-0.48	-0.36	-0.25	-0.35
<i>Dmean</i>	0.57	0.61	0.46	0.31		0.85	0.92	0.59	0.50	0.57	0.48	0.57
<i>Dmax</i>	0.44	0.45	0.39	0.10	0.85		0.89	0.46	0.43	0.45	0.42	0.44
<i>Dew</i>	0.44	0.43	0.41	0.04	0.92	0.89		0.51	0.51	0.52	0.49	0.52
<i>Dlw</i>	0.83	0.76	0.87	-0.34	0.59	0.46	0.51		0.90	0.93	0.67	0.93
<i>CWTmean</i>	0.77	0.67	0.87	-0.48	0.50	0.43	0.51	0.90		0.95	0.83	0.96
<i>CWTmax</i>	0.82	0.74	0.88	-0.36	0.57	0.45	0.52	0.93	0.95		0.69	0.99
<i>CWTew</i>	0.64	0.60	0.64	-0.25	0.48	0.42	0.49	0.67	0.83	0.69		0.70
<i>CWTlw</i>	0.81	0.73	0.86	-0.35	0.57	0.44	0.52	0.93	0.96	0.99	0.70	
<i>Pinus sylvestris</i>												
<i>N</i>		0.96	0.87	-0.09	0.66	0.69	0.66	0.76	0.42	0.57	0.31	0.50
<i>New</i>	0.96		0.71	0.15	0.75	0.69	0.67	0.69	0.25	0.44	0.21	0.37
<i>Nlw</i>	0.87	0.71		-0.52	0.38	0.55	0.52	0.74	0.63	0.68	0.42	0.63
<i>PosLW</i>	-0.09	0.15	-0.52		0.33	-0.01	-0.01	-0.26	-0.60	-0.45	-0.34	-0.45
<i>Dmean</i>	0.66	0.75	0.38	0.33		0.85	0.92	0.69	0.19	0.36	0.22	0.33
<i>Dmax</i>	0.69	0.69	0.55	-0.01	0.85		0.91	0.67	0.34	0.45	0.30	0.39
<i>Dew</i>	0.66	0.67	0.52	-0.01	0.92	0.91		0.71	0.37	0.47	0.34	0.43
<i>Dlw</i>	0.76	0.69	0.74	-0.26	0.69	0.67	0.71		0.61	0.73	0.41	0.72
<i>CWTmean</i>	0.42	0.25	0.63	-0.60	0.19	0.34	0.37	0.61		0.89	0.87	0.91
<i>CWTmax</i>	0.57	0.44	0.68	-0.45	0.36	0.45	0.47	0.73	0.89		0.64	0.97
<i>CWTew</i>	0.31	0.21	0.42	-0.34	0.22	0.30	0.34	0.41	0.87	0.64		0.65
<i>CWTlw</i>	0.50	0.37	0.63	-0.45	0.33	0.39	0.43	0.72	0.91	0.97	0.65	

Таблица 4.1 (окончание)

Параметр	<i>N</i>	<i>N_{ew}</i>	<i>N_{lw}</i>	<i>Pos_{LW}</i>	<i>D_{mean}</i>	<i>D_{max}</i>	<i>D_{ew}</i>	<i>D_{lw}</i>	<i>CWT_{mean}</i>	<i>CWT_{max}</i>	<i>CWT_{ew}</i>	<i>CWT_{lw}</i>
<i>Pinus sibirica</i>												
<i>N</i>		0.98	0.74	0.04	0.50	0.43	0.40	0.65	0.61	0.70	0.57	0.63
<i>New</i>	0.98		0.59	0.22	0.54	0.44	0.38	0.56	0.53	0.62	0.51	0.56
<i>Nlw</i>	0.74	0.59		-0.61	0.18	0.25	0.32	0.75	0.70	0.74	0.62	0.66
<i>PosLW</i>	0.04	0.22	-0.61		0.30	0.10	-0.03	-0.38	-0.34	-0.30	-0.26	-0.27
<i>Dmean</i>	0.50	0.54	0.18	0.30		0.82	0.92	0.41	0.53	0.49	0.54	0.48
<i>Dmax</i>	0.43	0.44	0.25	0.10	0.82		0.83	0.33	0.49	0.39	0.52	0.35
<i>Dew</i>	0.40	0.38	0.32	-0.03	0.92	0.83		0.42	0.58	0.50	0.58	0.48
<i>Dlw</i>	0.65	0.56	0.75	-0.38	0.41	0.33	0.42		0.80	0.87	0.70	0.86
<i>CWTmean</i>	0.61	0.53	0.70	-0.34	0.53	0.49	0.58	0.80		0.88	0.97	0.83
<i>CWTmax</i>	0.70	0.62	0.74	-0.30	0.49	0.39	0.50	0.87	0.88		0.78	0.96
<i>CWTew</i>	0.57	0.51	0.62	-0.26	0.54	0.52	0.58	0.70	0.97	0.78		0.70
<i>CWTlw</i>	0.63	0.56	0.66	-0.27	0.48	0.35	0.48	0.86	0.83	0.96	0.70	

Жирным шрифтом отмечены корреляции, значимые на уровне $p < 0.05$

Параметры *Dew*, *Dmax* и *Dmean* имеют сильные положительные корреляции между собой и менее выраженные – с *Dlw*. Среди взаимосвязей параметров *CWT* с другими анатомическими параметрами наиболее сильны положительные корреляции с *Nlw* и *Dlw*, отрицательная взаимосвязь наблюдается с *PosLW*. В то же время, все *CWT* тесно связаны между собой. Стабильно значимые взаимосвязи рассмотрели более детально (Рисунок 4.3). Зависимость *Nlw(New)* близка к линейной. Зависимости *D(N)* в обеих зонах годовичного кольца хорошо описываются отрицательной экспонентой (R^2 выше, чем у линейных моделей). Подстановка экспоненциальных функций *D(N)* улучшает качество моделирования зависимости *TRW(N)* по сравнению с линейной функцией, где средний размер клеток принимается за константу (Таблица 4.2, Рисунок 4.4), позволяя в одной модели получить максимальную долю объясненной изменчивости и близкую к фактическим наблюдениям оценку *Dmean* в широких кольцах. В остальных зависимостях нелинейности не наблюдается.

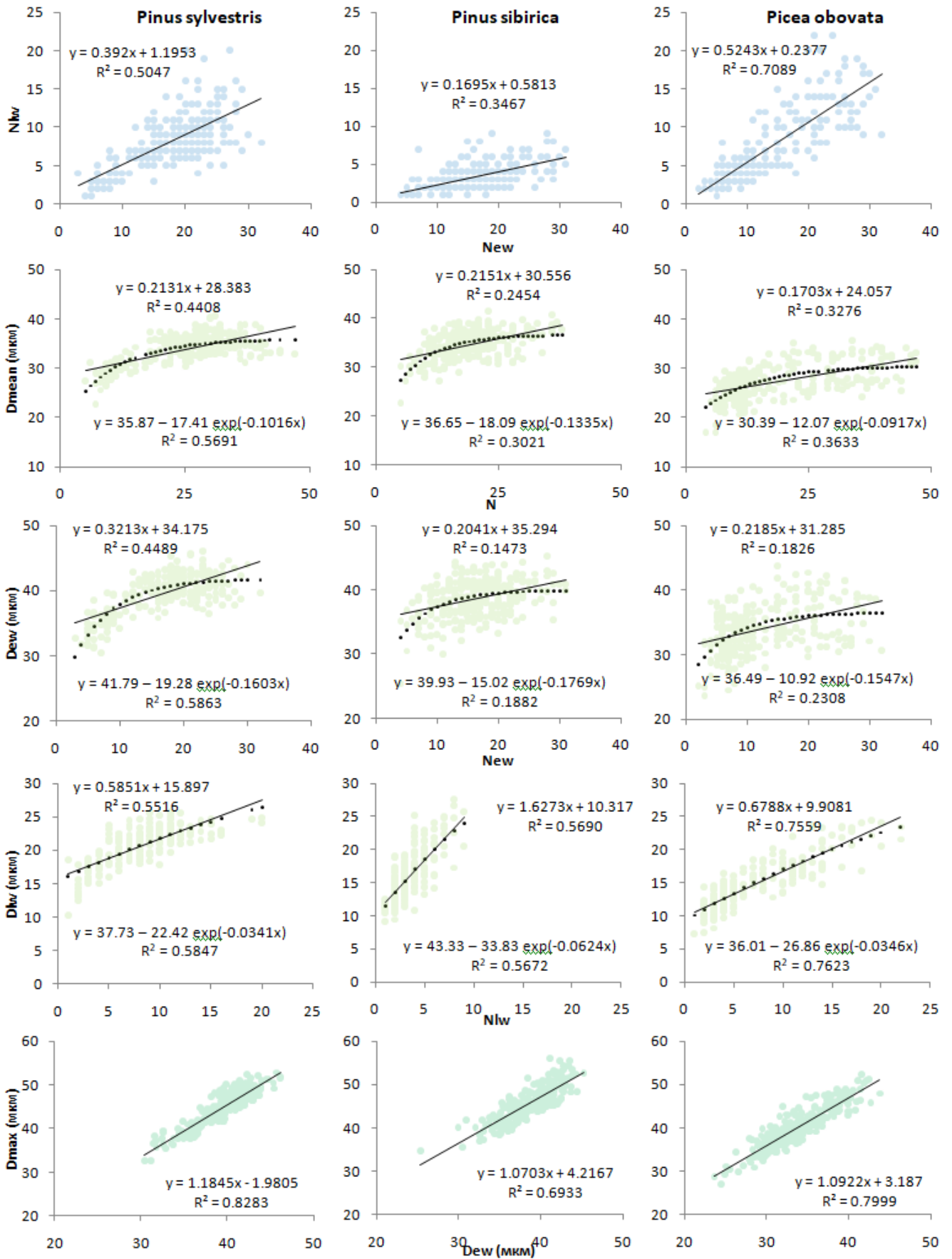


Рисунок 4.3. Диаграммы рассеяния взаимосвязей между анатомическими параметрами

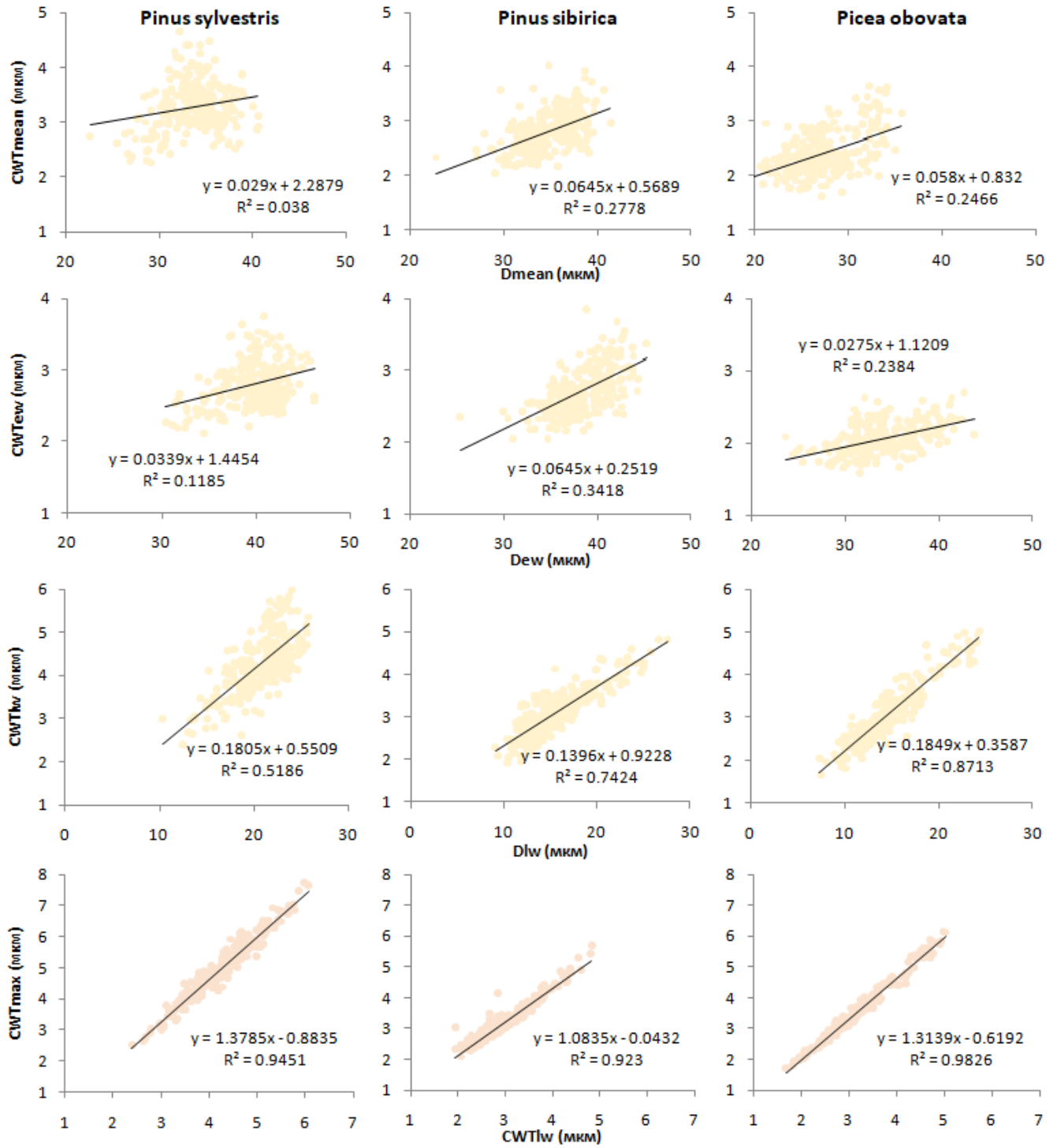


Рисунок 4.3. (окончание)

Оценки D_{mean} из различных моделей $TRW(N, D_{mean})$ и фактических измерений

Вид	$TRW = TRW_0 + D_{mean} \cdot N$			$TRW = D_{mean} \cdot N$		Нелинейная модель		Фактические измерения		
	TRW_0	D_{mean}	R^2	D_{mean}	R^2	D_{mean}^*	R^2	D_{mean}	D_{mean}^*	N_{mean}
PiSy	-0.0676	37.16	0.975	34.79	0.971	35.87	0.976	33.77	34.69 35.12 ^{**}	25.27
PiSi	-0.0711	38.90	0.965	35.66	0.958	36.65	0.965	34.81	35.91 36.19 ^{**}	19.76
PiOb	-0.0646	31.85	0.968	29.40	0.961	30.39	0.968	27.40	29.01 30.17 ^{**}	19.75

Нелинейная модель: $TRW = N \cdot (D_{mean}^* - a_1 \cdot \exp(-a_2 \cdot N))$

D_{mean}^* – оценка среднего значения D в широких кольцах (асимптота экспоненциальной функции $D_{mean}(N)$ для каждого вида, среднее значение в 5 самых широких кольцах для каждого дерева в фактических измерениях)

^{**} оценка D_{mean}^* только для быстрорастущих деревьев ($N_{mean} > 20$)

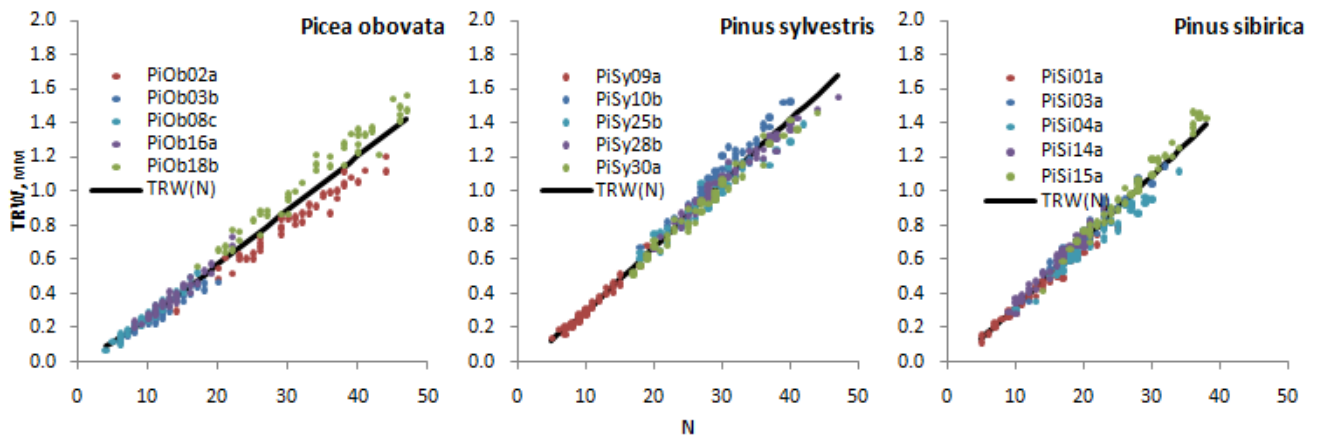


Рисунок 4.4. Диаграммы рассеяния $TRW(N)$. Маркеры – фактические годовые кольца, линия – нелинейная регрессионная модель

Учитывая функциональные зависимости (Рисунок 4.1), общие для всех трех видов внутренние взаимосвязи можно описать в виде схемы (Рисунок 4.5).

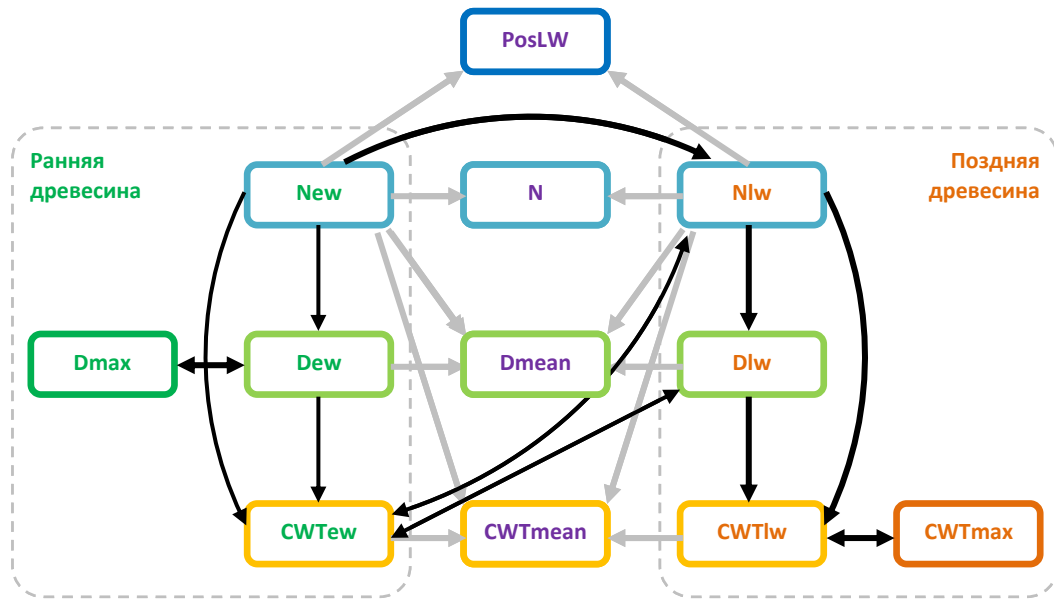


Рисунок 4.5. Внутренние взаимосвязи между анатомическими параметрами. Стрелки показывают вероятное направление взаимосвязей. Цветом отмечены статистические (черные) и функциональные (серые) связи

Стабильность соотношения ранней и поздней древесины ($PosLW$) вне зависимости от радиального прироста указывает на внутренние ограничения этого параметра, т.е., баланс между водопроведением и депонированием углерода / механической прочностью. Поскольку камбиальная активность в течение сезона регулируется процессами первичного роста через синтез гормонов и питательных веществ (Додуева и др., 2014; Huang et al., 2014), можно предположить обусловленность продукции клеток в обеих зонах кольца обратной связью с габитусом дерева и характеристиками фотосинтетического аппарата как в его процессе формирования (New), так и после окончания (Nlw). В пользу гипотезы внутренней регуляции $PosLW$ говорит то, что по данным Rossi et al., (2013), у хвойных раннее начало камбиальной активности ассоциируется с ее поздним окончанием.

Нелинейность зависимости радиального размера клеток от их продукции наблюдается в обеих зонах годичного кольца, но сильнее выражена в ранней древесине. Это может быть связано с наличием двух механизмов регуляции растяжения клеток: 1) внутренняя регуляция процессов вторичного роста

концентрацией гормонов и питательных веществ (Воробьева, Воробьев, 1999; Dünser, Kleine-Vehn, 2015; Carteni et al., 2018); 2) внешнее ограничение тургора растущих клеток и соответственно скорости растяжения низкой температурой и высокой влажностью воздуха (Lockhart, 1965; Proseus, Boyer, 2005). В результате, в формирующейся при более низких температурах начала вегетационного сезона ранней древесине это ограничение начинает сказываться при $N_{ew} > 10-15$ клеток; растяжение клеток поздней древесины происходит в середине сезона при температурах, обеспечивающих более высокий тургор и ограничение Dlw преимущественно падающей концентрацией гормонов роста и короткой длительностью этапа растяжения трахеид.

В ранней древесине зависимость между результатами последовательных этапов дифференцировки трахеид относительно слабая, что может быть обусловлено работой описанного Balducci et al. (2016) механизма компенсации. В поздней же древесине отложение вторичной клеточной стенки в условиях короткого лета высокогорных лесов ограничено во времени сроками осеннего похолодания. Поэтому преобладающую роль в CWT этой зоны начинает играть скорость соответствующего процесса, при достаточном увлажнении ограниченная текущей температурой и эффективностью полностью сформированного фотосинтетического аппарата. Следует также учесть, что отношение CWT / D в поздней древесине имеет определенное максимальное значение около 0.3-0.4, выше которого практически не поднимается. Это может объясняться необходимостью сохранения внутреннего объема, занимаемого протопластом, до самого конца дифференцировки трахеиды. Такое внутреннее ограничение приводит к усилению взаимосвязи $CWT(D)$ в последних клетках годичного кольца.

4.3. Отражение экстремальных по теплообеспеченности лет в анатомической структуре древесины хвойных

В настоящее время еще нет окончательной ясности, какой из двух факторов теплообеспечения в большей степени ограничивает рост деревьев в горных

экосистемах – длительность вегетационного сезона (сроки его начала и окончания) или теплообеспеченность в течение ксилогенеза (Bouriaud et al., 2005; King et al., 2013b; Jochner et al., 2018). В начале сезона более раннее наступление благоприятных для ксилогенеза температур приводит к увеличению длительности периода камбиальной активности (Gindl et al., 2000; Rossi et al., 2012). В конце вегетационного сезона снижение температур лимитирует в первую очередь процесс отложения органических веществ в структуре растения (Hoch et al., 2002; Hoch, Körner, 2003; Piper et al., 2006), приводя к подавлению утолщения клеточной стенки еще до того, как начинается ингибирование фотосинтеза. С другой стороны, в течение сезона скорость ростовых процессов (как формирования новых побегов и хвои, так и ксилогенеза в стволе) регулируется теплообеспеченностью, которую можно выразить через сумму активных температур. Сложность в разделении сигнала на длительность и теплообеспеченность вегетационного сезона в том, что эти климатические переменные взаимосвязаны. Поэтому в данном случае температурные экстремумы были рассмотрены в комплексе, путем сравнения трахеидограмм годовичных колец, сформированных в годы температурных экстремумов (сроков начала и окончания вегетационного сезона и его теплообеспеченности).

Для определения сроков перехода температур через определенные пороговые значения T_{thr} , ряды температур сгладили скользящей средней с шириной окна 21 день и шагом 1 день и на сглаженной кривой нашли первый и последний день $T > T_{thr}$ для каждого года (Рисунок 4.6). В исследовании влияния длительности и теплообеспеченности вегетационного сезона на анатомическую структуру хвойных вблизи от верхней границы леса были рассмотрены пороговые значения $+5^{\circ}\text{C}$ и $+8^{\circ}\text{C}$, так как пороговые температуры для ксилогенеза хвойных находятся в диапазоне $5-8^{\circ}\text{C}$ (Rossi et al., 2008a). Суммы активных температур выше T_{thr} рассчитали, суммируя все положительные значения $(T - T_{thr})$ за выявленные периоды.

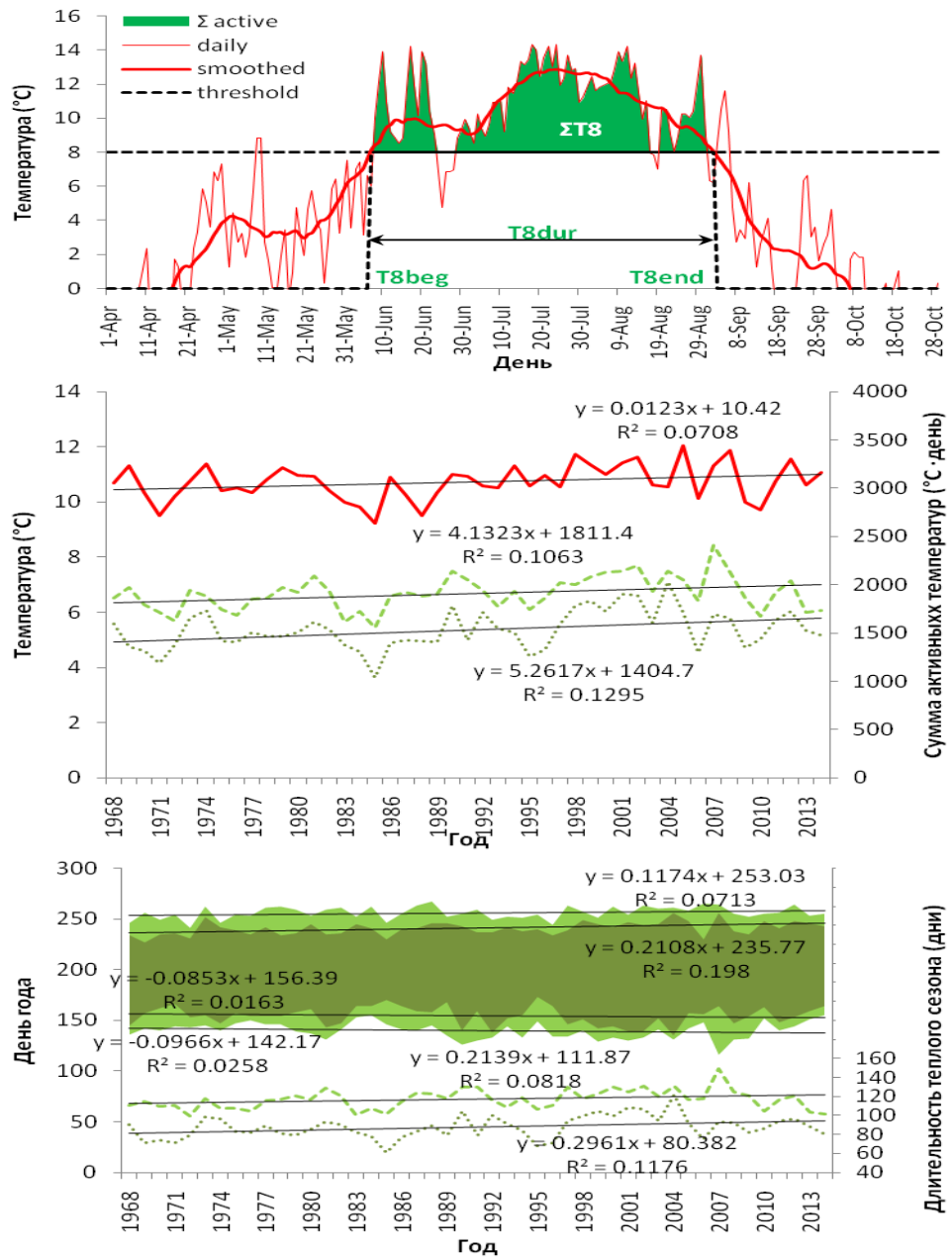


Рисунок 4.6. Показатели теплообеспеченности вегетационного сезона на участке ShB_1300N: а) Схема расчета климатических переменных на примере порогового значения температуры $T_{thr}=8^\circ\text{C}$ (штриховая горизонтальная линия); тонкая линия – суточные температуры, толстая линия – 21-дневная скользящая средняя; $T8_{beg}$ – начало периода $T>8^\circ\text{C}$; $T8_{end}$ – конец периода $T>8^\circ\text{C}$; $T8_{dur}$ – длительность периода $T>8^\circ\text{C}$; $\Sigma T8$ – сумма активных температур выше 8°C ; б) динамика летней температуры (сплошная линия), суммы активных температур выше 5°C (штриховая линия) и выше 8°C (пунктирная линия); в) динамика начала, конца и длительности периодов с $T>5^\circ\text{C}$ (светлый, штриховая линия) и $T>8^\circ\text{C}$ (темный, пунктирная линия)

В отличие от холодного сезона, температурные характеристики вегетационного сезона не претерпели резких изменений после строительства водохранилища и запуска ГЭС. Тем не менее, в них наблюдаются длительные тренды: летние температуры (с июня по август) повышаются в среднем на 0.12°C за декаду; сумма активных температур повышается на 4-5 градусо-суток за декаду в зависимости от выбора порогового значения температуры; каждую декаду вегетационный сезон начинается раньше на 0.8-1.0 день и заканчивается позднее на 1.2-2.1 дня (т.е. его длительность увеличивается на 2.1-3.0 дня).

Также стоит отметить, что наиболее экстремальные по теплообеспеченности годы распределены в рассматриваемом периоде неравномерно (Таблица 4.3). Экстремально холодный и короткий вегетационный сезон чаще наблюдался до окончания заполнения водохранилища (самые экстремальные годы – 1971, 1972, 1983, 1984, 1985), чем после (1995, 2014), и наоборот, наиболее длинные и теплые вегетационные сезоны зарегистрированы после заполнения водохранилища: 1990, 1998, 1999, 2001, 2002, 2004, 2007.

Характерный для континентального климата значительный диапазон колебаний температур приводит к почти двукратной разнице в теплообеспеченности между наиболее экстремальными годами, сроки вегетационного сезона имеют диапазон колебаний, достигающий 38-39 дней весной, 28-29 дней осенью и 50-61 дней по длительности.

Между рассматриваемыми температурными характеристиками и обобщенными анатомическими параметрами ранней, поздней древесины и годичного кольца значимых корреляций не выявлено. Однако в наиболее экстремальные по теплообеспеченности годы сходные отклонения в анатомической структуре годичных колец наблюдаются у всех трех видов (Рисунок 4.7). В экстремально холодные сезоны (Таблица 4.3) клетки формируются немного крупнее, но при этом имеют гораздо более тонкие стенки, в экстремально теплые – наоборот, трахеиды чуть мельче и имеют гораздо более толстые стенки. Значимые на уровне $p < 0.05$ различия наблюдаются в *CWT* на границе ранней и поздней древесины (в 6-10 нормированных позициях клеток

ели, 7-14 – сосны, 11-12 – кедра), различие в D менее устойчиво (9-11 клетки ели, 4 и 12 – сосны, 1 и 6 – кедра).

Таблица 4.3

Годы наиболее экстремальных значений температурных переменных за период 1968-2014 (общий период для всех анатомических измерений)

Переменная	Низкая теплообеспеченность		Высокая теплообеспеченность	
	значения	годы*	значения	годы*
Летняя температура, T_{JJA} (°C)	9.2–9.8	<u>1985</u> , <u>1971</u> , 1988, 2010, <u>1984</u>	11.6–12.0	2005, 2008, <u>1998</u> , <u>2002</u> , 2012
Сумма активных температур (>8°C), ΣT_8 (градусо-сутки)	1040–1310	<u>1985</u> , <u>1971</u> , <u>1995</u> , 2006, 1970	1794–2036	<u>2004</u> , <u>2001</u> , <u>2002</u> , <u>1999</u> , <u>1998</u>
Сумма активных температур (>5°C), ΣT_5 (градусо-сутки)	1560–1690	<u>1985</u> , <u>1983</u> , <u>1972</u> , 2010, 1976	2040–2400	<u>2007</u> , <u>2002</u> , <u>2004</u> , 2000, <u>2001</u>
Начало периода >8°C, T_{8beg} (дата)	12–21 июн	<u>1995</u> , 1989, <u>1971</u> , <u>2014</u> , <u>1984</u>	14–19 мая	<u>2004</u> , 1992, <u>2001</u> , <u>2002</u> , <u>1990</u>
Конец периода >8°C, T_{8end} (дата)	14–21 авг	1969, 2006, <u>1985</u> , <u>1972</u> , 1968	4–12 сен	<u>2007</u> , <u>2004</u> , 1973, <u>1998</u> , 2010
Длительность периода >8°C, T_{8dur} (дни)	61–71	<u>1985</u> , <u>1995</u> , 1996, <u>1971</u> , 1969	104–122	<u>2004</u> , <u>2001</u> , <u>2002</u> , <u>1990</u> , <u>1999</u>
Начало периода >5°C, T_{5beg} (дата)	30 мая – 3 июн	<u>2014</u> , <u>1984</u> , <u>1983</u> , 2010, 2013	25 апр – 9 мая	<u>2007</u> , <u>1990</u> , <u>1999</u> , 1991, <u>2001</u>
Конец периода >5°C, T_{5end} (дата)	28 авг – 2 сен	<u>1972</u> , 1996, <u>1985</u> , 1968, 1974	19–23 сен	1988, 2006, <u>2007</u> , 2012, <u>2002</u>
Длительность периода >5°C, T_{5dur} (дни)	99–103	<u>1972</u> , <u>1983</u> , <u>1985</u> , <u>2014</u> , 2013	130–149	<u>2007</u> , <u>2002</u> , <u>2004</u> , 1997, 2000

* Пять лет в порядке убывания экстремальности. Выделены годы, когда наблюдались несколько экстремумов одной направленности

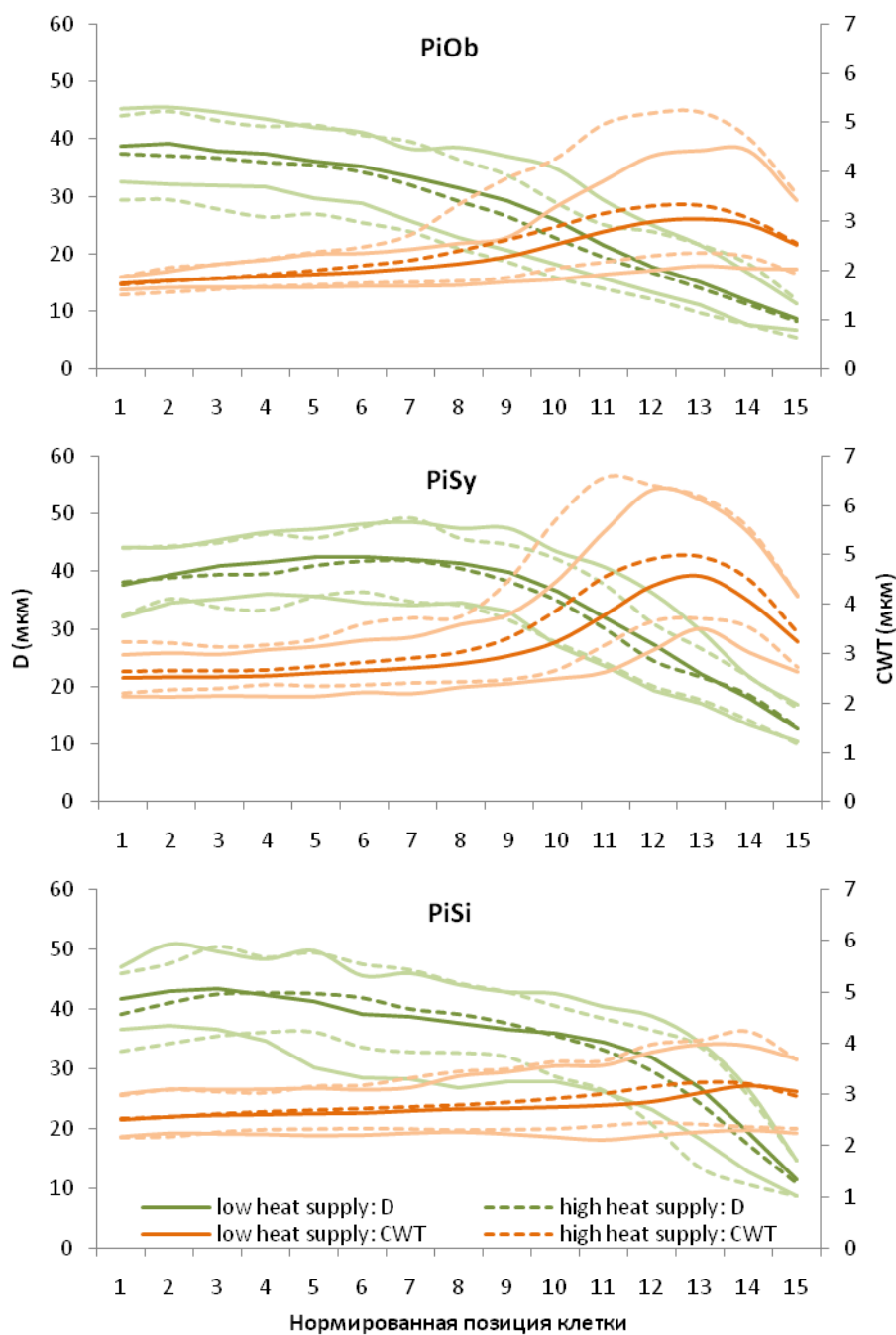


Рисунок 4.7. Нормированные трахеидограммы (*mean*, 5% и 95% процентиля) для лет с экстремально низкой (сплошные линии; 1971, 1972, 1983, 1984, 1985, 1995, 2014) и экстремально высокой теплообеспеченностью (штриховые линии; 1990, 1998, 1999, 2001, 2002, 2004, 2007)

Отсутствие значимых корреляций с температурными переменными в обобщенных анатомических параметрах может быть обусловлено несовпадением рассмотренных временных диапазонов (июнь-август, длительные периоды $T > 8^{\circ}\text{C}$

и $T > 5^{\circ}\text{C}$) с периодами фактической регуляции рассматриваемых параметров текущими климатическими колебаниями. В то же время, анализ трахеидограмм реперных лет показал более значимые результаты. В первую очередь экстремумы теплообеспеченности и длительности вегетационного сезона сказываются на процессе отложения вторичной клеточной стенки, однако их влияние тормозится в типичной ранней древесине (требованиями к гидравлической структуре через внутреннюю регуляцию) и в последних клетках годичного кольца (ограничение по минимально необходимому объему полости клетки). Неожиданная обратная реакция радиального размера клеток (формирование более крупных клеток в условиях короткого и холодного сезона) может быть связана с тем, что результат растяжения клеток зависит от его длительности в большей степени, чем от скорости (Denne, 1972; Anfodillo et al., 2012; Cuny, 2013), а повышение доступности питательных веществ при более высоких температурах стимулирует более быстрый переход от растяжения клетки к утолщению стенки (Carteni et al., 2018). Кроме того, уменьшение радиального размера и увеличение толщины клеточной стенки в середине годичного кольца можно трактовать как увеличение доли поздней древесины, которое может быть обусловлено более ранним завершением первичного роста. Эту гипотезу поддерживают наблюдения в заповеднике «Столбы», связывающие региональные тренды потепления с не только более ранним, но и более быстрым разворачиванием листвы исследуемых видов хвойных (Овчинникова и др., 2011; Ovaskainen et al., 2020).

4.4. Выводы по главе

1. В условиях высокогорных лесов анатомическую структуру ранней древесины хвойных обуславливают требования к гидравлической архитектуре и механической прочности, обусловленные общими условиями местообитания. Эта структура устойчива вне зависимости от регионального тренда потепления климата, возможно, вследствие преобладания повышения зимних температур.

2. Доля поздней древесины и выраженность увеличения толщины клеточной стенки в этой зоне годичного кольца видоспецифичны, вероятно, за

счет различий в фенологии и конкуренции за синтезируемые питательные вещества между ростом хвои и побегов и вторичным ростом. Это обуславливает уменьшение доли поздней древесины и максимальных и средних значений толщины клеточной стенки в этой зоне годичного кольца в ряду сосна – ель – кедр, где кедр имеет большую массу хвои и более длительный интервал роста побегов.

3. В условиях района исследования выявлены значимые изменения в анатомической структуре всех трех исследуемых видов в годы, экстремальные по длительности (ранний старт и/или позднее завершение ксилогенеза) и по теплообеспеченности (суммы активных температур) вегетационного сезона: положительная зависимость толщины клеточной стенки и отрицательная – радиального размера клеток от обоих температурных факторов. Разделить влияние этих факторов на анатомическую структуру хвойных на данном этапе исследования оказалось затруднительно, т.к. большая часть экстремальных лет характеризуется изменениями и длительности, и теплообеспеченности.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ПОТЕПЛЕНИЯ НА АККУМУЛИРОВАНИЕ ДРЕВЕСНОГО ВЕЩЕСТВА (УГЛЕРОДА) В СТЕНКАХ ТРАХЕИД ЕЛИ СИБИРСКОЙ ВДОЛЬ ВЫСОТНОГО ТРАНСЕКТА

В данной главе рассмотрены параметры анатомической структуры годичных колец ели сибирской, произрастающей на разных высотах в окрестностях плотины Саяно-Шушенской ГЭС (участки ShB_500N, ShB_1000N и ShB_1300N на хр. Борус Западных Саян), т.е. в условиях более быстрого и резкого изменения климата по сравнению с региональными и тем более глобальными трендами (см. п. 2.1.1). Внимание сосредоточено на тех изменениях в анатомической структуре, которые: а) показывают четкий отклик на потепление; б) более детально отражают изменение климатических показателей для периодов до и после строительства плотины; в) основаны на базовых анатомических параметрах (радиальный размер клеток и толщина клеточной стенки), отражающих изменения в процессе формирования ксилемы; г) позволяют оценить влияние потепления на аккумуляцию древесной массы в стенках трахеид.

Для этого были проанализированы трахеидограммы радиального размера клеток и толщины их стенок, а также длительные хронологии обобщенных параметров анатомической структуры древесины ели: максимальная толщина клеточной стенки (в поздней древесине), суммарная площадь клеточной стенки в нормированном радиальном ряду трахеид и средняя плотность древесины. Характеристики содержания общего внешнего сигнала в использованных клеточных хронологиях приведены в Таблице 5.1. Несмотря на относительно низкие значения этих характеристик, хронологии имеют значимые корреляции с отдельными климатическими факторами, что позволяет использовать их в данном исследовании

Статистические характеристики локальных хронологий анатомических параметров

Параметр	Участок	$r\text{-bar}$	EPS
CWT_{max}	ShB_1300N	0.290	0.671
	ShB_1000N	0.345	0.729
	ShB_500N	0.190	0.539
ΣCWA	ShB_1300N	0.341	0.721
	ShB_1000N	0.414	0.780
	ShB_500N	0.182	0.526
ρ_{mean}	ShB_1300N	0.468	0.815
	ShB_1000N	0.350	0.729
	ShB_500N	0.219	0.584

5.1. Реакция структуры годовых колец ели на изменение локального климата

Поскольку наиболее резкий скачок в локальном климате произошел при запуске ГЭС в 1980 г., для выявления реакции анатомической структуры ели на это изменение было проведено сравнение усредненных нормированных трахеидограмм за два подпериода (до и после 1980 г.). На всех высотах во втором подпериоде наблюдалось увеличение размера клеток ранней древесины, наиболее выраженное на участке ShB_500N (Рисунок 5.1). Толщина клеточной стенки в ранней и особенно в поздней древесине увеличилась на двух верхних участках. Что касается производных анатомических характеристик, в середине ареала и на верхнем пределе произрастания ели площадь стенки значимо возросла в большей части годового кольца, а на нижнем пределе произрастания – 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 произошло уменьшение плотности в большей части кольца.

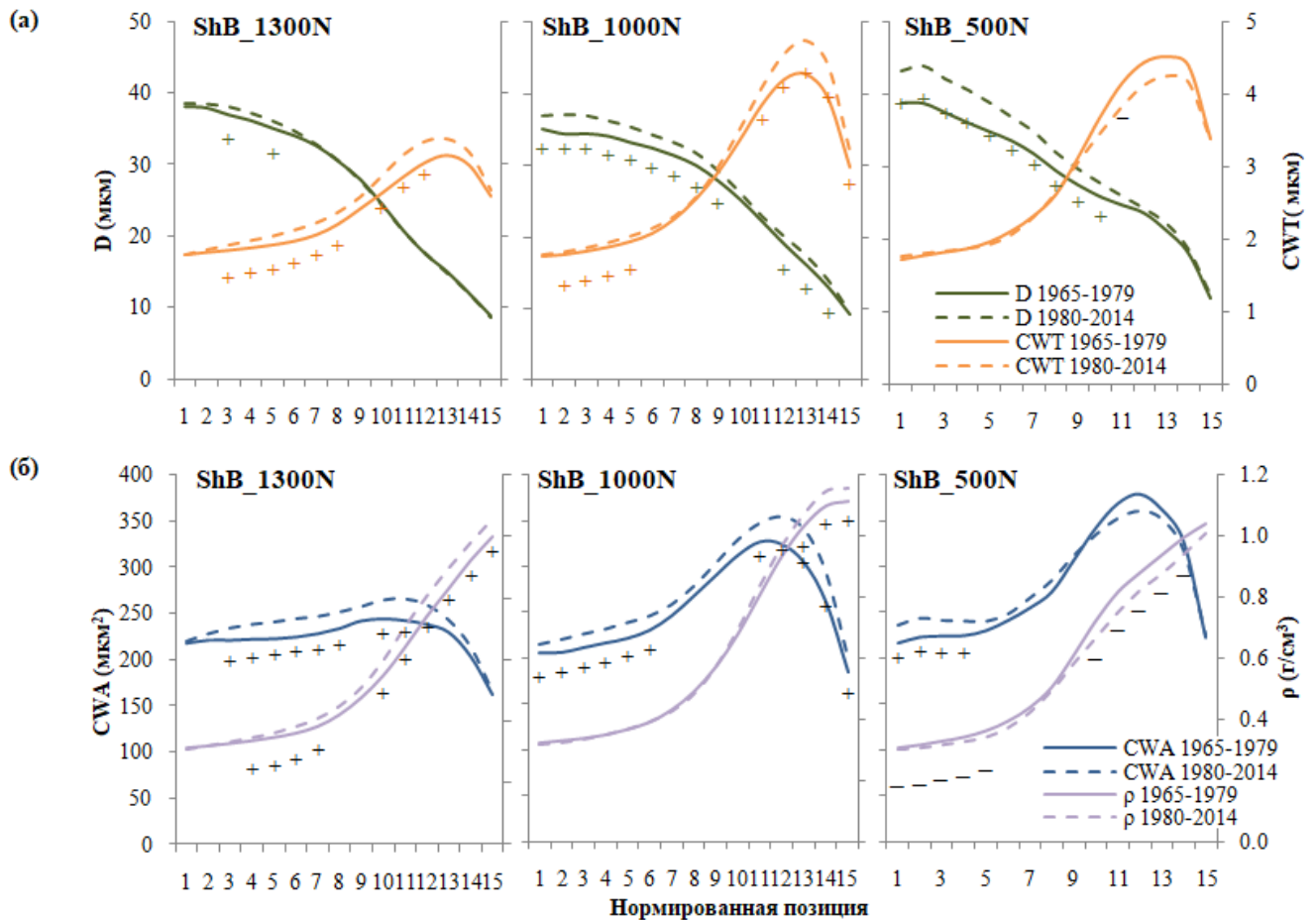


Рисунок 5.1. Нормированные трахеидограммы, усредненные за подпериоды 1965-1979 гг. и 1980-2014 гг.: а) базовые параметры – D и CWT ; б) производные параметры – CWA и ρ . Знаками “+” и “–” отмечены различия средних значений анатомических параметров между подпериодами, значимые на уровне $p < 0.05$, в соответствии с направлением изменений

Высотный градиент температур приводит к тому, что на верхнем пределе произрастания ели толщина и площадь клеточной стенки при переходе к поздней древесине увеличиваются существенно меньше, чем в других частях ареала. Наиболее вероятная причина такого явления – низкая теплообеспеченность в течение всего сезона роста, ограничивающая скорость ростовых процессов, т.е. отложения клеточной стенки. Аргументом в пользу данного предположения является то, что размер трахеид, формирующийся в результате менее ресурсозатратного процесса растяжения (Cuny et al., 2015), при снижении температур с высотой страдает в меньшей степени. С другой стороны, отсутствие

значимых различий в толщине и площади клеточной стенки между участками ShB_1000N и ShB_500N косвенно свидетельствует о том, что в нижней части трансекта отложение вторичной стенки достигает пределов, обусловленных внутренними физиологическими и генетическими ограничениями (генетически обусловленной структурой древесины, обеспечивающей баланс между эффективностью и безопасностью водопроведения, между структурной прочностью и доступностью ресурсов; геометрическое ограничение отложения стенки $CWT < D / 2$ и пр.). Также следует учесть, что на нижней границе ареала рост ели может также испытывать лимитирование водообеспеченностью (см. климатический отклик радиального прироста ели на этих же участках в работе Babushkina et al., 2018), опять-таки ограничивая в первую очередь наиболее ресурсозатратный процесс – отложение вторичной стенки.

Изменение локального климата плотиной водохранилища привело к сдвигам в анатомической структуре древесины ели, имеющим как общую для всех высот составляющую, так и отчетливые высотные градиенты. На верхней границе леса наблюдается увеличение как размера трахеид, так толщины их стенки. Наличие реакции в ранней древесине указывает на положительную роль не только более позднего конца вегетации, но и более раннего ее начала. Однако даже в изменившихся условиях площадь отложенной клеточной стенки в поздней древесине не намного выше, чем в ранней, вследствие сильного лимитирования этого процесса температурой. Положительное влияние потепления на радиальный размер трахеид усиливается вниз по всему трансекту, в то время как процесс отложения стенки температура стимулирует только до определенного предела, по всей видимости, внутреннего – физиологического (сохранение эффективности водопроведения) или генетического. Однако, поскольку большее количество отложенного древесного вещества распределяется по большему периметру клетки, это приводит к тому, что толщина стенки возрастает в меньшей степени, чем ее площадь. В результате значительный высотный градиент наблюдается во влиянии потепления на плотность древесины. Таким образом, в анатомической структуре древесины и ее динамике вдоль высотного трансекта отражается как

обусловленная высотными климатическими градиентами смена лимитирующего фактора, так и внутренние ограничения изменчивости клеточных параметров.

Формирование годичного слоя древесины ели является результатом процесса дифференциации трахеид, проходящего в три этапа – деление клеток в камбиальной зоне, их растяжение и отложение клеточной стенки (Рисунок 5.2). Последний этап не только является наиболее длительным, но в течение него происходит наибольшее накопление древесной массы (Cuny et al., 2015). Как показали ранние исследования на верхней и северной границах леса, градиенты снижения температуры в этих условиях сопровождаются повышением концентрации углеводов и жиров в тканях деревьев (Skre, 1993; Körner, 2003; Mäenpää et al., 2001; Hättenschwiler et al., 2002), что согласуется с утверждением, что фотосинтез имеет более низкую критическую температуру, чем ростовые процессы: фотосинтез активируется при температурах $+2-3^{\circ}\text{C}$ (Суворова и др., 2005, 2011), а для ксилогенеза критические температуры $+5-8^{\circ}\text{C}$ (Rossi et al., 2008a). Ель как вечнозеленый вид имеет возможность начать активный фотосинтез в хвое прошлых лет до начала сезона роста, и следовательно может покрывать потребности растения в строительном материале с самого начала камбиальной активности, исключая лимитирование по доступности углерода. Как показало обобщение, сделанное К. Кёрнером (Körner, 2003), сходные закономерности (превышение потенциальной мощности фотосинтеза над потребностями растения в фотоассимилятах для роста) при современных концентрациях углекислого газа в атмосфере наблюдаются практически во всем спектре условий произрастания древесных растений. Таким образом, лимитирование температурой роста дерева осуществляется не через ограничение скорости фотосинтеза и количества синтезируемых углеводов, а напрямую регулируя интенсивность ростовых процессов – формирования дифференцирующихся клеток (Cavieres et al., 2000; Hoch et al., 2002; Hoch, Körner, 2003; Körner, Paulsen, 2004; Piper et al., 2006; Alvarez-Uria, Körner, 2007). А фотосинтез при этом регулируется процессами обратной связи, т.е. тормозится из-за высокой концентрации продуктов синтеза (Körner, 2003).

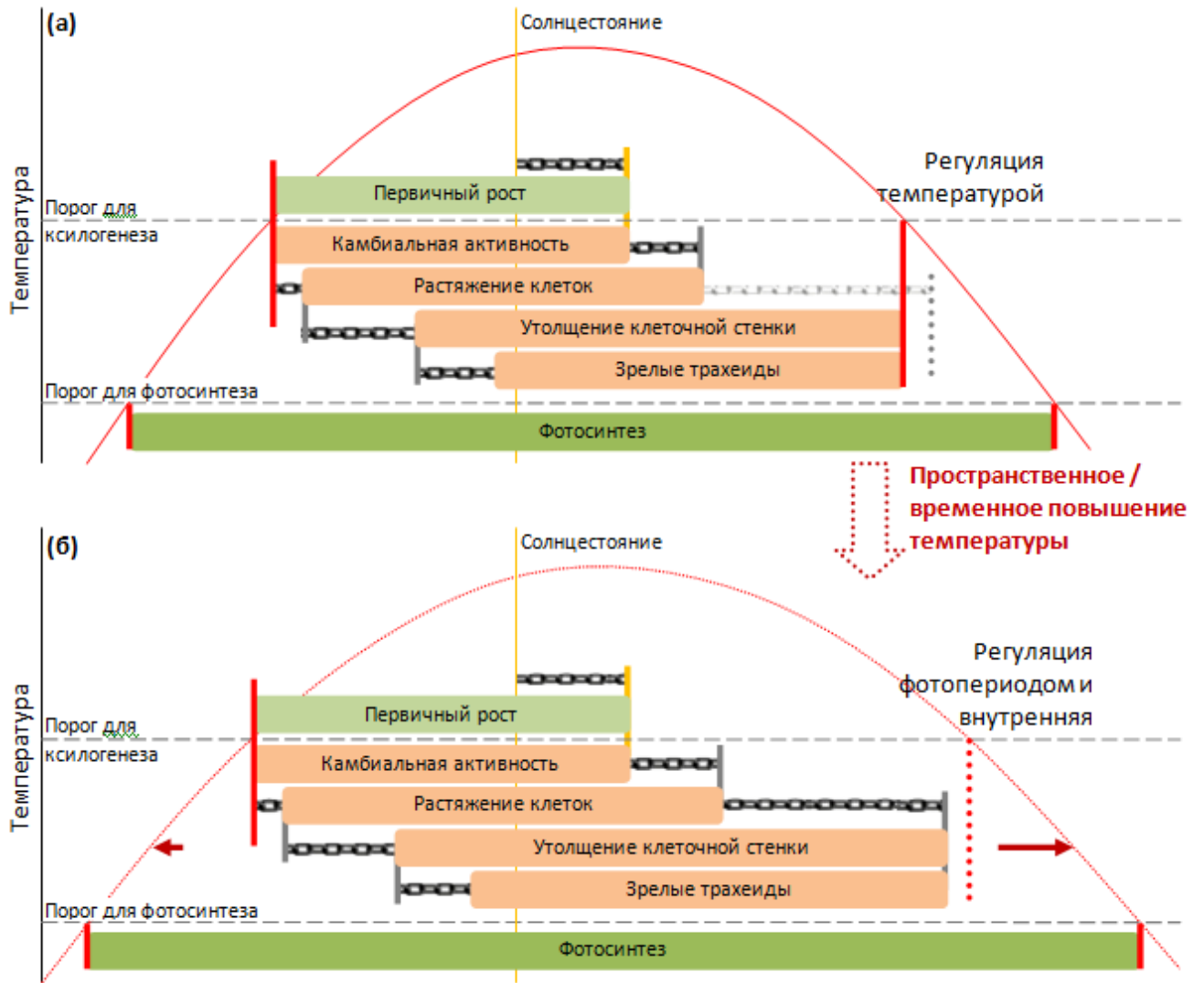


Рисунок 5.2. Возможная схема фенологии роста ели (вечнозеленый хвойный вид) с двумя различными механизмами его регуляции в конце сезона: а) «экстренное» прекращение вторичного роста при падении температуры; б) «нормальное» завершение вторичного роста, регулируемое внутренне после уменьшения длины светового дня. Цепи – временные интервалы, определяемые внутренними факторами; толстые вертикальные линии – даты начала и окончания фотосинтеза и ростовых процессов, регулируемые фотопериодом (желтый), температурой (красный) или внутренними факторами (серый); стрелки – направление изменения температуры между рассматриваемыми случаями

5.2. Реакция максимальной толщины клеточной стенки ели на температуры конца сезона и дату окончания сезона роста

Сочетание гистерезиса, смягчения континентальности климата и преимущественно зимнего потепления приводит к тому, что при стабильных летних температурах наблюдается увеличение длительности вегетационного сезона, более выраженное осенью. При этом на верхней границе леса значимое увеличение теплообеспеченности (повышение температур) наблюдается только в самом начале и конце вегетационного сезона (так как сам этот сезон короткий и приходится на наиболее стабильные температуры), и во влиянии климатической динамики на рост деревьев следует ожидать преобладание изменения сезонности. По мере спуска к плотине вегетационный сезон и весной, и особенно осенью распространяется на временные интервалы, для которых уже характерно существенное потепление, поэтому следует ожидать реакции роста деревьев как на изменение сезонности, так и на увеличение теплообеспеченности в начале и конце сезона. Для анализа этой реакции в данном исследовании использовали корреляции локальных хронологий CWT_{max} со скользящими рядами температуры и с датами ее перехода через определенные пороговые значения.

При использовании скользящих усредненных рядов климатических переменных для детального анализа взаимосвязей между климатом и ростом растений возникает методологический вопрос о выборе ширины окна W для периода усреднения. Например, ранее были успешно использованы $W = 10-21$ день для анализа корреляций климатических переменных с хронологиями TRW и анатомических характеристик хвойных (Arzac et al., 2018; Babushkina et al., 2018, 2019; Belokopytova et al., 2019).

Для того чтобы выявить наиболее подходящую ширину окна в данном конкретном случае, был проведен сплошной перебор $W = 1...25$ дней, и для каждого W рассчитали корреляции между CWT_{max} и скользящими усредненными рядами T в августе – сентябре (Рисунок 4.2).

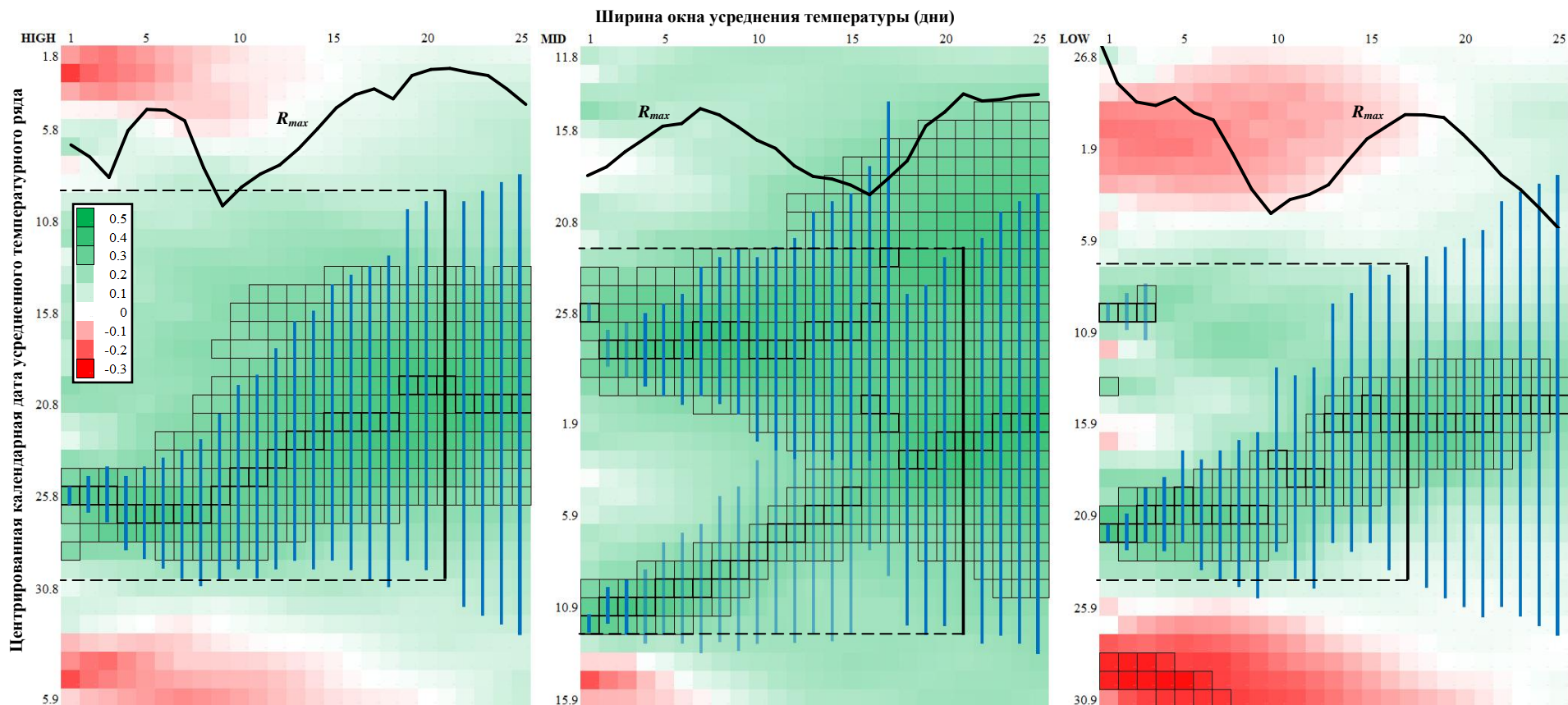


Рисунок 5.3. Корреляции хронологий CWT_{max} на участках ShB_1300N, ShB_1000N, ShB_500N (слева направо) с рядами температур, полученными при усреднении скользящей средней с окном $W=1..25$ дней. Корреляции, значимые на уровне $p<0.05$, отмечены рамками (\square). Максимумы корреляции R_{max} для каждого W отмечены более толстыми рамками и вертикальными линиями, охватывающими календарный период усреднения соответствующего ряда температуры.

Черная кривая – функция $R_{max}(W)$, максимальное значение R_{max} отмечено черной вертикальной линией, а соответствующий календарный период – штриховыми горизонтальными линиями

Анализ коэффициентов корреляции показал, что на участках ShB_1300N и ShB_1000N наилучшие результаты дает использованная в предыдущем исследовании ширина окна $W = 21$ день (Таблица 5.2). Также следует отметить, что именно в рамках выявленных периодов максимального влияния температуры на CWT_{max} высокие корреляции наблюдаются и при меньшей ширине окна (участки между штриховыми линиями на диаграммах). Однако на участке ShB_500N максимум корреляций достигается при $W = 17$ дней, при этом сами взаимосвязи слабее, чем на двух других участках.

Таблица 5.2

Максимальные корреляции между локальными хронологиями CWT_{max} и скользящими рядами температур

Участок	R_{max}^*	W^{**}	Период (дата / день года)		
			начало	середина	конец
ShB_1300N	0.378	21	9 авг / 221	19 авг / 231	29 авг / 241
ShB_1000N	0.393	21	22 авг / 235	1 сен / 245	11 сен / 255
ShB_500N	0.312 (0.291)	17 (21)	7 сен / 251 (5 сен / 249)	15 сен / 259	23 сен / 267 (25 сен / 269)

* Все корреляции значимы на уровне $p < 0.05$.

** На участке ShB_500N приведены значения не только для локального максимального значения R_{max} при $W = 17$ дней, но и для $W = 21$ день. Все дальнейшие расчеты проводили для $W = 21$ день

Корреляции для скользящих усредненных 21-дневных рядов температуры показаны на Рисунке 5.4. На участках сбора материала ShB_1300N, ShB_1000N и ShB_500N максимумы корреляций наблюдаются соответственно 19 августа (т.е. для периода 9–29 августа, $r = 0.378$), 1 сентября (22 августа – 11 сентября, $r = 0.393$) и 15 сентября (5–25 сентября, $r = 0.291$).

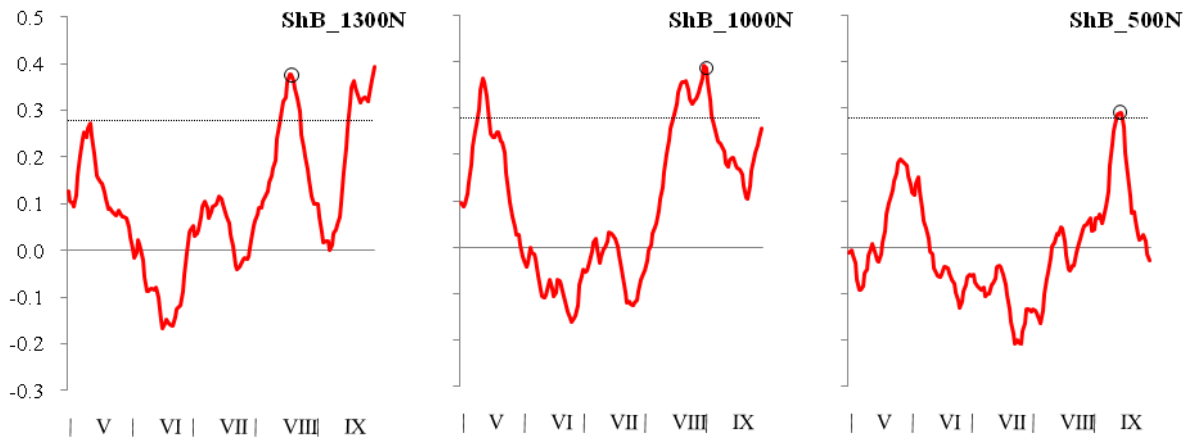


Рисунок 5.4. Корреляции между локальными хронологиями CWT_{max} и 21-дневными скользящими рядами температуры с мая по сентябрь. Маркерами отмечены максимальные корреляции; пунктирные линии – порог уровня значимости $p = 0.05$

В связи с отсутствием длительных инструментальных наблюдений температуры на разных высотах в районе исследования, при анализе дендроклиматических корреляций температуры для каждого участка пересчитали с учетом его средней высоты и скорости падения температуры с высотой. Фактическая скорость падения температуры воздуха с высотой в горах может варьировать в зависимости от ландшафта (например, конфигурация и ориентация склона, обусловленное ими преимущественное направление ветра и пр.) и времени года (Maurer et al., 2002; Hamlet, Lettenmaier, 2005; Chae et al., 2012; Wyruch et al., 2018). Поэтому при анализе хода температур на высотном трансекте при наличии длительных данных только одной метеостанции необходима проверка величины этой скорости для данных условий.

Мы предположили, что в связи с регуляцией длительности сезона роста температурой, формирование наиболее толстостенных трахеид в пределах одной популяции должно наблюдаться при сходных температурах независимо от высоты. Для открытого воздуха средняя величина падения температуры с высотой составляет $\Delta T_{100} = -0.65^\circ\text{C} / 100 \text{ м}$, эту величину взяли за исходную. В сезонную динамику температуры метеостанции Черемушки, сглаженную 21-дневной

скользящей средней и усредненную за период анатомических измерений 1965-2014, внесли поправки, соответствующие разности высот между метеостанцией и участками сбора материала:

$$\Delta T_{\text{LOW}} = -0.65 \cdot (520 - 330) = -1.24^{\circ}\text{C};$$

$$\Delta T_{\text{MID}} = -0.65 \cdot (960 - 330) = -4.10^{\circ}\text{C};$$

$$\Delta T_{\text{HIGH}} = -0.65 \cdot (1320 - 330) = -6.44^{\circ}\text{C}.$$

Верификация была проведена путем сравнения температур в начале, середине и конце периода максимальной корреляции CWT_{max} и T на разных высотах (Рисунок 5.5, Таблица 5.3). Поскольку при этом не были выявлены значимые высотные градиенты, величина $\Delta T_{100} = -0.65^{\circ}\text{C} / 100 \text{ м}$ подтверждается для выбранного трансекта.

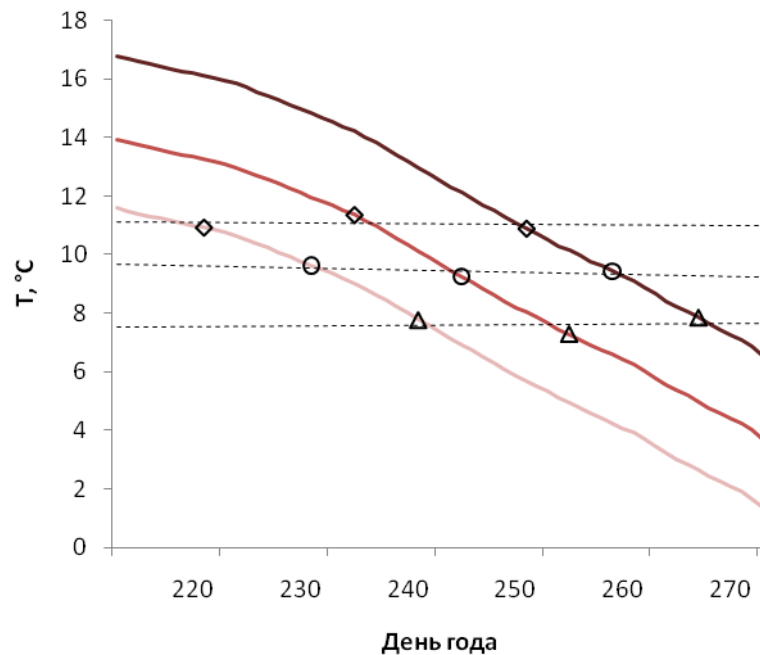


Рисунок 4.4. Динамика температуры августа-сентября на участках ShB_500N (темная линия), ShB_1000N (средняя линия), ShB_1300N (светлая линия), усредненная за период 1965-2014 гг. Маркерами отмечены начало (ромбы), середина (круги) и конец (треугольники) периода, критического для формирования CWT_{max} на каждом участке. Штриховые линии – линейные регрессии для температур этих фенологических дат, их углы наклона не отличаются от 0 на уровне значимости $p < 0.05$

Температура на участках сбора материала ($mean \pm SD$) в течение 21-дневного периода, критического для формирования CWT_{max} на каждом участке

Участок	Температура T ($^{\circ}C$)			
	суточная в дни			средняя за весь период
	начала	середины	окончания	
ShB_1300N	11.0 ± 2.9	10.2 ± 2.8	7.7 ± 3.0	9.6 ± 1.2
ShB_1000N	11.8 ± 2.8	9.5 ± 3.2	7.7 ± 3.3	9.5 ± 1.5
ShB_500N	11.0 ± 3.5	9.3 ± 2.9	7.7 ± 3.5	9.6 ± 1.5

Следует отметить, что средняя температура периода максимальных корреляций составляет $9.5-9.6^{\circ}C$. Учитывая эти оценки, анализ дат перехода температуры через определенный порог проводили для пороговых температур $T_{thr} = 8.5-10.5^{\circ}C$ с шагом $0.5^{\circ}C$. Ряды дат перехода получали разными методами и коррелировали с CWT_{max} (Таблица 5.4). Широко используемая в США методика оценки перехода температуры через порог по последнему появлению $T < T_{thr}$ весной и первому появлению $T > T_{thr}$ осенью (Pedlar et al., 2015) в данном случае неприменима, поскольку в условиях участка ShB_1300N суточные температуры даже в наиболее теплом месяце (июль) могут в отдельные дни опускаться до $4-9^{\circ}C$. Поэтому использовали официальные методики, используемые в Великобритании (Frich et al., 2002), России (РД-52.33.725-2010), а также оценку даты перехода по рядам температуры, усредненным 21-дневной скользящей средней (последний день сглаженной температуры выше порога, ср. Christidis et al., 2007).

На двух участках из трех наилучшие корреляции с CWT_{max} имеет динамика перехода температур через порог $9.5^{\circ}C$, рассчитанная по Российской методике: $r = 0.294, 0.340, 0.142$ на участках ShB_1300N, ShB_1000N и ShB_500N соответственно. Следует отметить, что среднемноголетняя дата этого перехода на 1–2 дня отстает от середины периода максимального влияния температуры на

CWT_{max} . Также средняя температура этого периода на всех участках близка к 9.5°C .

Таблица 5.4

Даты перехода температуры через пороговые значения T_{thr} , рассчитанные различными методами, и их корреляции с CWT_{max}

Участок	T_{thr} , °C	Дата перехода осенью, рассчитанная как		
		последний день $\text{Av}_{21}T > T_{thr}$	день перед первым 5- дневным периодом $T < T_{thr}$	по официальной Российской методике*
ShB_1300N	10.5	224 ± 11 / 0.218	227 ± 12 / 0.018	225 ± 11 / 0.238
	10.0	229 ± 9 / 0.189	230 ± 10 / 0.130	228 ± 10 / 0.260
	9.5	232 ± 8 / 0.231	232 ± 10 / 0.148	233 ± 10 / 0.294
	9.0	235 ± 7 / 0.289	235 ± 8 / 0.178	235 ± 9 / 0.199
	8.5	237 ± 7 / 0.281	237 ± 7 / 0.145	238 ± 8 / 0.091
ShB_1000N	10.5	239 ± 7 / 0.274	240 ± 9 / 0.197	239 ± 8 / 0.114
	10.0	242 ± 7 / 0.170	243 ± 9 / 0.056	243 ± 8 / 0.268
	9.5	245 ± 7 / 0.266	247 ± 10 / 0.026	246 ± 8 / 0.340
	9.0	247 ± 7 / 0.284	248 ± 10 / 0.071	248 ± 8 / 0.340
	8.5	249 ± 7 / 0.207	251 ± 10 / 0.130	251 ± 9 / 0.250
ShB_500N	10.5	253 ± 7 / 0.110	255 ± 11 / 0.278	257 ± 9 / 0.059
	10.0	256 ± 7 / 0.172	258 ± 11 / 0.190	259 ± 9 / 0.092
	9.5	259 ± 7 / 0.112	259 ± 10 / 0.126	261 ± 9 / 0.142
	9.0	262 ± 7 / 0.140	262 ± 10 / 0.086	264 ± 10 / 0.173
	8.5	264 ± 8 / 0.103	264 ± 11 / 0.143	267 ± 9 / 0.251

Числитель – диапазон колебаний даты перехода ($mean \pm SD$; дни года); знаменатель – коэффициент корреляции с CWT_{max} . Выделены значимые корреляции на уровне $p < 0.05$.

* Первый день первого периода $T < T_{thr}$, для которого $\sum |T - T_{thr}|$ превышает соответствующие суммы для всех последующих периодов $T > T_{thr}$.

Таким образом, при детальном дендроклиматическом анализе в конце сезона средняя температура периода, для которого наблюдаются максимальные корреляции с хронологией той или иной характеристики годичного кольца, может быть использована в качестве оценки температурного порога, регулирующего соответствующий физиологический процесс.

При использовании Российской методики получения рядов дат перехода, их стандартные отклонения составляют 7.7–10.7 дней. Следовательно, в данном исследовании даты перехода через 9.5°C колеблются в пределах полученного 21-дневного периода максимального влияния температуры не менее чем в 67% случаев.

5.3. Пространственно-временные закономерности в отложении вторичной клеточной стенки и регулирующих его климатических факторах

Зависимость отложения клеточной стенки от климата рассматривали, сопоставляя средние значения, длительные тренды и сравнивая подпериоды в измеренных локальных хронологиях *CWTmax* и производных анатомических параметрах (Рисунок 5.6, Таблица 5.5) и климатических переменных – средней температуры в течение 21-дневного периода, критического для формирования наиболее толстостенных клеток, и даты перехода температуры через порог +9.5°C.

На участках ShB_500N и ShB_1000N значения *CWTmax* сходные, а на участке ShB_1300N значимо ниже: 4.57 ± 0.45 , 4.61 ± 0.53 и 3.37 ± 0.34 мкм соответственно. По наличию значимых корреляций между хронологиями *CWTmax* разных участков картина обратная: хронологии участков ShB_1000N и ShB_1300N положительно коррелируют между собой ($r = 0.54$), а хронология ShB_500N не имеет с ними значимых корреляций ($r = -0.01 \dots 0.02$). Что касается климатической динамики, участок ShB_500N характеризуется менее выраженным потеплением конца сезона роста по сравнению с участками ShB_1000N и ShB_1300N, что выражается в длительных трендах и средних значениях до и после 1980 года как для критических температур, так и для сроков окончания

сезона роста (даты перехода температур через порог $+9.5^{\circ}\text{C}$). Корреляции между рядами критических температур составляют 0.44-0.45 при сравнении соседних участков и 0.20 при сравнении ShB_500N и ShB_1300N, для даты перехода температур соответствующие корреляции составляют 0.39-0.46 и 0.17.

Вследствие высотного падения температур период формирования наиболее толстостенных трахеид также имеет высотный градиент, т.е. сдвигается на более ранние даты по мере увеличения высоты. Поэтому оба воздействующих на него климатических фактора имеют существенный временной сдвиг: период максимального влияния температуры на CWT_{max} сдвигается 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.

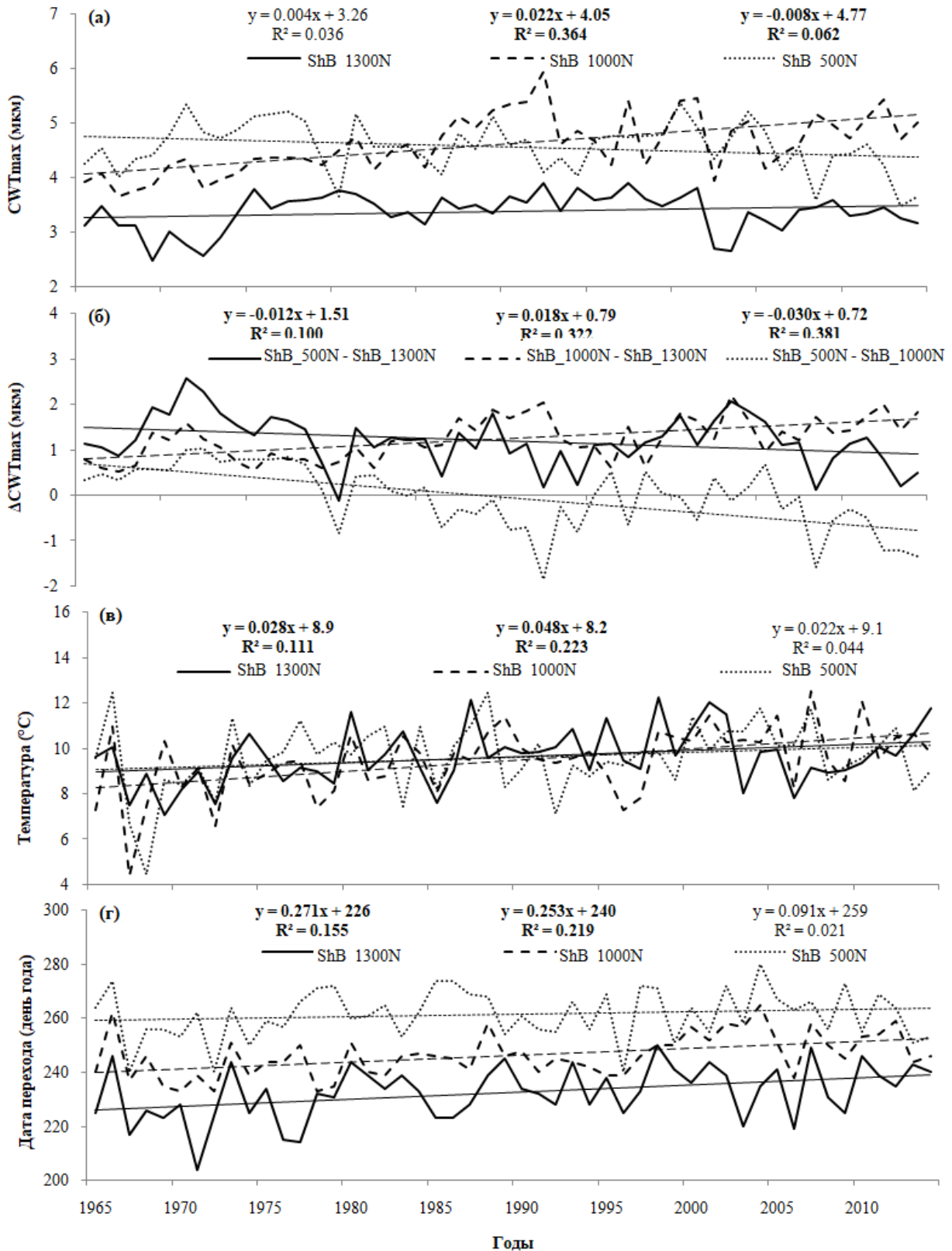


Рисунок 5.6. Длительные линейные тренды в (а) локальных хронологиях $CWTmax$; (б) разностях между ними; (в) средней температуре за период, критический для $CWTmax$; (г) дате перехода температур через порог $9.5^{\circ}C$. Выделены уравнения трендов, значимых на уровне $p < 0.05$

Анатомические параметры ели и климатические переменные ($mean \pm SD$) за подпериоды до и после 1980 г. и за весь период анатомических измерений

Участок	Период			Разница между под-периодами	
	1965-2014	1965-1979	1980-2014	значение	<i>p</i>
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
Разности локальных хронологий CWT_{max} (мкм)					
ShB_500N-ShB_1300N	1.20 ± 0.56	1.54 ± 0.51	1.05 ± 0.52	-0.49(-31.5%)	0.005
ShB_1000N-ShB_1300N	1.24 ± 0.45	0.90 ± 0.33	1.39 ± 0.42	+0.49(55.0%)	<0.001
ShB_500N-ShB_1000N	-0.04 ± 0.70	0.64 ± 0.26	-0.33 ± 0.62	-0.97(-152.0%)	<0.001
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
Средняя температура периода, критического для CWT_{max} (°C)					
ShB_1300N (9–29 авг)	9.6 ± 1.2	8.8 ± 1.0	10.0 ± 1.2	+1.2	0.002
ShB_1000N (22 авг–11 сен)	9.5 ± 1.5	8.4 ± 1.7	9.9 ± 1.2	+1.5	0.005
ShB_500N (5–25 сен)	9.6 ± 1.5	9.1 ± 2.0	9.8 ± 1.2	+0.7	0.244
Дата перехода температуры через порог 9.5°C (день года)					
ShB_1300N	233 ± 10	226 ± 11	235 ± 8	+9	0.006
ShB_1000N	246 ± 8	241 ± 8	248 ± 7	+7	0.010
ShB_500N	261 ± 9	259 ± 10	262 ± 9	+3	0.271

Таким образом, соответствующие усредненные 21-дневные ряды температур перекрываются только на 7-8 дней между соседними участками и

совсем не перекрываются между участками ShB_500N и ShB_1300N, что и приводит к снижению корреляций между соответствующими климатическими переменными. Положительная корреляция между участками ShB_500N и ShB_1300N может быть скорее отнесена к общему тренду потепления, чем к общности погодичных колебаний температуры. Этот сдвиг рядов температур отражается также и в корреляциях между локальными хронологиями *CWTmax*, т.е. падение корреляций между ними частично обусловлено временным сдвигом их формирования и различием колебаний регулирующих это формирование температур.

Что касается длительных трендов, возрастание *CWTmax* наиболее выражено на участке ShB_1000N в начале рассматриваемого периода, но практически останавливается после достижения тех же значений, что и на участке ShB_500N. На участке ShB_1300N прирост *CWTmax* идет медленно, значимое возрастание наблюдается при сравнении подпериодов, но длительный тренд не является значимым на уровне $p < 0.05$.

Разностные ряды между хронологиями *CWTmax* ели разных участков имеют значительно более выраженные изменения в связи с локальным изменением климата, чем сами локальные хронологии. Это видно как в длительных трендах, так и в изменениях средних значений, которые для разностных рядов составляют 31-152% от значений до запуска ГЭС. Количество отложенного древесного вещества, выраженного в суммарной площади клеточной стенки в нормированном радиальном ряду, возрастает на 6-7% на верхних двух участках, в то время как на участке ShB_500N его повышение незначимо и составляет только 1.5%. В плотности древесины высотные различия выражены еще сильнее: возрастание на 5.5% на участке ShB_1300N, на 1.5% на участке ShB_1000N и уменьшение на 6.5% на участке ShB_500N.

Начало ростовых процессов у ели в районе исследования определяется температурным порогом, т.к. даже на нижнем пределе произрастания, где влагообеспеченность минимальна, расположение ельника у ручья предотвращает задержку этого фенологического события недостатком влаги, отмечаемую в

семиаридных регионах (Ren et al., 2015, 2018; Ziaco et al., 2018). С другой стороны, у ели фенология формирования древесины регулируется и другими факторами, не связанными или косвенно связанными с температурой. Так, завершение первичного роста и камбиальной активности происходит под совместным воздействием фотопериода и внутренней регуляции (Rossi et al., 2009; Cooke et al., 2012). С другой стороны, для хвойных в умеренном и холодном климате выявлены тесные линейные взаимосвязи как между таймингом начала последовательных этапов дифференциации трахеид, так и между их длительностями (Rossi et al., 2013). 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 впадение деревьев в спячку может регулироваться двумя путями: при падении температуры ниже критического значения (Рисунок 5.2 а) или в связи с уменьшением фотопериода и естественным завершением ростовых процессов, которое регулируется внутренними факторами – концентрацией гормонов и экспрессией генов (Рисунок 5.2 б; ср. Tanino et al., 2010; Cooke et al., 2012; отсюда более слабые временные взаимосвязи в конце сезона, отмеченные Rossi et al., 2013). Очевидно, что чем короче сезон роста, тем больше вероятность срабатывания первого, «аварийного» механизма, которое приводит к формированию относительно тонкостенных клеток в поздней древесине (т.н. светлые кольца) и уменьшению накопления древесного вещества. Это соответствует нашим наблюдениям реакции *CWA* и *CWT* на температуры / даты конца сезона и форме их трахеидограмм не только на верхнем пределе произрастания ели в течение всего рассматриваемого периода, но и до некоторой степени в середине ее ареала, особенно до потепления климата. В нижней же части ареала ели длительность сезона роста, как правило, достаточна для «штатного» завершения формирования годичного кольца, что приводит к уменьшению реакции на температуру и особенно на дату ее перехода через критический порог. Следует отметить, что полученное нами пороговое значение 9.5°C относится скорее к температуре, при которой процессы начинают

тормозиться (т.к. является средним для 21-дневного периода), а остановка роста, скорее всего, происходит при температуре 7.7°C , наблюдающейся в конце этого периода, что находится в пределах обобщенной оценки для широкого спектра видов и условий роста хвойных (Rossi et al., 2008a).

Интересно, что CWT_{max} на участке ShB_500N практически не зависит от сезонности окончания роста, но все еще имеет значимую реакцию на температуру сентября. Это может объясняться тем, что интенсивность всех ростовых процессов, в том числе скорость отложения вещества клеточной стенки, находится под прямым воздействием теплообеспеченности в течение всего сезона независимо от его длительности во всем высотном ареале произрастания ели. Косвенным подтверждением этого предположения является возрастание как радиального размера клеток, так и общей площади клеточной стенки при потеплении климата на всех высотах, а также соответствующие высотные градиенты средних значений анатомических параметров и радиального прироста (Babushkina et al., 2018, 2019).

5.4. Оценка увеличения объема аккумулированного в клеточных стенках древесного вещества за счет прироста толщины клеточной стенки

В качестве исходных данных для расчетов суммарного увеличения биомассы за счет повышения плотности древесины были использованы таксационные показатели ели, полученные по данным Национального парка «Шушенский бор» на 2010 год. ShB_1300N (Таблица 5.6).

Средний радиальный прирост ели составляет 0.72, 0.99 и 2.25 мм на участках ShB_1300N, ShB_1000N и ShB_500N соответственно. Если принять в качестве примера средние радиусы ствола на участках по таксационным данным, получим площади поперечного сечения (basal area, BA) 314, 531 и 616 cm^2 . При этих исходных данных среднему радиальному приросту будет соответствовать годовой прирост площади сечения (basal area increment, BAI) 4.54, 8.12 и 19.95 cm^2 соответственно.

Таксационные данные по ели в смешанных древостоях

Участок	Площадь выдела (га)	Взрослые деревья ели		
		Объем древесины, (м ³)	Средний возраст (годы)	Средний диаметр (см)
ShB_1300N	29.7	119	150	20
ShB_1000N	37.7	792	200	26
ShB_500N	1.1	49	100	28

Суммарная площадь клеточной стенки была рассчитана для одного радиального ряда в нормированном годичном кольце, состоящем из 15 клеток (т.е. полоски шириной $DT = 27$ мкм и длиной $\Sigma D = 15 \cdot D_{min} \approx 0.4$ мм). Поэтому для оценки увеличения количества отложенного древесного вещества в различных пространственных масштабах необходим пересчет для фактических приростов и площадей. Сравнивая формирование анатомической структуры древесины в климатических условиях, характерных до и после 1980 года (т.е. пользуясь средними значениями ΣCWA для соответствующих подпериодов), получаем среднюю общую площадь стенок по всей окружности кольца 1.32, 2.68 и 6.51 см² при его формировании в условиях, существовавших до локального потепления, и 1.41, 2.86 и 6.61 см² при условиях, существующих после него. То есть не учитывая тренды в радиальном приросте, у среднего дерева для участка локальное изменение климата приводит к повышению общей площади клеточной стенки, формирующейся за год, на 0.08 см² на участке ShB_1300N, 0.18 см² на участке ShB_1000N и 0.10 см² на участке ShB_500N. Оценив по таксационным показателям объем древесины ели на единицу площади леса для каждого участка (4, 21 и 45 м³/га для ShB_1300N, ShB_1000N и ShB_500N) и скорость ее накопления (делением на средний возраст), получаем среднегодовое накопление 0.027, 0.105 и 0.445 м³/га древесины ели. При формировании этой древесины в условиях изменившегося климата этот объем содержит на 1650, 7101 и 6755 см³ древесного вещества больше, чем до потепления, т.е. на 2.5, 10.9 и 10.3 кг.

Как выявлено ранее, еловые древостои как целое в районе исследования характеризуются отсутствием резких массовых депрессий прироста и наличием разновозрастного здорового подроста как при воздействии на них только регионального климатического тренда, так и после локального потепления климата (Babushkina et al., 2018), что делает их стабильным стоком углерода. Однако результаты данного исследования показали, что динамика фиксации углерода, регистрируемая в радиальном приросте (т.е. продукции клеток), осложняется воздействием климатических изменений на более поздние этапы дифференцировки ксилемы, в первую очередь на отложение вторичной клеточной стенки, увеличение которого приводит к формированию более плотной древесины, «упаковывающей» большее количество углерода в тот же объем или площадь поперечного сечения. Поэтому основанные на радиальном приросте оценки прироста биомассы и депонирования углерода в лесных экосистемах могут быть уточнены, принимая во внимание изменчивость плотности древесины (Cuny et al., 2015). В нашем случае, прирост площади древесного вещества за счет потепляющего влияния водохранилища кажется мизерным в масштабе одного измеренного радиального ряда клеток, однако при масштабировании возрастание плотности древесины существенно увеличивает оценку массы аккумулированного углерода. Недавно было показано, что в последние десятилетия в северном полушарии, несмотря на более позднее окончание теплого сезона в связи с глобальным потеплением, осеннее повышение концентрации углекислого газа, наоборот, сдвигается на более ранние даты (Piao et al., 2008). Выявленная в этом исследовании закономерность позволяет предположить, что данное расхождение может быть обусловлено преобладанием (по площади и чистой продуктивности) лесов, для которых вследствие климатических условий (длительности теплого сезона) и фенологических особенностей преобладающих древесных видов характерно завершение вегетации, обусловленное фотопериодом или фиксированной длительностью сезона роста. В этом случае повышение осенних температур не сопровождается увеличением длительности ростовых процессов и отложения углерода в ксилеме, но стимулирует дыхание (потери углерода),

уменьшая вклад такого лесного массива в секвестрацию углерода. В то же время, для наиболее холодных бореальных и высокогорных лесов этот эффект осенней потери углерода сдерживается до тех пор, пока наступление температурного порога не сравняется с естественным окончанием роста, что увеличивает их роль в мировом углеродном балансе стремительно теплеющего мира.

5.5. Выводы по главе

1. Выявленные закономерности высотных градиентов в анатомической структуре древесины ели и ее реакции на потепление локального климата показали, что более раннее начало вегетационного сезона приводит к повышению интенсивности и, возможно, длительности ростовых процессов – как растяжения клеток, так и отложения древесного вещества в их стенке.

2. Повышение температур в конце лета – начале осени продляет сезон роста и увеличивает отложение углерода в наиболее толстостенных клетках поздней древесины только до определенного предела. При большей длительности теплого сезона, вероятно, начинает работать механизм завершения роста, индуцированного уменьшением фотопериода и внутренней гормональной и генетической регуляцией длительности этапов дифференцировки трахеид.

3. Повышение температуры во второй половине сезона приводит к увеличению толщины и площади стенок трахеид, значительно более выраженному для верхней части градиента, где рост деревьев лимитируется длительностью теплого сезона. Это показывает, что в горных лесах умеренного климатического пояса положительное влияние потепления на плотность древесины и накопление биомассы возрастает от предгорий к верхней границе леса.

4. Для верхней границы леса в районе исследования потепление климата обусловило наиболее выраженное увеличение толщины клеточной стенки в поздней древесине годовых колец ели, которое даже при постоянном радиальном приросте дает оценку увеличения аккумуляции древесного вещества (углерода) на величину до 7100 см³/га ежегодно.

ОСНОВНЫЕ 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. Несмотря на четкий тренд температуры в последние десятилетия в исследуемом регионе, 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 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 аккумулярования до на $7100 \text{ см}^3/\text{га}$ при условии постоянного радиального прироста.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алисов, Б. П. Климат СССР / Б. П. Алисов. – М. : Изд-во МГУ, 1956. – 128 с.

Бабарыкина, И. В. Экологические особенности сезонного роста побегов хвойных видов древесных растений в г. Омске / И. В. Бабарыкина, А. И. Григорьев // Омский научный вестник. – 2006. – Т. 4. – № 36. – С. 150-153.

Бабушкина, Е. А. Влияние климатических факторов на клеточную структуру годичных колец хвойных, произрастающих в различных топоэкологических условиях лесостепной зоны Хакасии / Е. А. Бабушкина, Е. А. Ваганов, П. П. Силкин // Журнал СФУ. Биология. – 2010. – Т. 3. – № 2. – С. 159-176.

Бабушкина, Е. А. Влияние климатических факторов и условий произрастания на изменчивость радиального прироста и структуры годичных колец : дисс. ... канд. биол. наук / Бабушкина Елена Анатольевна. – Красноярск, 2011. – 217 с.

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.

Бенькова, А. В. Моделирование сезонной динамики и погодичного фотосинтеза хвойных и связь с радиальным приростом (на примере сосны и лиственницы) / А. В. Бенькова, А. В. Шашкин // Строение, свойства и качество древесины : Мат-лы III междун. симп. – Петрозаводск : Изд-во ИЛ КарНЦ РАН, 2000. – С. 35-37.

Бенькова, В. Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы / Бенькова, В. Е., Бенькова, А. В. // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 28-36.

Брюханова, М. В. Влияние климатических факторов и резервных ассимилятов на радиальный прирост и соотношение изотопов углерода в годичных кольцах хвойных и лиственных пород деревьев / М. В. Брюханова, Е. А.

Ваганов, К. Вирт // Сибирский экологический журнал. – 2011. – Т. 18. – № 2. – С. 171-179.

Брюханова, М. В. Влияние погодных условий на анатомическую структуру годовичных колец лиственницы Гмелина на севере Средней Сибири / М. В. Брюханова, А. В. Кирдянов, И. В. Свидерская, Н. П. Почебыт // Лесоведение. – 2014. – № 4. – С. 36-40.

Ваганов, Е. А. Анализ роста дерева по структуре годовичных колец / Е. А. Ваганов, И. А. Терсков. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1977. – 94 с.

Ваганов, Е. А. Гистометрический анализ роста древесных растений / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин, И. В. Свидерская, Л. Г. Высоцкая. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1985. – 100 с.

Ваганов, Е. А. Реконструкция летней температуры воздуха в Восточной части Таймыра за последние 840 лет / Е. А. Ваганов, И. П. Панюшкина, М. М. Наурзбаев // Экология. – 1997. – Т. 6. – С. 403-407.

Ваганов, Е. А. Рост и структура годовичных колец хвойных / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин. – Новосибирск : Наука, 2000. – 232 с.

Ваганов, Е. А. Анатомия годовичных колец у прививок кедра сибирского / Е. А. Ваганов, Г. В. Кузнецова, В. И. Свистова, В. Б. Круглов // Лесоведение. – 2010. – № 3. – С. 59-70.

Велисевич, С. Н. Влияние климатических факторов на радиальный прирост кедра и лиственницы в экотопах с различной влажностью почвы на юге Западной Сибири / С. Н. Велисевич, О. В. Хуторной // Журнал СФУ. Биология. – 2009. – Т. 2. – № 1. – С. 117-132.

Воробьева, Н. А. Связь роста годовичного кольца и репродуктивной активности у кедра сибирского / Н. А. Воробьева, В. Н. Воробьев // Сибирский экологический журнал. – 1999. – Т. 2. – № 1. – С. 1-7.

Горошкевич, С. Н. О регуляции развития побегов кедра сибирского / С. Н. Горошкевич // Хвойные бореальной зоны. – 2006. – Т. 23. № 3. – С. 43-54.

Горошкевич, С. Н. Морфоструктура и развитие побегов у 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии: филогенетическая и климатическая интерпретация / С. Н. Горошкевич, А. Г. Попов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2009. – Т. 2. – № 1. – С. 54-80.

Гроздов, В. В. Дендрология / В. В. Гроздов. – М. : Гослесбуиздат, 1960. – 355 с.

Додуева, И. Е. Латеральные меристемы высших растений: фитогормональный и генетический контроль / И. Е. Додуева, М. С. Ганчева, М. А. Осипова, В. Е. Творогова, Л. А. Лутова // Физиология растений. – 2014. – Т. 61. – № 5. – С. 611-611.

Ирошников, А. И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедра сибирского / А. И. Ирошников // Кедровые леса Сибири. – Новосибирск, 1985. – С. 8-40.

Коропачинский, И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области / И. Ю. Коропачинский. – Новосибирск: Наука, 1975. – 290 с.

Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Азиатской России / И. Ю. Коропачинский, Т. Н. Встовская. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. – 707 с.

Космаков, И. В. Термический и ледовый режим в верхнем и нижнем бьефах высоконапорных гидроэлектростанций (на примере Красноярской и Саяно-Шушенской ГЭС) : дисс. ... канд. геогр. наук / Космаков Игорь Васильевич. – Красноярск, 2001. – 169 с.

Крылов, Г. В. Кедр / Г. В. Крылов, Н. К. Таланцев, Н. Ф. Козакова. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 216 с.

Кузнецова, Г. В. Изучение изменчивости у климатипов кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на юге Красноярского края / Г. В. Кузнецова // Хвойные Бореальной Зоны. – 2007. – Т. 24. – № 4-5. – С. 423-426.

Кузнецова, Г. В. Адаптация кедровых сосен *Pinus sibirica* Du Tour и *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. к различным экологическим факторам в местах их

тестирования / Г. В. Кузнецова, В. С. Грек // Сибирский лесной журнал. – 2016. – № 5. – С. 63-71.

Макунина, Н. И. Структура растительности степного и лесостепного поясов межгорных котловин Хакасии и Тувы / Н. И. Макунина // Растительный мир Азиатской России. – 2010. – № 2. – С. 50-57.

Макунина, Н.И. Ботанико-географическая характеристика лесостепи Алтае-Саянской горной области / Н. И. Макунина // Сибирский экологический журнал. – 2016. – № 3. – С. 405-413.

Малаховец, П. М. Эффективность создания культур ели в условиях Севера / П. М. Малаховец // Лесное хозяйство. – 1996. – № 1. – С. 34-35.

Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методическое пособие / С. Г. Шиятов, Е. А. Ваганов, А. В. Кирдянов, В. Б. Круглов, В. С. Мазепа, М. М. Наурзбаев, Р. М. Хантемиров – Красноярск : КрасГУ, 2000. – 80 с.

Морозов, Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. М. – Л.: Сельхозгиз, 1931. – 438 с.

Нестеров, В. Г. Вопросы современного лесоводства / В. Г. Нестеров. – М. : Сельхозгиз, 1961. – 369 с.

Овчинникова, Т. М. Анализ изменений сроков сезонных явлений у древесных растений заповедника Столбы в связи с климатическими факторами / Т. М. Овчинникова, В. А. Фомина, Е. Б. Андреева, Н. П. Должковая, В. Г. Суховольский // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. 28. – № 1-2. – С. 54-59.

Павлова, Е. В. Экологический каркас Южно-Минусинской котловины / Е. В. Павлова, М. Л. Махрова, Г. Ю. Ямских // Вестник Кемеровского государственного университета. – 2015. – Т. 2. – № 1(61). – С. 90-98.

Поварницын, В. А. Кедровые леса СССР / В. А. Поварницын. – Красноярск: Изд. СибЛТИ, 1944. – 220 с.

Поликарпов, Н. П. Темнохвойные леса северной части Западного Саяна / Н. П. Поликарпов, Д. И. Назимова // Лесоводственные исследования в лесах Сибири. Тр. Ин-та леса и древесины. Красноярск. – 1963. – Т. 57. – С. 103-147.

Поликарпов, Н. П. Климат и горные леса Южной Сибири / Н. П. Поликарпов, Н. М. Чебакова, Д. И. Назимова. – Новосибирск: Наука, 1986. – 226 с.

Попкова, М. И. Модифицированный алгоритм оценки радиальных размеров клеток в имитационной модели Ваганова-Шашкина / М. И. Попкова, И. И. Тычков, Е. А. Бабушкина, В. В. Шишов // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2015. – Т. 4. – № 8. – С. 495-513.

РД-52.33.725-2010. Методические указания по составлению агрометеорологического ежегодника для земледельческой зоны Российской Федерации. – Утв. 24.02.2010, Росгидромет. – Обнинск: ГУ «ВНИИГМИ-МЦД», 2010. – 142 с.

Свидерская, И. В. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных / И. В. Свидерская, В. Г. Суховольский, Е. Ю. Радостева, А. В. Кирдянов // Журнал СФУ. Биология. – 2011. – Т. 4. – № 2. – С. 183-196.

Силкин, П. П. Методы многопараметрического анализа структуры годичных колец хвойных / П. П. Силкин. – Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2010. – 335 с.

Севастьянов, В. В. Климат высокогорных районов Алтая и Саян / В. В. Севастьянов. – Томск: Типография ТПУ, 1998. – 202 с.

Смирнова, Н. И. Исследование связи строения ксилемы ствола с характеристикой устьичного аппарата на примере дуба монгольского и дуба черешчатого в контрастных условиях произрастания / Н. И. Смирнова, Е. А. Ваганов, И. Н. Павлов, Е. В. Калинина, А. А. Коротков // Хвойные бореальной зоны. – 2012. – Т. 29. – № 3-4. – С. 277-283.

Суворова, Г. Г. Максимальная интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной и ели сибирской в Предбайкалье / Г. Г. Суворова, Л. С. Янькова, Л. Д. Копытова, А. К. Филиппова // Сибирский экологический журнал. – 2005. – Т. 12. – № 1. – С. 97-108.

Суворова, Г. Г. Сезонные изменения фотосинтетической активности и

зеленых пигментов у сосны обыкновенной и ели сибирской в оптимуме и экстремальных условиях увлажнения / Г. Г. Суворова, М. В. Оскорбина, Л. Д. Копытова, Л. С. Янькова, Е. В. Попова // Сибирский экологический журнал. – 2011. – Т. 18. – № 6. – С. 851-859.

Сукачев, В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена / В. Н. Сукачев. – М.; Л., 1938. – Т. 1. – С. 183-234.

Ткаченко, М. Е. Общее лесоводство / М. Е. Ткаченко. – М., Л. : Гослесбумиздат, 1952. – 599 с.

Хантемиров, Р. М. Динамика древесной растительности и изменения климата на севере Западной Сибири в голоцене : автореф. дисс.... д-ра. биол. наук : 03.00.16 / Хантемиров Рашит Мигатович. – Екатеринбург, 2009. – 43 с.

Чавчавадзе, Е. С. Древесина хвойных / Е. С. Чавчавадзе. – Л.: Наука, 1979. – 190 с.

Allen, C. D. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests / C. D. Allen, A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Venetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. T. Hogg, P. Gonzalez // *Forest Ecology and Management*. – 2010. – No. 259. – P. 660-684.

Alvarez-Uria, P. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species / P. Alvarez-Uria, C. Körner // *Functional Ecology*. – 2007. – No. 21. – P. 211-218.

Anderegg, W. R. Drought's legacy: multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk / W. R. Anderegg, L. Plavcová, L. D. Anderegg, U. G. Hacke, J. A. Berry, C. B. Field // *Global Change Biology*. – 2013. – Vol. 19. – No. 4. – P. 1188-1196.

Anfodillo, T. Convergent tapering of xylem conduits in different woody species / T. Anfodillo, V. Carraro, M. Carrer, C. Fior, S. Rossi // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 169. – No. 2. – P. 279–290.

Anfodillo, T. Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem / T. Anfodillo, A. Deslauriers,

R. Menardi, L. Tedoldi, G. Petit, S. Rossi / *Journal of Experimental Botany*. – 2012. – No. 63. – P. 837-845.

Antonova, G. F. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems / G. F. Antonova, V. V. Stasova // *Trees*. – 1997. – Vol. 11. – No. 8. – P. 462-468.

Antonucci, S. Synchronism and correlations of spring phenology between apical and lateral meristems in two boreal conifers / S. Antonucci, S. Rossi, A. Deslauriers, F. Lombardi, M. Marchetti, R. Tognetti // *Tree Physiology*. – 2015. – No. 35. – P. 1086–1094.

Arzac, A. Evidences of wider latewood in *Pinus sylvestris* from a forest-steppe of Southern Siberia / A. Arzac, E. A. Babushkina, P. Fonti, V. Slobodchikova, I. V. Sviderskaya, E. A. Vaganov // *Dendrochronologia*. – 2018. – No. 49. – P. 1-8.

Asante, D. K. Gene expression changes during short day induced terminal bud formation in Norway spruce / D. K. Asante, I. A. Yakovlev, C. G. Fossdal, A. Holefors, L. Opseth, J. E. Olsen, O. Junntila, Ø. Johnsen // *Plant, Cell & Environment*. – 2011. – Vol. 34. – No. 2. – P. 332-346.

Babushkina, E. Divergent growth trends and climatic response of *Picea obovata* along elevational gradient in Western Sayan mountains, Siberia / E. Babushkina, L. Belokopytova, D. Zhirnova, A. Barabantsova, E. Vaganov // *Journal of Mountain Science*. – 2018. – No. 15(11). – P. 2378-2397.

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.

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. – Vol. 17. – No. 1. – P. 16-30.

Balducci, L. Compensatory mechanisms mitigate the effect of warming and drought on wood formation / L. Balducci, H. E. Cuny, C. B. Rathgeber, A. Deslauriers, A. Giovannelli, S. Rossi // *Plant, Cell & Environment*. – 2016. – Vol. 39. – No. 6. – P.

1338-1352.

Battipaglia, G. Five centuries of Central European temperature extremes reconstructed from tree-ring density and documentary evidence / G. Battipaglia, D. Frank, U. Büntgen, P. Dobrovln'y, R. Brázdil, C. Pfister, J. Esper // *Global and Planetary Change*. – 2010a. – No. 72. – P. 182–191.

Battipaglia, G. Variations of vessel diameter and $\delta^{13}\text{C}$ in false rings of *Arbutus unedo* L. reflect different environmental conditions / G. Battipaglia, V. De Micco, W. A. Brand, P. Linke, G. Aronne, M. Saurer, P. Cherubini // *New Phytologist*. – 2010b. – Vol. 188. – No. 4. – P. 1099-1112.

Begum, S. Localized cooling of stems induces latewood formation and cambial dormancy during seasons of active cambium in conifers / S. Begum, K. Kudo, Y. Matsuoka, S. Nakaba, Y. Yamagishi, E. Nabeshima, M. H. Rahman, W. D. Nugroho, Y. Oribe, H.-O. Jin, R. Funada // *Annals of Botany*. – 2015. – Vol. 117. – No. 3. – P. 465–477.

Belokopytova, L. Dynamics of moisture regime and its reconstruction from a tree-ring width chronology of *Pinus sylvestris* in the downstream basin of the Selenga River, Russia / L. Belokopytova, D. Zhirnova, T. Kostyakova, E. Babushkina // *Journal of Arid Land*. – 2018. – Vol. 10. – No. 6. – P. 877-891.

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. – Vol. 33. – No. 1. – P. 227-242.

Bigler, C. Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland / C. Bigler, O. U. Bräker, H. Bugmann, M. Dobbertin, A. Rigling // *Ecosystems*. 2006. – Vol. 9. – No. 3. – P. 330–343.

Bigras, F. J. Conifer cold hardiness / F. J. Bigras, S. J. Colombo. – Dordrecht: Springer, 2013. –596 pp.

Björklund, J. Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers / J. Björklund, K. Seftigen, F. Schweingruber, P. Fonti, G. Arx, M. V. Bryukhanova, H. E. Cuny, M. Carrer,

- D. Castagneri, D. C. Frank // *New Phytologist*. – 2017. – Vol. 216. – No. 3. – P. 728-40.
- Bouriaud, O. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce / O. Bouriaud, J. M. Leban, D. Bert, C. Deleuze // *Tree Physiology*. – 2005. – No. 25. – P. 651–660.
- Briffa, K. R. Tree-ring width and density data around the Northern Hemisphere: Part 1, local and regional climate signals / K. R. Briffa, T. J. Osborn, F. H. Schweingruber, P. D. Jones, S. G. Shiyatov, E. A. Vaganov // *Holocene*. – 2002. – Vol. 12. – No. 6. – P. 737-757.
- Brown, H.P. Textbook of wood technology / H.P. Brown, A.J. Panshin, C. C. Forsaith. – McGraw-Hill, New York, 1949. – 652 p.
- Büntgen, U. Re-thinking the boundaries of dendrochronology / U. Büntgen // *Dendrochronologia*. – 2019. – No. 53. – P. 1–4.
- Buras, A. A comment on the expressed population signal / A. Buras // *Dendrochronologia*. – 2017. – No. 44. – P. 130–132.
- Buttò, V. Is size an issue of time? Relationship between the duration of xylem development and cell traits / V. Buttò, S. Rossi, A. Deslauriers, H. Morin // *Annals of Botany*. – 2019. – Vol. 123. – No. 7. – P. 1257-1265.
- Cailleret, M. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality / M. Cailleret, S. Jansen, E. M. R. Robert, L. Desoto, T. Aakala, J. A. Antos, B. Beikircher, C. Bigler, H. Bugmann, M. Caccianiga, V. Čada, J. J. Camarero, P. Cherubini, H. Cochard, M. R. Coyea, K. Čufar, A. J. Das, H. Davi, S. Delzon, M. Dorman, G. Gea-Izquierdo, S. Gillner, L. J. Haavik, H. Hartmann, A.-M. Hereş, K. R. Hultine, P. Janda, J. M. Kane, V. I. Kharuk, T. Kitzberger, T. Klein, K. Kramer, F. Lens, T. Levanic, J. C. Linares Calderon, F. Lloret, R. Lobo-Do-Vale, F. Lombardi, R. López Rodríguez, H. Mäkinen, S. Mayr, I. Mészáros, J. M. Metsaranta, F. Minunno, W. Oberhuber, A. Papadopoulos, M. Peltoniemi, A. M. Petritan, B. Rohner, G. Sangüesa-Barreda, D. Sarris, J. M. Smith, A. B. Stan, F. Sterck, D. B. Stojanović, M. L. Suarez, M. Svoboda, R. Tognetti, J. M. Torres-Ruiz, V. Trotsiuk, R. Villalba, F. Vodde, A. R. Westwood, P. H. Wyckoff, N. Zafirov, J. Martínez-Vilalta // *Global Change Biology*. – 2017. – Vol. 23. – No. 4. – P. 1675–1690.

Camarero, J. J. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates / J. J. Camarero, J. M. Olano, A. Parras // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 185. – No. 2. – P. 471-480.

Campelo, F. Climatic significance of tree-ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus pinea* from a dry Mediterranean area in Portugal / F. Campelo, C. Nabais, H. Freitas, E. Gutiérrez // *Annals of Forest Science*. – 2006. – Vol. 64. – No. 2. – P. 229-238.

Campelo, F. Tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* responses to climate: does size matter? / F. Campelo, J. Vieira, C. Nabais // *Trees*. – 2013. – Vol. 27. – No. 3. – P. 763-772.

Carrer, M. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra* / M. Carrer, C. Urbinati // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. – No. 3. – P. 730-740.

Carrer, M. Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture / M. Carrer, G. von Arx, D. Castagneri, G. Petit // *Tree Physiology*. – 2015. – Vol. 35. – No. 1. – P. 27-33.

Carrer, M. Retrospective analysis of wood anatomical traits reveals a recent extension in tree cambial activity in two high-elevation conifers / M. Carrer, D. Castagneri, A. L. Prendin, G. Petit, G. von Arx // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – No. 8. – P. 737.

Carteni, F. The physiological mechanisms behind the earlywood-to-latewood transition: a process-based modeling approach / F. Carteni, A. Deslauriers, S. Rossi, H. Morin, V. De Micco, S. Mazzoleni, F. Giannino // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – No. 9. – Article 1053.

Castagneri, D. How does climate influence xylem morphogenesis over the growing season? Insights from long-term intra-ring anatomy in *Picea abies* / D. Castagneri, P. Fonti, G. von Arx, M. Carrer // *Annals of Botany*. – 2017. – Vol. 119. – No. 6. – P. 1011-1020.

Castagneri, D. Tree-ring anatomy and carbon isotope ratio show both direct and

legacy effects of climate on bimodal xylem formation in *Pinus pinea* / D. Castagneri, G. Battipaglia, G. von Arx, A. Pacheco, M. Carrer // *Tree Physiology*. – 2018. – Vol. 38. – No. 8. – P. 1098–1109.

Castagneri, D. Precipitation variability differently affects radial growth, xylem traits and ring porosity of three Mediterranean oak species at xeric and mesic sites / D. Castagneri, M. Carrer, L. Regev, E. Boaretto // *Science of Total Environment*. – 2020. – No. 699. – Article 134285.

Cato, S. Wood formation from the base to the crown in *Pinus radiata*: gradients of tracheid wall thickness, wood density, radial growth rate and gene expression / S. Cato, L. McMillan, L. Donaldson, T. Richardson, C. Echt, R. Gardner // *Plant Molecular Biology*. – 2006. – Vol. 60. – No. 4. – P. 565-581.

Cavieres, L.A. Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes / L. A. Cavieres, F. Rada, A. Azócar, C. García-Núñez, H. M. Cabrera // *Acta Oecologica*. – 2000. – No. 21. – P. 203–211.

Chae, H. Local variability in temperature, humidity and radiation in the BaekduDaegan Mountain protected area of Korea / H. Chae, H. Lee, S. Lee, Y. Cheong, G. Um, B. Mark, N. Patrick // *Journal of Mountain Science*. – 2012. – Vol. 9. – No. 5. – P. 613-627.

Chen, Z. Tree-ring based precipitation reconstruction for the forest–steppe ecotone in northern Inner Mongolia, China and its linkages to the Pacific Ocean variability / Z. Chen, X. Zhang, M. Cui, X. He, W. Ding, J. Peng // *Global and Planetary Change*. – 2012. – No. 86. – P. 45-56.

Chenlemuge, T. Stem increment and hydraulic architecture of a boreal conifer (*Larix sibirica*) under contrasting macroclimates / T. Chenlemuge, B. Schuldt, C. Dulamsuren, D. Hertel, C. Leuschner, M. Hauck // *Trees*. – 2015. – Vol. 29. – No. 3. – P. 623–636.

Chhin, S. Potential effects of climate change on the growth of lodgepole pine across diameter size classes and ecological regions / S. Chhin, E. H. (T.) Hogg, V. J. Lieffers, S. Huang // *Forest Ecology and Management*. – 2008. – Vol. 256. – No. 10. – P. 1692–1703.

Christidis, N. Human contribution to the lengthening of the growing season during 1950–99 / N. Christidis, P. A. Stott, S. Brown, D. J. Karoly, J. Caesar // *Journal of Climate*. – 2007. – Vol. 20. No. 21. – P. 5441-5454.

Churkina, G. Spatial analysis of growing season length control over net ecosystem exchange / G. Churkina, D. Schimel, B. H. Braswell, X. Xiao // *Global Change Biology*. – 2005. – Vol. 11. – No. 10. – P. 1777–1787.

Chytrý., M. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia / M. Chytrý, J. Danihelka, S. Kubešová, P. Lustyk, N. Ermakov, M. Hájek, P. Hájková, M. Kočí, Z. Otýpková, J. Roleček, M. Řezníčková // *Plant Ecology*. – 2008. – Vol. 196. – No. 1. – P. 61-83.

Cook, E. R. Program ARSTAN (Version 41d) [Электронный ресурс] / E. R. Cook, P. J. Krusic. – Lamont-Doherty Earth Observatory, Columbia University, Palisades, NY, 2005. – Режим доступа: <http://www.ldeo.columbia.edu/tree-ring-laboratory/resources/software>.

Cooke, J. E. The dynamic nature of bud dormancy in trees: environmental control and molecular mechanisms / J. E. Cooke, M. E. Eriksson, O. Junttila // *Plant, Cell and Environment*. – 2012. – Vol. 35. – No. 10. – P. 1707–1728.

Cuny, H., 2013. Dynamique intra-annuelle de la formation du bois de trois espèces de conifères (sapin pectiné, épicéa commun, pin sylvestre) dans les vosges: De la description des patrons saisonniers de la croissance à l'étude de l'influence de l'environnement sur la cinétique du développement cellulaire et les caractéristiques anatomiques du xylème : [диссертация] / Henri Cuny. – Nancy : University of Lorraine, 2013. – 285 p.

Cuny, H. E. Generalized additive models reveal the intrinsic complexity of wood formation dynamics / H. E. Cuny, C. B. Rathgeber, T. S. Kiessé, F. P. Hartmann, I. Barbeito, M. Fournier // *Journal of Experimental Botany*. – 2013. – Vol. 64. – No. 7. – P. 1983-1994.

Cuny, H. E. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure / H. E. Cuny, C. B. Rathgeber, D. Frank, P. Fonti, M. Fournier // *New Phytologist*. – 2014. – Vol. 203. – No. 4. – P. 1231-1241.

Cuny, H. E. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests / H. E. Cuny, C. B. K. Rathgeber, D. Frank, P. Fonti, H. Mäkinen, P. Prislan, S. Rossi, E. M. del Castillo, F. Campelo, H. Vavrčik, J. J. Camarero, M. V. Bryukhanova, T. Jyske, J. Gričar, V. Gryc, M. De Luis, J. Vieira, K. Čufar, A. V. Kirdyanov, W. Oberhuber, V. Treml, J.-G. Huang, X. Li, I. Swidrak, A. Deslauriers, E. Liang, P. Nöjd, A. Gruber, C. Nabais, H. Morin, C. Krause, G. King, M. Fournier // *Nature Plants*. – 2015. – Vol. 1. – No. 11. – Article 15160.

Dalla-Salda, G. Dynamics of cavitation in a Douglas-fir tree-ring: transition-wood, the lord of the ring? / G. Dalla-Salda, M. E. Fernández, A. S. Sergent, P. Rozenberg, E. Badel, A. Martinez-Meier // *Journal of Plant Hydraulics*. – 2014. – No. 1. – Article e005.

Darikova, Y. A. Changes in the anatomical structure of tree rings of the rootstock and scion in the heterografts of Siberian pine / Y. A. Darikova, E. A. Vaganov, G. V. Kuznetsova, A. M. Grachev // *Trees*. – 2013. – Vol. 27. – No. 6. – P. 1621-1631.

D'Arrigo, R. D. Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climatic change / R. D. D'Arrigo, G. C. Jacoby, R. M. Free // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1992. – No. 22. – P. 1290–1296.

Davi, H. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960 to 2100 in European forest ecosystems / H. Davi, E. Dufrêne, C. Francois, G. Le Maire, D. Loustau, A. Bosc, S. Rambal, A. Granier, E. Moors // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2006. – Vol. 141. – No. 1. – P. 35–56.

Davis, S. D. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing / S. D. Davis, J. S. Sperry, U. G. Hacke // *American Journal of Botany*. – 1999. – Vol. 86. – No. 10. – P. 1367-1372.

De Micco, V. Discrete versus continuous analysis of anatomical and $\delta^{13}\text{C}$ variability in tree rings with intra-annual density fluctuations / V. De Micco, G. Battipaglia, W. A. Brand, P. Linke, M. Saurer, G. Aronne, P. Cherubini // *Trees*. – 2012. – Vol. 26. – No. 2. – P. 513–524.

De Micco, V. Are wood fibres as sensitive to environmental conditions as vessels in tree rings with intra-annual density fluctuations (IADFs) in Mediterranean species? /

V. De Micco, G. Battipaglia, A. Balzano, P. Cherubini, G. Aronne // *Trees*. – 2016. – Vol. 30. – No. 3. – P. 971–983.

De Micco, V. From xylogenesis to tree rings: wood traits to investigate tree response to environmental changes / V. De Micco, M. Carrer, C. B. K. Rathgeber, J. J. Camarero, J. Voltas, P. Cherubini, G. Battipaglia // *IAWA Journal*. – 2019. – Vol. 40. – No. 2. – P. 155–182.

Dendroclimatology: Progress and Prospects / Eds. M. K. Hughes, H. F. Diaz, T. W. Swetnam. – Springer Verlag, 2011. – 368 p.

Denne, M. P. A comparison of root-and shoot-wood development in conifer seedlings / M. P. Denne // *Annals of Botany*. – 1972. – Vol. 36. – No. 3. – P. 579-587.

Denne, M. P. Definition of latewood according to Mork / M.P. Denne // *IAWA Bulletin*. – 1989. – Vol. 10. – No. 1. – P. 59-62.

DeRose, R. J. Tree-ring reconstruction of the level of Great Salt Lake, USA / R. J. DeRose, S.-Y. Wang, B.M. Buckley, M.F. Bekker // *The Holocene*. – 2014. – Vol. 24. – No. 7. – P. 805-813.

Deslauriers, A. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Quebec (Canada) / A. Deslauriers, H. Morin, C. Urbinati, M. Carrer // *Trees*. – 2003. – No. 17. – P. 477-484.

Deslauriers, A. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables / A. Deslauriers, H. Morin // *Trees*. – 2005. – Vol. 19. – No. 4. – P. 402-408.

Deslauriers, A. Ecophysiology and plasticity of wood and phloem formation / A. Deslauriers, P. Fonti, S. Rossi, C. B. K. Rathgeber, J. Gričar // *Dendroecology. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* / Eds. M. Amoroso, L. Daniels, P. Baker, J. Camarero. – Cham : Springer, 2017. – P. 13-33.

DeSoto, L. Intra-annual patterns of tracheid size in the Mediterranean tree *Juniperus thurifera* as an indicator of seasonal water stress / L. DeSoto, M. De la Cruz, P. Fonti // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2011. – Vol. 41. – No. 6. – P. 1280-1294.

Dodd, R. S. Kinetics of tracheid differentiation in Douglas-fir / R. S. Dodd, P. Fox // *Annals of Botany*. – 1990. – Vol. 65. – No. 6. – P. 649-657.

Dünser, K. Differential growth regulation in plants-the acid growth balloon theory / K. Dünser, J. Kleine-Vehn // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2015. – No. 28. – P. 55–59.

Eilmann, B. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak / B. Eilmann, R. Zweifel, N. Buchmann, P. Fonti, A. Rigling // *Tree Physiology*. – 2009. – Vol. 29. – No. 8. – P. 1011-1020.

Eilmann, B. Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine / B. Eilmann, R. Zweifel, N. Buchmann, E. Graf Pannatier, A. Rigling // *Journal of Experimental Botany*. – 2011. – No. 62. – P. 2763–2771.

Fonti, P. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings / P. Fonti, G. von Arx, I. García-González, B. Eilmann, U. Sass-Klaassen, H. Gärtner, D. Eckstein // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 185. – No. 1. – P. 42-53.

Fonti, P. Xylem plasticity in response to climate / P. Fonti, S. Jansen // *New Phytologist*. – 2012. – Vol. 195. – No. 4. – P. 734-736.

Fonti, P. Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (Pinaceae) from the Russian Altay / P. Fonti, M. V. Bryukhanova, V. S. Myglan, A. V. Kirdyanov, O. V. Naumova, E. A. Vaganov // *American Journal of Botany*. – 2013. – Vol. 100. – No. 7. – P. 1332-1343.

Fonti, P. Tracheid anatomical responses to climate in a forest-steppe in Southern Siberia / P. Fonti, E.A. Babushkina // *Dendrochronologia*. – 2016. – No. 39. – P. 32-41.

Frich, P. Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century / P. Frich, L. V. Alexander, P. Della-Marta, B. Gleason, M. Haylock, A. M. G. Klein Tank, T. Peterson // *Climate Research*. – 2002. – Vol. 19. – No. 3. – P. 193-212.

Fritts, H. C. Tree-ring and climate / H. C. Fritts. – London, N. Y., San Francisco : Academic Press, 1976. – 567 p.

Gagen, M. Exorcising the “segment length curse”: summer temperature

reconstruction since AD 1640 using non de-trended stable carbon isotope ratios from pine trees in northern Finland / M. Gagen, D. McCarroll, N. J. Loader, I. Robertson, R. Jalkanen, K. J. Anchukaitis // *Holocene*. – 2007. – No. 17. – P. 433-444.

Garfinkel, H. L. Modern climate–tree-growth relationships and climatic reconstruction in sub-Arctic Alaska / H. L. Garfinkel, L. B. Brubaker // *Nature*. – 1980. – Vol. 286. – No. 5776. – P. 872-874.

Gartner, B. L. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences / B. L. Gartner // *Plant Stems: Physiological Morphology*. / Ed. B. Gartner. – N. Y. : Academic Press, 1995. – P. 125-149.

Gärtner, H. A technical perspective in modern tree-ring research – how to overcome dendroecological and wood anatomical challenges / H. Gärtner, P. Cherubini, P. Fonti, G. von Arx, L. Schneider, D. Nievergelt, A. Verstege, A. Bast, F. H. Schweingruber, U. Büntgen // *Journal of Visualized Experiments*. – 2015. – No. 97. – Article 52337.

Gea-Izquierdo, G. Xylem hydraulic adjustment and growth response of *Quercus canariensis* Willd. to climatic variability / G. Gea-Izquierdo, P. Fonti, P. Cherubini, D. Martín-Benito, H. Chaar, I. Cañellas // *Tree Physiology*. – 2012. – Vol. 32. – No. 4. – P. 401-413.

Gindl, W. The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width / W. Gindl, M. Grabner, R. Wimmer // *Trees*. – 2000. – No. 14. – P. 409-414.

González de Andrés, E. Tree-to-tree competition in mixed European beech–Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site conditions / E. González de Andrés, J. J. Camarero, J. A. Blanco, J. B. Imbert, Y. H. Lo, G. Sangüesa-Barreda, F. J. Castillo // *Journal of Ecology*. – 2018. – Vol. 106. – No. 1. – P. 59–75.

Gričar, J. Plastic and locally adapted phenology in cambial seasonality and production of xylem and phloem cells in *Picea abies* from temperate environments / J. Gričar, P. Prislan, V. Gryc, H. Vavrčík, M. De Luis, K. Čufar // *Tree Physiology*. – 2014. – Vol. 34. – No. 8. – P. 869-881.

Gyllenstrand, N. A Norway spruce FLOWERING LOCUS T homolog is implicated in control of growth rhythm in conifers / N. Gyllenstrand, D. Clapham, T. Källman, U. Lagercrantz // *Plant Physiology*. – 2007. – Vol. 144. – No. 1. – P. 248-257.

Hacke, U. G. Functional and ecological xylem anatomy / U. G. Hacke, J. S. Sperry // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2001. – Vol. 4. – No. 2. – P. 97-115.

Hacke, U. G. The hydraulic architecture of conifers / U. G. Hacke, B. Lachenbruch, J. Pittermann, S. Mayr, J. C. Domec, P. J. Schulte // *Functional and ecological xylem anatomy* / U. G. Hacke. – Cham: Springer, 2015. – pp. 39-75.

Hamlet, A. F. Production of temporally consistent gridded precipitation and temperature fields for the continental United States / A. F. Hamlet, D. P. Lettenmaier // *Journal of Hydrometeorology*. – 2005. – Vol. 6. – No. 3. – P. 330-336.

Hannrup, B. Relationships between wood density and tracheid dimensions in *Pinus sylvestris* L. / B. Hannrup // *Wood und Fiber Science*. – 2001. – Vol. 31. – No. 2. – P. 173-181.

Hansen, J. Conifer carbohydrate physiology: updating classical views / J. Hansen, R. Türk, G. Vogg, R. Heim, E. Beck // *Trees: Contributions to Modern Tree Physiology* / Eds. H. Rennenberg, W. Eschrich, H. Ziegler. – Leiden : Backhuys Publishers, 1997. P. 97-108.

Hättenschwiler, S. Atmospheric CO₂ enrichment of alpine treeline conifers / S. Hättenschwiler, I. T. Handa, L. Egli, R. Asshoff, W. Ammann, C. Körner // *New Phytologist*. – 2002. – Vol. 156. – No. 3. – P. 363–375.

Heide, O. M. Growth and dormancy in Norway spruce ecotypes (*Picea abies*) I. Interaction of photoperiod and temperature / O. M. Heide // *Physiologia Plantarum*. – 1974. – Vol. 30. – No. 1. – P. 1-12.

Helama, S. Inter-and intra-seasonal effects of temperature variation on radial growth of alpine treeline Norway spruce / S. Helama, R. Sutinen // *Journal of Mountain Science*. – 2016. – Vol. 13. – No. 1. – P. 1-12.

Hereş, A. M. Declining hydraulic performances and low carbon investments in

tree rings predate Scots pine drought-induced mortality / A. M. Hereş, J. J. Camarero, B. C. López, J. Martínez-Vilalta // *Trees*. – 2014. – Vol. 28. – No. 6. – P. 1737-1750.

Hetzer, T. High-resolution climatic analysis of wood anatomical features in Corsican pine from Corsica (France) using latewood tracheid profiles / T. Hetzer, A. Bräuning, H. H. Leuschner // *Trees*. – 2014. – Vol. 28. – No. 5. – P. 1279-1288.

Hoch, G. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline / G. Hoch, M. Popp, C. Körner // *Oikos*. – 2002. – No. 98. – P. 361-374.

Hoch, G. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison / G. Hoch, C. Körner // *Oecologia*. – 2003. – No. 135. – P. 10-21.

Holbrook, N. M. *Vascular Transport in Plants* / N. M. Holbrook, M. A. Zwieniecki. – Elsevier Academic Press: San Diego, CA, 2005. – 592 p.

Holmes, R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement / R. L. Holmes // *Tree-Ring Bulletin*. – 1983. – No. 43. – P. 68-78.

Holmes, R. L. *Dendrochronology Program Library – Users Manual [Электронный ресурс]* / R. L. Holmes. – Tucson : Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, 1994. – Режим доступа: <https://www.ltrr.arizona.edu/pub/dpl-mac/68k/dpl.txt>.

Horacek, P. Effects of environment on the xylogenesis of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.). / P. Horacek, J. Slezingerova, L. Gandelova // *Tree-Ring Analysis: Biological, Methodological and Environmental Aspects* / Eds. R. Wimmer, R. E. Vetter. – Wallingford : CABI Publishing, 1999. – P. 33-53.

Huang, J. G. Xylem formation can be modeled statistically as a function of primary growth and cambium activity / J. G. Huang, A. Deslauriers, S. Rossi // *New Phytologist*. – 2014. – Vol. 203. – No. 3. – P. 831-841.

Huber, B. Über die sicherheit jahrringchronologischer datierung / B. Huber // *Holz als Roh- und Werkstoff*. – 1943. – Vol. 6. – No. 10-12. – P. 263-268.

Innes, J. L. The occurrence of flowering and fruiting on individual trees over 3 years and their effects on subsequent crown condition / J. L. Innes // *Trees*. – 1994. – Vol. 8. – No. 3. – P. 139-150.

Jenkins, P. A. Influence of photoperiod on growth and wood formation of *Pinus radiata* / P. A. Jenkins, H. Hellmers, E. A. Edge, D. A. Rook, R. D. Burdon // *New Zealand Journal of Forestry Science*. – 1977. – Vol. 7. – No. 2. – P. 172-191.

Jochner, M. Tree growth responses to changing temperatures across space and time: a fine-scale analysis at the treeline in the Swiss Alps / M. Jochner, H. Bugmann, M. Nötzli, C. Bigler // *Trees*. – 2018. – Vol. 32. – No. 2. – P. 645-660.

Jonsson B. Studier över den av väderleken orsakade variationen i årsringsbredderna hos tall och gran i Sverige : Studies of variations in the widths of annual rings in Scots pine and Norway spruce due to weather conditions in Sweden / B. Jonsson. – Stockholm : Institutionen för skogsproduktion, 1969. – 297 p.

Jucker, T. Competition for light and water play contrasting roles in driving diversity–productivity relationships in Iberian forests / T. Jucker, O. Bouriaud, D. Avacaritei, I. Dănilă, G. Duduman, F. Valladares, D. A. Coomes // *Journal of Ecology*. – 2014. – Vol. 102. – No. 5. – P. 1202-1213.

Jyske, T. Intra-annual tracheid production of Norway spruce and Scots pine across a latitudinal gradient in Finland / T. Jyske, H. Mäkinen, T. Kalliokoski, P. Nöjd // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2014. – No. 194. – P. 241-254.

Karlgren, A. FLOWERING LOCUS T/TERMINAL FLOWER1-like genes affect growth rhythm and bud set in Norway spruce / A. Karlgren, N. Gyllenstrand, D. Clapham, U. Lagercrantz // *Plant Physiology*. – 2013. – Vol. 163. – No. 2. – P. 792-803.

Khansaritoreh, E. Hydraulic traits and tree-ring width in *Larix sibirica* Ledeb. as affected by summer drought and forest fragmentation in the Mongolian forest steppe / E. Khansaritoreh, B. Schuldt, C. Dulamsuren // *Annals of Forest Science*. – 2018. – Vol. 75. – No. 1. – Article 30.

King, G. M. Tree growth response along an elevational gradient: climate or genetics? / G. M. King, F. Gugerli, P. Fonti, D. C. Frank // *Oecologia*. – 2013a. – Vol. 173. – No. 4. – P. 1587-1600.

King, G. Climatic drivers of hourly to yearly tree radius variations along a 6 degrees C natural warming gradient / G. King, P. Fonti, D. Nievergelt, U. Büntgen, D. Frank // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2013b. – No. 168. – P. 36–46.

Körner, C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems / Körner, C. – Berlin, Heidelberg : Springer, 2003. – 349 p.

Körner, C. Mountain vegetation under environmental change / Körner C. // *Global Change and Sustainable Development in Mountain Regions* / Eds. R. Jandl, A. Borsdorf, H. V. Miegroet, R. Lackner, R. Psenner. – Innsbruck : Innsbruck University Press, 2009. – P. 25-29.

Körner, C. A world-wide study of high altitude treeline temperatures / C. Körner, J. Paulsen // *Journal of Biogeography*. – 2004. – No. 31 – P. 713-732.

Körner, C. Phenology under global warming / C. Körner, D. Basier // *Science*. – 2010. – Vol. 327. – No. 5972. – P. 1461–1462.

Körner, C. Plant adaptation to cold climates / C. Körner // *F1000Research*. – 2016. – No. 5 (F1000 Faculty Rev). – Article 2769.

Kostyakova, T. V. Precipitation reconstruction for the Khakassia region, Siberia, from tree rings / T. V. Kostyakova, R. Touchan, E. A. Babushkina, L. V. Belokopytova // *Holocene*. – 2018. – Vol. 28. – No. 3. – P. 377-385.

Kraus, C. Elevational response in leaf and xylem phenology reveals different prolongation of growing period of common beech and Norway spruce under warming conditions in the Bavarian Alps / C. Kraus, C. Zang, A. Menzel // *European Journal of Forest Research*. – 2016. – No. 135. – P. 1011-1023.

Lachenbruch, B. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence / B. Lachenbruch, J. R. Moore, R. Evans // *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function* / F. Meinzer, B. Lachenbruch, T. Dawson. – Dordrecht: Springer, 2011. – pp. 121–164.

Lachenbruch, B. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant / B. Lachenbruch, K. A. McCulloh // *New Phytologist*. – 2014. – Vol. 204. – No. 4. – P. 747-764.

Larson, P. R. The vascular cambium. Development and structure / P. R. Larson //

Berlin: Springer-Verlag, 1994. – 725 p.

Lebourgeois, F. Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France / F. Lebourgeois // *Annals of Forest Science*. – 2000. – Vol. 57. – No. 2. – P. 155–164.

Lebourgeois, F. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*) / F. Lebourgeois, C. B. K. Rathgeber, E. Ulrich // *Journal of Vegetation Science*. – 2010. – Vol. 21. – No. 2. – P. 364–376.

Li, X. Age dependence of xylogenesis and its climatic sensitivity in Smith fir on the south-eastern Tibetan Plateau / X. Li, E. Liang, J. Gričar, P. Prislan, S. Rossi, K. Čufar // *Tree Physiology*. – 2012. – Vol. 33. – No. 1. – P. 48–56.

Liang, E. Light rings in Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) in semiarid areas of north China and their palaeo-climatological potential / E. Liang, D. Eckstein // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171. – No. 4. – P. 783–791.

Liang, E. Tree-ring based summer temperature reconstruction for the source region of the Yangtze River on the Tibetan Plateau / E. Liang, X. Shao, N. Qin // *Global and Planetary Change*. – 2008. – Vol. 61. – No. 3–4. – P. 313–320.

Liang, W. Climate signals derived from cell anatomy of Scots pine in NE Germany / W. Liang, I. Heinrich, S. Simard, G. Helle, I. Dorado Liñán, T. Heinken // *Tree Physiology*. – 2013. – No. 33. – P. 833–844.

Lindner, M. Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems / M. Lindner, M. Maroschek, S. Netherer, A. Kremer, A. Barbati, J. Garcia-Gonzalo, R. Seidl, S. Delzon, P. Corona, M. Kolström, M. J. Lexer, M. Marchetti // *Forest Ecology and Management*. – 2010. – Vol. 259. – No. 4. – P. 698–709.

Lindström, H. Fiber length, tracheid diameter, and latewood percentage in Norway spruce: development from pith outward / H. Lindström // *Wood and Fiber Science*. – 1997. – Vol. 29. – No. 1. – P. 21–34.

Lo, Y.-H. Relationships between climate and tree radial growth in interior British Columbia, Canada / Y.-H. Lo, J. A. Blanco, B. Seely, C. Welham, J. P. (H.) Kimmins //

Forest Ecology and Management. – 2010. – Vol. 259. – No. 5. – P. 932–942.

Loader, N. J. Extracting climatic information from stable isotopes in tree rings / N. J. Loader, D. McCarroll, M. Gagen, I. Robertson, R. Jalkanen // Terrestrial Ecology. – 2007. – No. 1. – P. 25-48.

Lockhart, J. A. An analysis of irreversible plant cell elongation / Lockhart, J. A. // Journal of Theoretical Biology. – 1965. – No. 8. – P. 264–275.

Lupi, C. Xylem phenology and wood production: resolving the chicken-or-egg dilemma / C. Lupi, H. Morin, A. Deslauriers, S. Rossi // Plant, Cell & Environment. – 2010. – Vol. 33. – No. 10. – P. 1721-1730.

Lyu, L. Elevation pattern in growth coherency on the southeastern Tibetan Plateau / L. Lyu, X. Deng, Q. B. Zhang // PloS One. – 2016. – Vol. 11. – No. 9. – Article e0163201.

Mäenpää, E. Carbon economy in birch-dominated ecosystem species in northern Fennoscandia / E. Mäenpää, O. Skre, E. Malila, R. Partanen, F. E. Wielgolaski, K. Laine // Nordic Mountain Birch Ecosystems / F. E. Wielgolaski. – Paris: Unesco, 2001. – 93–114 pp.

Mäkinen, H. Climatic signal in annual growth variation of Norway spruce (*Picea abies*) along a transect from central Finland to the Arctic timberline / H. Mäkinen, P. Nöjd, K. Mielikäinen // Canadian Journal of Forest Research. – 2000. – No. 30. – P. 769-777.

Mäkinen, H. Dynamics of diameter and height increment of Norway spruce and Scots pine in southern Finland / H. Mäkinen, T. Jyske, P. Nöjd // Annals of Forest Science. – 2018. – No. 75. – Article 28.

Martín-Benito, D. Response of climate-growth relationships and water use efficiency to thinning in a *Pinus nigra* afforestation / D. Martín-Benito, M. Del Río, I. Heinrich, G. Helle, I. Cañellas // Forest Ecology and Management. – 2010. – No. 259. – P. 967–975.

Martin-Benito, D. Influence of drought on tree rings and tracheid features of *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* in a mesic Mediterranean forest / D. Martin-Benito, H. Beeckman, I. Cañellas // European Journal of Forest Research. – 2013. – Vol. 132. –

No. 1. – P. 33-45.

Martin-Benito, D. Effects of drought on xylem anatomy and water-use efficiency of two co-occurring pine species / D. Martin-Benito, K. Anchukaitis, M. Evans, M. del Río, H. Beeckman, I. Cañellas // *Forests*. – 2017. – Vol. 8. – No. 9. – Article 332.

Matisons, R. Plasticity and climatic sensitivity of wood anatomy contribute to performance of eastern Baltic provenances of Scots pine / R. Matisons, O. Krišāns, A. Kārklīņa, A. Adamovičs, Ā. Jansons, H. Gärtner // *Forest Ecology and Management*. – 2019. – No. 452. – Article 117568.

Matskovsky, V. V. Teberda River runoff variability AD 1850-2005 based on tree ring reconstruction Northern Caucasus, Russia / V. V. Matskovsky, E. A. Dolgova, O. N. Solomina // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. – 2010. – Vol. 1. – No. 9. – [6 p.].

Maurer, E. P. A long-term hydrologically based dataset of land surface fluxes and states for the conterminous United States / E. P. Maurer, A. W. Wood, J. C. Adam, D. P. Lettenmaier, B. Nijssen // *Journal of Climate*. – 2002. – Vol. 15. – No. 22. – P. 3237-3251.

Mayr, S. Winter drought induced embolism in Norway spruce (*Picea abies*) at the Alpine timberline / S. Mayr, M. Wolfschwenger, H. Bauer // *Physiologia Plantarum*. – 2002. – Vol. 115. – No. 1. – P. 74-80.

Mayr, S. Frost drought in conifers at the alpine timberline: xylem dysfunction and adaptations / S. Mayr, U. Hacke, P. Schmid, F. Schwienbacher, A. Gruber // *Ecology*. – 2006. – Vol. 87. – No. 12. – P. 3175-3185.

Mayr, S. Uptake of water via branches helps timberline conifers refill embolized xylem in late winter / S. Mayr, P. Schmid, J. Laur, S. Rosner, K. Charra-Vaskou, B. Dämon, U. G. Hacke // *Plant Physiology*. – 2014. – No. 164. – P. 1731–1740.

Meinzer, F. C. Size-and age-related changes in tree structure and function / F. C. Meinzer, B. Lachenbruch, T. E. Dawson. – Dordrecht: Springer, 2011. – 514 p.

Meko, D. M. Tree-ring reconstruction of Upper Gila River discharge / D. M. Meko, D. A. Graybill // *Water Resources Bulletin*. – 1995. – No. 31. – P. 605-616.

Meko, D. M. Sacramento River flow reconstructed to A.D. 869 from tree rings / D. M. Meko, M. D. Therrell, C. H. Baisan, M. K. Hughes // Journal of the American Water Resources Association. – 2001. – Vol. 37. – No. 4. – P. 1029-1039.

Meko, D. M. Sierra San Pedro Mártir, Baja California, cool-season precipitation reconstructed from earlywood width of *Abies concolor* tree rings / D. M. Meko, R. Touchan, J. Villanueva Díaz, D. Griffin, C. A. Woodhouse, C. L. Castro, C. Carillo, S. W. Leavitt // Journal of Geophysical Research: Biogeosciences. – 2013. – Vol. 118. – No. 4. – P. 1660-1673.

Mencuccini, M. Sanio's laws revisited. Size-dependent changes in the xylem architecture of trees / M. Mencuccini, T. Hölttä, G. Petit, F. Magnani // Ecology Letters. – 2007. – Vol. 10. – No. 11. – P. 1084–1093

Messaoud, Y. The influence of recent climate change on tree height growth differs with species and spatial environment / Y. Messaoud, H. Y. Chen // PLoS One. – 2011. – Vol. 6. – No. 2. – Article e14691.

Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. – Dordrecht : Springer, 1990. – 394 p.

Miina, J. Dependence of tree-ring, earlywood and latewood indices of Scots pine and Norway spruce on climatic factors in eastern Finland / J. Miina // Ecological Modelling. – 2000. – No. 132. – P. 259-273.

Moehring, D. M. Xylem development of loblolly pine during irrigation and simulated drought : Forest Service Research Paper SO-110 / D. M. Moehring, C. X. Grano, J. R. Bassett. – New Orleans : U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station, 1975. – 8 p.

Montpellier, E. E. Divergent growth rates of alpine larch trees (*Larix lyallii* Parl.) in response to microenvironmental variability / E. E. Montpellier, P. T. Soulé, P. A. Knapp, J. S. Shelly // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2018. – Vol. 50. – No. 1. – Article e1415626.

Mork, E. Die Qualität des Fichtenhozes unter besonder Rucksichtnahme auf Schleif und Papierholz / E. Mork // Der Papier Fabrikant. – 1928. – No. 26. – P. 741-747.

Nicholls, J. W. P. The effect of environmental factors on wood characteristics. IV. Irrigation and partial droughting of *Pinus radiata* / J. W. P. Nicholls, H. D. Waring // *Silvae Genetica*. – 1977. – No. 26. – P. 107-111.

Oberhuber, W. Topographic influences on radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) at small spatial scales / W. Oberhuber, W. Kofler // *Plant Ecology*. – 2000. – No. 146. – P. 231-240.

Olano, J. M. Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure under continental Mediterranean climate / J. M. Olano, M. Eugenio, A. I. García-Cervigón, M. Folch, V. Rozas // *International Journal of Plant Sciences*. – 2012. – No. 173. – P. 137-149.

Olano, J. M. Drought-induced increase in water-use efficiency reduces secondary tree growth and tracheid wall thickness in a Mediterranean conifer / J. M. Olano, J. C. Linares, A. I. García-Cervigón, A. Arzac, A. Delgado, V. Rozas // *Oecologia*. – 2014. – Vol. 176. – No. 1. – P. 273-283.

Olano, J. M. Sex determines xylem anatomy in a dioecious conifer: hydraulic consequences in a drier world / J. M. Olano, N. González-Muñoz, A. Arzac, V. Rozas, G. von Arx, S. Delzon, A. I. García-Cervigón // *Tree Physiology*. – 2017. – Vol. 37. – No. 11. – P. 1493-1502.

Opala, M. Two centuries-long dendroclimatic reconstruction based on Low Arctic *Betula pubescens* from Tromsø Region, Northern Norway / M. Opala, K. Migala, P. Owczarek // *Polish Polar Research*. – 2016. – Vol. 37. – No. 4. – P. 457-476.

Ovaskainen, O. Chronicles of nature calendar, a long-term and large-scale multitaxon database on phenology / O. Ovaskainen, E. Meyke, [...], J. Kurhinen // *Scientific Data*. – 2020. – No. 7. – Article 47

Pacheco, A. Linking wood anatomy and xylogenesis allows pinpointing of climate and drought influences on growth of coexisting conifers in continental Mediterranean climate / A. Pacheco, J. J. Camarero, M. Carrer // *Tree Physiologist*. – 2016. – No. 36. – P. 502–512.

Panyushkina, I. P. Summer temperature in northeastern Siberia since 1642 reconstructed from tracheids dimensions and cell numbers of *Larix cajanderi* /

I. P. Panyushkina, M. K. Hughes, E. A. Vaganov, M. A. R. Munro // Canadian Journal of Forest Research. – 2003. – No. 33. – P. 1-10.

Pearson K. Note on regression and inheritance in the case of two parents / K. Pearson // Proceedings of the Royal Society of London. – 1895. – No. 58. – P. 240-242.

Pedlar, J. H. A comparison of two approaches for generating spatial models of growing-season variables for Canada / J. H. Pedlar, D. W. McKenney, K. Lawrence, P. Papadopol, M. F. Hutchinson, D. Price // Journal of Applied Meteorology and Climatology. – 2015. – Vol. 54. – No. 2. – P. 506-518.

Peñuelas, J. Phenology feedbacks on climate change / J. Peñuelas, I. Filella // Science. – 2009. – Vol. 324. – No. 5929. – P. 887–888.

Peters, R. L. RAPTOR: Row and position tracheid organizer in R / R. L. Peters, D. Balanzategui, A. G. Hurley, G. von Arx, A. L. Prendin, H. E. Cuny, J. Bjoerklund, D. C. Frank, P. Fonti // Dendrochronologia. – 2018. – No. 47. – P.10-16.

Petit, G. Comparative axial widening of phloem and xylem conduits in small woody plants / G. Petit, A. Crivellaro // Trees. – 2014. – No. 28. – P. 915-921.

Petterle, A. Daylength mediated control of seasonal growth patterns in perennial trees / A. Petterle, A. Karlberg, R. P. Bhalerao // Current Opinion in Plant Biology. – 2013. – Vol. 16. – No. 3. – P. 301-306.

Piao, S. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming / S. Piao, P. Ciais, P. Friedlingstein, P. Peylin, M. Reichstein, S. Luysaert, H. Margolis, J. Fang, A. Barr, A. Chen, A. Grelle, D. Y. Hollinger, T. Laurila, A. Lindroth, A. D. Richardson, T. Vesala // Nature. – 2008. – Vol. 451. – No. 7174. – P. 49–52.

Piper, F. I. Carbon sink limitation and frost tolerance control performance on the tree *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) at the treeline in central Chile / F. I. Piper, L. A. Cavieres, M. Reyes-Díaz, L. J. Corcuera // Plant Ecology. – 2006. – No. 185. – P. 29-39.

Plomion, C. Wood formation in trees / C. Plomion, G. Leprévost, A. Stokes // Plant Physiology. – 2001. – Vol. 127. – No. 4. – P. 1513-1523.

Popkova, M. Modeled tracheidograms disclose drought influence on *Pinus*

sylvestris tree-rings structure from Siberian forest-steppe / M. Popkova, E. A. Vaganov, V. V. Shishov, E. A. Babushkina, S. Rossi, M. V. Bryukhanova, P. Fonti // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – Vol. 9. – Article 1144.

Popov, A. V. Removal of floating timber from the Sayano-Shushenskoe hydrostation reservoir / A. V. Popov, A. I. Shatravskii // *Hydrotechnical Construction*. – 1994. – No. 28. – P. 204-208.

Prendin, A. L. New research perspectives from a novel approach to quantify tracheid wall thickness / A. L. Prendin, G. Petit, M. Carrer, P. Fonti, J. Björklund, G. von Arx // *Tree Physiology*. – 2017. – Vol. 37. – No. 7. – P. 976-983.

Prislan, P. Phenological variation in xylem and phloem formation in *Fagus sylvatica* from two contrasting sites / P. Prislan, J. Gričar, M. de Luis, K. T. Smith, K. Čufar // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2013. – No. 180. – P. 142-151.

Pritzkow, C. Relationship between wood anatomy, tree-ring widths and wood density of *Pinus sylvestris* L. and climate at high latitudes in northern Sweden / C. Pritzkow, I. Heinrich, H. Grudd, G. Helle // *Dendrochronologia*. – 2014. – No. 32. – P. 295-302.

Proseus, T. E. Turgor pressure moves polysaccharides into growing cell walls of *Chara corallina* / T. E. Proseus, J. S. Boyer // *Annals of Botany*. – 2005. – No. 95. – P. 967–979.

Quinn, F. H. A reconstruction of Lake Michigan-Huron water levels derived from tree ring chronologies for the period 1600-1961 / F. H. Quinn, C. E. Sellinger // *Journal of Great Lakes Research*. – 2006. – No. 32. – P. 29-39.

Rathgeber, C. B. Biological basis of tree-ring formation: a crash course / C. B. Rathgeber, H. E. Cuny, P. Fonti // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – Article 734.

Ren, P. Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *Juniperus przewalskii* on the north-eastern Tibetan Plateau? / P. Ren, S. Rossi, J. Gricar, E. Liang, K. Cufar // *Annals of Botany*. – 2015. – Vol. 115. – No. 4. – P. 629–639.

Ren, P. Critical temperature and precipitation thresholds for the onset of xylogenesis of *Juniperus przewalskii* in a semi-arid area of the north-eastern Tibetan

Plateau / P. Ren, S. Rossi, J. J. Camarero, A. M. Ellison, E. Liang, J. Peñuelas // *Annals of Botany*. – 2018. – Vol. 121. – No. 4. – P. 617-624.

Rinn, F. TSAP V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation / F. Rinn. – Heidelberg : RINNTECH, 1996. – 263 p.

Rosell, J. A. Scaling of xylem vessel diameter with plant size: causes, predictions, and outstanding questions / J. A. Rosell, M. E. Olson, T. Anfodillo // *Current Forestry Report*. – 2017. – Vol. 3. – No. 1. – P. 46–59.

Rossi, S. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the Alpine timberline / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo // *IAWA Journal*. – 2006a. – No. 27. – P. 383-394.

Rossi, S. Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, H. Morin, A. Saracino, R. Motta, M. Borghetti // *New Phytologist*. – 2006b. – Vol. 170. – No. 2. – P. 301-310.

Rossi, S. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, V. Carraro // *Oecologia*. – 2007. – Vol. 152. – No. 1. – P 1-12.

Rossi, S. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates / S. Rossi, A. Deslauriers, J. Gričar, J. W. Seo, C. B. Rathgeber, T. Anfodillo, H. Morin, T. Levanic, P. Oven, R. Jalkanen // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008a. – Vol. 17. – No. 6. – P. 696-707.

Rossi, S. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, M. Carrer // *New Phytologist*. – 2008b. – Vol. 177. – No. 1. – P. 199–208.

Rossi, S. Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy / S. Rossi, C. B. Rathgeber, A. Deslauriers // *Annals of Forest Science*. – 2009. – Vol. 66. – No. 2. – Article 206.

Rossi, S. Predicting xylem phenology in black spruce under climate warming / S. Rossi, H. Morin, A. Deslauriers, P.-Y. Plourde // *Global Change Biology*. – 2011. – No. 17. – P. 614-625.

Rossi, S. Causes and correlations in cambium phenology: towards an integrated framework of xylogenesis / S. Rossi, H. Morin, A. Deslauriers // *Journal of Experimental Botany*. – 2012. – Vol. 63. – No. 5. – P. 2117–2126.

Rossi, S. A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere / S. Rossi, T. Anfodillo, K. Čufar, H. E. Cuny, A. Deslauriers, P. Fonti, D. Frank, J. Gričar, A. Gruber, G. M. King, C. Krause, H. Morin, W. Oberhuber, P. Prislan, C. B. K. Rathgeber // *Annals of Botany*. – 2013. – Vol. 112. – No. 9. – P. 1911–1920.

Rossi, S. Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production / S. Rossi, M. J. Girard, H. Morin // *Global Change Biology*. – 2014. – Vol. 20. – No. 7. – P. 2261–2271.

Rossi, S. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere / S. Rossi, T. Anfodillo, K. Čufar, H. E. Cuny, A. Deslauriers, P. Fonti, D. Frank, J. Gričar, A. Gruber, J.-G. Huang, T. Jyske, J. Kašpar, G. King, C. Krause, E. Liang, H. Mäkinen, H. Morin, P. Nöjd, W. Oberhuber, P. Prislan, C. B. K. Rathgeber, A. Saracino, I. Swidrak, V. Treml // *Global Change Biology*. – 2016. – Vol. 22. – No. 11. – P. 3804–3813.

Rovere, A. E. Growth and climatic response of male and female trees of *Austrocedrus chilensis*, a dioecious conifer from the temperate forests of southern South America / A. E. Rovere, M. Aizen, T. Kitzberger // *Ecoscience*. – 2003. – Vol. 10. – No. 2. – P. 195–203.

Rozas, V. Sex-specific, age-dependent sensitivity of tree-ring growth to climate in the dioecious tree *Juniperus thurifera* / V. Rozas, L. DeSoto, J. M. Olano // *New Phytologist*. – 2009. – Vol. 182. – No. 3. – P. 687–697.

Rozenberg, P. Genetic control of stiffness of standing Douglas fir; from the standing stem to the standardized wood sample, relationships between modulus of elasticity and wood density parameters. Part II / P. Rozenberg, A. Franc, C. Mamdy, J. Launay, N. Schermann, J. C. Bastien // *Annals of Forest Science*. – 1999. – Vol. 56. – No. 2. – P. 145–154.

Schrader, J. Polar auxin transport in the wood-forming tissues of hybrid aspen is

under simultaneous control of developmental and environmental signals / J. Schrader, K. Baba, S. T. May, K. Palme, M. Bennett, R. P. Bhalerao, G. Sandberg // PNAS. – 2003. – Vol. 100. – No. 17. – P. 10096-10101.

Schrader, J. A high-resolution transcript profile across the wood-forming meristem of poplar identifies potential regulators of cambial stem cell identity / J. Schrader, J. Nilsson, E. Mellerowicz, A. Berglund, P. Nilsson, M. Hertzberg, G. Sandberg // The Plant Cell. – 2004. – Vol. 16. – No. 9. – P. 2278-2292.

Schweingruber, F. H. Microscopic wood anatomy: structural variability of stems and twigs in recent and subfossil woods from Central Europe / F. H. Schweingruber. – Birmensdorf : WSL, 1990. – 226 p.

Seo, J. W. Optimizing cell-anatomical chronologies of Scots pine by stepwise increasing the number of radial tracheid rows included – Case study based on three Scandinavian sites / J. W. Seo, M. Smiljanić, M. Wilmking // Dendrochronologia. – 2014. – Vol. 32. – No. 3. – P. 205-209.

Shapiro, S. S. A comparative study of various tests for normality / S. S. Shapiro, M. B. Wilk, H. J. Chen // Journal of the American Statistical Association. – 1968. – Vol. 63. – No. 324. – P. 1343-1372.

Simard, S. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands / S. Simard, A. Giovannelli, K. Treydte, M. L. Traversi, G. M. King, D. Frank, P. Fonti // Tree Physiology. – 2013. – Vol. 33. – No. 9. – P. 913-923.

Singh, N. D. Climate control on ring width and intra-annual density fluctuations in *Pinus kesiya* growing in a sub-tropical forest of Manipur, Northeast India / N. D. Singh, R. R. Yadav, N. Venugopal, V. Singh, A. K. Yadava, K. G. Misra, T. B. Singh, C. Sanjita // Trees. – 2016. – Vol. 30. – No. 5. – P. 1711-1721.

Skene, D. S. The period of time taken by cambial derivatives to grow and differentiate into tracheids in *Pinus radiata* D. Don. / D. S. Skene // Annals of Botany. – 1969. – Vol. 33. – No. 2. – P. 253-262.

Skre, O. Growth of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) in response to changing temperature / O. Skre // Forest development in cold climates / J Alden, J. L.

Mastrantonio, S. Ødum. – New York: Plenum Press, 1993. – 65–78 pp.

Speer, J. H. Fundamentals of Tree-Ring Research / J. H. Speer. – Tucson: University of Arizona Press, 2010. – 368 p.

Sperry, J. S. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels / J. S. Sperry, U. G. Hacke, J. Pittermann // American Journal of Botany. – 2006. – Vol. 93. – No. 10. – P. 1490-1500.

Spicer, R. The effects of cambial age and position within the stem on specific conductivity in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sapwood / R. Spicer, B. L. Gartner // Trees. – 2001. – Vol. 15. – No. 4. – P. 222–229.

Stamm, A. J. Density of wood substance, adsorption by wood, and permeability of wood / A. J. Stamm // The Journal of Physical Chemistry. – 1929. – Vol. 33. – No. 3. – P. 398–414.

Sterck, F. J. Persisting soil drought reduces leaf specific conductivity in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and pubescent oak (*Quercus pubescens*) / F. J. Sterck, R. Zweifel, U. Sass-Klaassen, Q. Chowdhury // Tree Physiology. – 2008. – Vol. 28. – No. 4. – P. 529-536.

Swidrak, I. Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought / I. Swidrak, A. Gruber, W. Oberhuber // Trees. – 2014. – Vol. 28. – No. 4. – P. 1161-1171.

Tanino, K. K. Temperature-driven plasticity in growth cessation and dormancy development in deciduous woody plants: a working hypothesis suggesting how molecular and cellular function is affected by temperature during dormancy induction / K.K. Tanino, L. Kalcsits, S. Silim, E. Kendall, G. R. Gray // Plant Molecular Biology. – 2010. – Vol. 73. – No. 1–2. – P. 49–65.

Tardif, J. Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences / J. Tardif, J. J. Camarero, M. Ribas, E. Gutiérrez // Ecological Monographs. – 2003. – Vol. 73. – No. 2. – P. 241–257.

Touchan, R. Precipitation reconstruction for north-western Tunisia from tree rings / R. Touchan, D. M. Meko, A. Aloui // Journal of Arid Environments. – 2008. – No. 72. – P. 1887-1896.

Touchan, R. Millennial precipitation reconstruction for the Jemez Mountains, New Mexico, reveals changing drought signal / R. Touchan, C. Woodhouse, D. M. Meko, C. Allen // *International Journal of Climatology*. – 2011. – No. 31. – P. 896-906.

Uggla, C. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling / C. Uggla, E. J. Mellerowicz, B. Sundberg // *Plant Physiology*. – 1998. – Vol. 117. – No. 1. – P. 113-121.

Uggla, C. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine / C. Uggla, E. Magel, T. Moritz, B. Sundberg // *Plant Physiology*. – 2001. – Vol. 125. – No. 4. – P. 2029-2039.

Vaganov, E. A. The traheidogram method in tree-ring analysis and its application / E. A. Vaganov // *Methods of Dendrochronology. Application in Environmental Sciences* / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. – Dordrecht : Springer, 1990. – P. 63-75.

Vaganov, E. A. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: Images of Past and Future / E.A. Vaganov, M.K. Hughes, A.V. Shashkin. – Berlin, Heidelberg : Springer, 2006. – 354 p.

Vaganov, E. A. How well understood are the processes that create dendroclimatic records? A mechanistic model of the climatic control on conifer tree-ring growth dynamics / E. A. Vaganov, K. J. Anchukaitis, M. N. Evans // *Dendroclimatology. Progress and Prospects* / Eds. M. K. Hughes, T. W. Swetnam, H. F. Diaz. – Springer, 2011. – P. 37-75.

Vanninen, P. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status / P. Vanninen, A. Mäkelä // *Tree Physiology*. – 2000. – Vol. 20. – No. 8. – P. 527-533.

Venegas-González, A. Plasticity in xylem anatomical traits of two tropical species in response to intra-seasonal climate variability / A. Venegas-González, G. von Arx, M. P. Chagas, M. Tomazello Filho // *Trees*. – 2015. – Vol. 29. – No. 2. – P. 423-435.

Vertessy, R. A. Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and

transpiration in a young mountain ash forest / R. A. Vertessy, R. G. Benyon, S. K. O'Sullivan, P. R. Gribben // *Tree Physiology*. – 1995. – Vol. 15. – No. 9. – P. 559–567.

von Arx, G. ROXAS – A new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers / G. von Arx, M. Carrer // *Dendrochronologia*. – 2014. – Vol. 32. – No. 3. – P. 290-293.

von Arx, G. Quantitative wood anatomy – practical guidelines / G. von Arx, A. Crivellaro, A. L. Prendin, K. Čufar, M. Carrer // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – Article 781.

von Arx, G. Quantitative wood anatomy opens a weekly to millennial time window in tree-ring research / G. von Arx, M. Carrer, J. Björklund, P. Fonti // *Geophysical Research Abstracts*. – 2018. – Vol. 20, EGU2018. – 18929 p.

von Oheimb, G. Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: the role of local neighbourhood competition / G. von Oheimb, A. C. Lang, H. Bruelheide, D. I. Forrester, I. Wäsche, M. Yu, W. Härdtle // *Forest Ecology and Management*. – 2011. – Vol. 261. – No. 3. – P. 499–507.

Wang, H. Relationships between tree-ring cell features of *Pinus koraiensis* and climate factors in the Changbai Mountains, Northeastern China / H. Wang, X. Shao, X. Fang, Y. Jiang, C. Liu, Q. Qiao // *Journal of Forestry Research*. – 2017. – Vol. 28. – No. 1. – P. 105-114.

Wheeler, E. A. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions / E. A. Wheeler, P. Baas // *Paleobiology*. – 1993. – Vol. 19. No. 4. – P. 487-498.

Wigley, T. M. L. On the average value of correlated time series, with application in dendrochronology and hydrometeorology / T. M. L. Wigley, K. R. Briffa, P. D. Jones // *Journal of Climate and Applied Meteorology*. – 1984. – Vol. 23. – P. 201-213.

Wilkinson, S. Biophysical modelling of intra-ring variations in tracheid features and wood density of *Pinus pinaster* trees exposed to seasonal droughts / S. Wilkinson, J. Ogée, J. C. Domec, M. Rayment, L. Wingate // *Tree Physiology*. – 2015. – Vol. 35. – No. 3. – P. 305-318.

Wilks, D. S. Statistical methods in the atmospheric sciences / D. S. Wilks. – San Diego: Academic Press, 1995. – 467 p.

Wimmer, R. Use of false rings in Austrian pine to reconstruct early growing season precipitation / R. Wimmer, G. Strumia, F. Holawe // Canadian Journal of Forest Research. – 2000. – Vol. 30. – No. 11. – P. 1691-1697.

Wimmer, R. Wood anatomical features in tree-rings as indicators of environmental change / R. Wimmer // Dendrochronologia. – 2002. – Vol. 20. – No. 1-2. – P. 21–36.

Wodzicki, T. J. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. / T. J. Wodzicki // Journal of Experimental Botany. – 1971. – Vol. 22. – No. 3. – P. 670-687.

Wypych, A. Long-term variability of air temperature and precipitation conditions in the Polish Carpathians / A. Wypych, Z. Ustrnul, D. R. Schmatz // Journal of Mountain Science. – 2018. – Vol. 15. – No. 2. – P. 237-253.

Xu, J. Climate response of cell characteristics in tree rings of *Picea crassifolia* / J. Xu, J. Lu, F. Bao, R. Evans, G. M. Downes // Holzforschung. – 2013. – Vol. 67. – No. 2. – P. 217–225.

Yang, B. New perspective on spring vegetation phenology and global climate change based on Tibetan Plateau tree-ring data / B. Yang, M. He, V. Shishov, I. Tychkov, E. Vaganov, S. Rossi, F. C. Ljungqvisti, A. Bräuning, J. Griesinger // PNAS. – 2017. – Vol. 114. – No. 27. – P. 6966-6971.

Yasue, K. The effects of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climatic factors / K. Yasue, R. Funada, O. Kobayashi, J. Ohtani // Trees. – 2000. – Vol. 14. – No. 4. – P. 223-229.

Zalloni, E. Climatic signals from intra-annual density fluctuation frequency in Mediterranean pines at a regional scale / E. Zalloni, M. de Luis, F. Campelo, K. Novak, V. De Micco, A. Di Filippo, J. Vieira, C. Nabais, V. Rozas, G. Battipaglia // Frontiers in Plant Science. – 2016. – Vol. 7. – Article 579.

Zhang, J. Cambial phenology in *Juniperus przewalskii* along different altitudinal gradients in a cold and arid region / J. Zhang, X. Gou, N. Pederson, F. Zhang, H. Niu,

S. Zhao, F. Wang // *Tree Physiology*. – 2018. – Vol. 38. – No. 6. – P. 840-852.

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.

Ziaco, E. Climatic influences on wood anatomy and tree-ring features of Great Basin conifers at a new mountain observatory / E. Ziaco, F. Biondi, S. Rossi, A. Deslauriers // *Applications in Plant Sciences*. – 2014. – Vol. 2. – No. 10. – Article 1400054.

Ziaco, E. Tree growth, cambial phenology, and wood anatomy of limber pine at a Great Basin (USA) mountain observatory / E. Ziaco, F. Biondi // *Trees*. – 2016. – Vol. 30. – No. 5. – P. 1507-1521.

Ziaco, E. Wood cellular dendroclimatology: testing new proxies in Great Basin bristlecone pine / E. Ziaco, F. Biondi, I. Heinrich // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – No. 7. – Article 1602.

Ziaco, E. Moisture-driven xylogenesis in *Pinus ponderosa* from a Mojave Desert mountain reveals high phenological plasticity / E. Ziaco, C. Truettner, F. Biondi, S. Bullock // *Plant, Cell and Environment*. – 2018. – Vol. 41. – No. 4. – P. 823–836.

Ziaco, E. New perspectives on sub-seasonal xylem anatomical responses to climatic variability / E. Ziaco, E. Liang // *Trees*. – 2019. – Vol. 33. – No. 4. – P. 973–975.

Zobel, B. J. Wood variation – its causes and control / B. J. Zobel, J. P. van Buijtenen. – Berlin, Heidelberg : Springer-Verlag, 1989. – 363 p.

Zobel, B. J. Juvenile wood in forest trees / B. J. Zobel, J. R. Sprague. – Springer: Berlin, 1998. – 304 p.

Zobel, B. J. Genetics of wood production / B. J. Zobel, J. B. Jett. – Springer, 2012. – 337 p.