

DOI 10.17516/1997-1389-0382

УДК 630\*561.24:582.475(571.513)

## **Detailing the Climatic Response of Wood Anatomical Traits and Xylogenesis Phenology of Scots Pine in the Forest-Steppes of Southern Siberia**

**Anastasia V. Demina<sup>a</sup>,  
Dina F. Zhirnova<sup>\*a</sup>, Liliana V. Belokopytova<sup>a</sup>,  
Keshav K. Upadhyay<sup>b</sup> and Elena A. Babushkina<sup>a</sup>**

*<sup>a</sup>Khakass Technical Institute  
Siberian Federal University  
Abakan, Russian Federation*

*<sup>b</sup>Mizoram University  
Aizwal, India*

Received 03.04.2022, received in revised form 23.05.2022, accepted 21.06.2022

**Abstract.** Semi-arid forests of continental Asia are sensitive to the moisture deficit, and, thus, tree rings in these regions can serve as long-term climatic proxies. At the same time, wood anatomy is promising for detailing the recorded climatic signal and as an indicator of the phenology of xylogenesis. In this study, we compared the sets of chronologies obtained using a new method of indexing for mean and maximum values of the radial cell size,  $D$ , and the cell wall thickness,  $CWT$ , of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the forest-steppe habitats of Khakassia (southern Central Siberia), and southern Buryatia (Eastern Siberia), where climate is more continental and harsh. During indexing, the nonlinear dependences of  $D$  and  $CWT$  on cell number in the radial row of the ring,  $N$ , were removed to divide the climatic signal into the components recorded during the consecutive stages of xylogenesis. The stability of the  $N$  dependence was confirmed for radial growth (linear function, close to direct proportionality,  $R^2 > 0.93$ ),  $D$ , and  $CWT$  (negative exponential function with saturation,  $R^2 = 0.11–0.83$ ). The adaptation of pine wood to the climatic peculiarities of south Buryatia is evident as the smaller tracheid size but thicker cell walls compared with Khakassia. The response of radial growth and indexed cell chronologies to temperature and precipitation is similar in both regions, but in Buryatia the response to temperature is less pronounced (since the summer is cooler) and the main maxima of dendroclimatic correlations are shifted to later periods. It has been suggested that the delay in the onset of pine xylogenesis in Buryatia

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: dina-zhirnova@mail.ru  
ORCID: 0000-0002-5189-5700 (Zhirnova D.); 0000-0002-8475-7304 (Belokopytova L.); 0000-0002-5519-1225 (Upadhyay K.); 0000-0002-1355-4307 (Babushkina E.)

is rather associated with the dry weather in May–June than with lower temperatures, and during all of the growth season, phenological shifts are maintained by internal mechanisms and spatial differences between provenances.

**Keywords:** Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), tree rings, quantitative wood anatomy, climatic signal.

**Acknowledgements.** The reported study was funded by RFBR (project No. 20–016–00049) and the Ministry of Science and Higher Education, RF (FSRZ-2020–0010).

---

Citation: Demina A. V., Zhirnova D. F., Belokopytova L. V., Upadhyay K. K., Babushkina E. A. Detailing the climatic response of wood anatomical traits and xylogenesis phenology of Scots pine in the forest-steppes of southern Siberia. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2022, 15(2), 183–201. DOI: 10.17516/1997-1389-0382

---

## Детализация климатического отклика анатомических параметров древесины и фенологии ксилогенеза сосны обыкновенной в лесостепях юга Сибири

А. В. Демина<sup>а</sup>, Д. Ф. Жирнова<sup>а</sup>,  
Л. В. Белокопытова<sup>а</sup>, К. К. Упадхай<sup>б</sup>, Е. А. Бабушкина<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Хакасский технический институт –  
филиал Сибирского федерального университета  
Российская Федерация, Абакан

<sup>б</sup>Университет Мизорама  
Индия, Аиджал

---

**Аннотация.** Чувствительность к недостатку увлажнения семиаридных лесов континентальной Азии позволяет использовать годовые кольца деревьев этих регионов как косвенные источники климатических данных. При этом использование анатомии древесины перспективно для детализации записанного климатического сигнала и как индикатор фенологии ксилогенеза. В данном исследовании сравнили полученные с помощью нового оригинального метода индексации наборы хронологий средних и максимальных значений радиального размера клеток  $D$  и толщины клеточной стенки  $CWT$  сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) из лесостепных местообитаний Хакасии (юг Средней Сибири) и юга Бурятии (Восточная Сибирь), где климат более континентальный и суровый. При индексации проведено удаление нелинейных зависимостей  $D$  и  $CWT$  от количества клеток в радиальном ряду  $N$  для разделения компонент климатического сигнала, записанных в течение последовательных стадий ксилогенеза. Стабильность зависимостей от  $N$  подтверждена для радиального прироста (линейная, близкая к прямой пропорциональности,  $R^2 > 0,93$ ),  $D$  и  $CWT$  (отрицательная экспонента с насыщением,  $R^2 = 0,11–0,83$ ). Приспособление древесины сосны к особенностям климата на юге Бурятии проявляется в меньших размерах

трахеид, но более толстых клеточных стенках по сравнению с Хакасией. Отклик радиального прироста и индексированных клеточных хронологий на температуру и осадки аналогичен в обоих регионах, но в Бурятии менее выражен отклик на температуру (так как менее жаркое лето) и основные максимумы дендроклиматических корреляций сдвинуты на более поздние сроки. Выдвинуто предположение, что задержка начала ксилогенеза сосны в Бурятии связана не столько с более низкими температурами, сколько с засушливостью мая-июня, а к концу сезона фенологические сдвиги поддерживаются за счет внутренних механизмов и пространственного различия между климатипами.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), годовичные кольца, количественная анатомия древесины, климатический сигнал.

**Благодарности.** Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект 20–016–00049) и Министерства образования и науки РФ (проект FSRZ-2020–0010).

---

Цитирование: Демина, А. В. Детализация климатического отклика анатомических параметров древесины и фенологии ксилогенеза сосны обыкновенной в лесостепях юга Сибири / А. В. Демина, Д. Ф. Жирнова, Л. В. Белокопытова, К. К. Упадхай, Е. А. Бабушкина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(2). С. 183–201. DOI: 10.17516/1997-1389-0382

---

## Введение

Особенности роста и развития лесных экосистем в континентальном умеренном поясе Центральной Азии характеризуются дефицитом увлажнения в течение сезона роста в сочетании с широким диапазоном изменчивости температур (Алисов, 1956; Rivas-Martínez et al., 2002; Dulamsuren et al., 2009, 2014). В таких условиях деревья постоянно находятся на грани стресса, а нестабильность осадков увеличивает риск засух (Davi et al., 2010; Fang et al., 2010; Babushkina et al., 2019a; Zhirnova et al., 2020; Demina et al., 2022). Особенный интерес здесь вызывает сибирский лесостепной экотон, который может быть необычайно чувствительным к изменению климата из-за прогнозируемой скорости потепления выше среднего (Gordon et al., 2000; Чебакова, Парфенова, 2006; Groisman, Gutman, 2012; Liu et al., 2013; Churakova et al., 2020), влекущей за собой увеличение интенсивности и частоты экстремальных климатических событий, в том числе засух (Tabakova et al., 2020).

Все это позволяет получать высокочувствительные к таким колебаниям древесно-кольцевые хронологии и использовать их как косвенные источники информации о климатической динамике (Esper et al., 2016; Riechelmann, Gouw-Bouman, 2019; Ljungqvist et al., 2020). Однако ширина годовичных колец как интегральная характеристика с погодичным разрешением обобщает климатический отклик за весь сезон, не позволяя судить о его внутрисезонной изменчивости (Büntgen, 2019). Поэтому рассмотрение других характеристик годовичных колец дает возможность получить более детализированную информацию для дендроклиматического анализа за короткие внутрисезонные временные интервалы (Panyushkina et al., 2003; Fonti et al., 2010; Wang et al., 2011). В частности, среди анатомических параметров клеток древесины использование результирующих характеристик последовательных этапов ксилогенеза может обеспечить высокое временное разрешение (Castagneri et al., 2017; Belokopytova et al., 2019).

Детализация климатического отклика может помочь выявить механизмы влияния пространственных и/или временных климатических изменений (градиентов, трендов и флуктуаций) и на фенологию ксилогенеза. В частности, последствия изменения климата включают в себя фенологические сдвиги, влияющие на рост и продуктивность деревьев вплоть до риска их гибели (Borchert et al., 2002; Menzel, 2002; Cleland et al., 2007; Rich et al., 2008; Misson et al., 2011; Swidrak et al., 2013; Allen et al., 2015 и др.). Поэтому понимание механизмов климатического воздействия, выявление критических временных интервалов роста и развития растений важны для оценки стратегии адаптации древесных видов и сдвига границ их ареалов.

В частности, хронологии анатомических параметров древесины сосны обыкновенной на нижней границе произрастания длительностью более 250 лет, полученные для семи-аридного региона Южной Сибири, Хакасско-Минусинской котловины, и предложенный

новый метод их индексирования позволили разделить зарегистрированный на последовательных этапах ксилогенеза климатический сигнал (Babushkina et al., 2021). В данном исследовании проводится сравнение взаимосвязей между параметрами анатомической структуры древесины и особенностей климатического отклика их индексированных хронологий для сосны обыкновенной, произрастающей в сходных условиях, но в расположенных на большом расстоянии регионах – Хакасии (данные Babushkina et al., 2021) и юге Бурятии.

## Материалы и методы

### Район исследования

Районами исследования являются межгорные долины Южной Сибири – подножие хребтов Селенгинского среднегорья Западного Забайкалья на юге Республики Бурятия и Хакасско-Минусинская котловина в Республике Хакасия (рис. 1). Расстояние между сравниваемыми регионами составляет около 1000 км в широт-

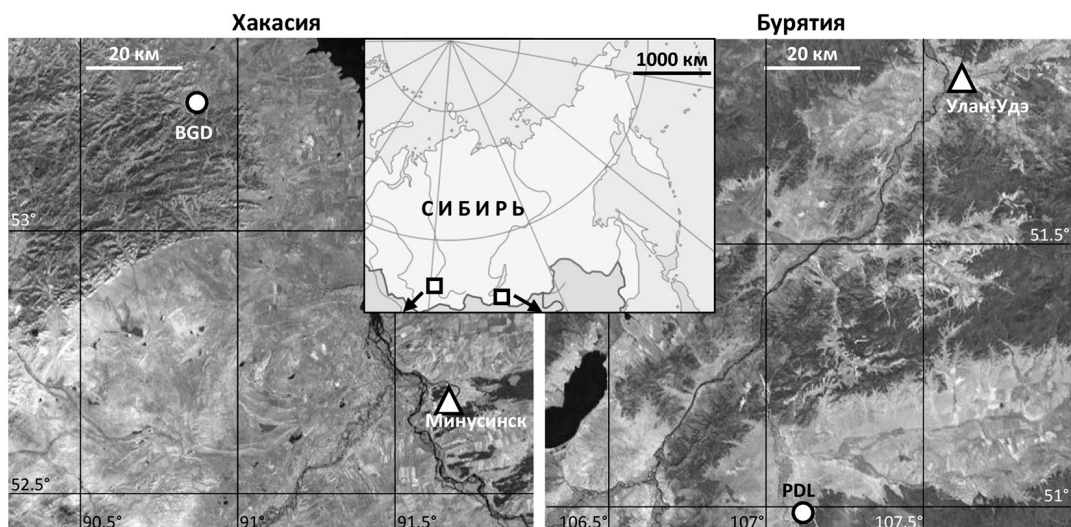


Рис. 1. Районы исследования: расположение участков сбора материала (круги) и метеостанций (треугольники) на спутниковой карте местности (Google ©). На карте-врезке показано расположение районов исследования (квадраты) в Сибири

Fig. 1. Study areas: location of sampling sites (circles) and climatic stations (triangles) on a satellite map of the area (Google ©). The inset map shows the locations of study areas (squares) within Siberia

ном направлении. На Селенгинском среднегорье хребты невысоки (до 1300–1800 м н.у.м.) и вытянуты в основном в северо-восточном или восточно-северо-восточном направлении (Demina et al., 2017; Belokopytova et al., 2018). Хакасско-Минусинскую котловину окружают более высокие горные системы – Кузнецкий Алатау (2200 м н.у.м.), Западный и Восточный Саян (до 3200–3500 м н.у.м.). Континентальный климат и горный рельеф обеспечили своеобразие растительного покрова в регионах. Котловины покрыты степями, окружающие хребты – светлохвойной тайгой, представленной преимущественно сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.).

Континентальность климата региона характеризуется большими суточными и годовыми амплитудами температур с суровой зимой и довольно жарким летом, небольшим количеством и неравномерным пространственно-временным распределением осадков (Алисов, 1956; Жуков, 1960; Фадеева, 1963). В данном исследовании использованы климатические ряды метеостанций «Улан-Удэ» (51.8°N 107.6°E) и «Шира» (54.5°N 89.9°E). Детальное количественное сравнение климатического режима этих двух регионов приведено в работе Demina et al. (2022). В целом, в Южной Бурятии наблюдается более выраженная континентальность климата за счет сильных зимних морозов, но и лето менее жаркое, чем в Хакасско-Минусинской котловине, поэтому весна наступает в среднем на неделю позже, а осень на несколько дней раньше. В то же время осадки в Южной Бурятии гораздо более сконцентрированы во второй половине вегетационного сезона, конец весны и начало лета весьма засушливы.

#### *Получение и обработка данных годовых колец*

Сбор дендрохронологического материала (кernов, взятых с использованием воз-

растных буравов) на юге Бурятии был произведен в окрестностях села Подлопатки (PDL; 51.0°N 107.1°E) на юго-востоке Тугнуйской котловины, в сосновом разнотравно-мертвопокровном лесу на песчаных почвах. В Хакасии образцы получены вблизи села Боград (BGD; 54.2°N 90.8°E) в предгорьях Батеневского кряжа Кузнецкого Алатау, в лиственнично-березово-сосновом злаково-разнотравном древостое на суглинистых серых лесных почвах. Оба участка расположены в пределах лесостепного экотона. Выбор модельных деревьев осуществлялся по общепринятой методике (Шиятов и др., 2000). Предпочтение отдавалось прямоствольным деревьям без признаков угнетения, механических повреждений и других неклиматических воздействий.

Керны были взяты, обработаны и датированы с использованием стандартных дендрохронологических методов (Stokes, Smiley, 1968; Cook, Kairiukstis, 1990). Измерения ширины годовых колец (TRW) проведены на измерительной установке LINTAB 5 с применением специализированного пакета TSAP Win с точностью 0,01 мм (Rinn, 2003). Датировка (определение календарного года каждого кольца) подтверждалась кросс-корреляционным анализом в специализированной программе COFECHA (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001). Далее проводилась процедура стандартизации (индексации) с помощью программы ARSTAN (Cook, Krusic, 2005), причем удаляемые длительные тренды описывали кубическими сглаживающими сплайнами с шириной окна 67 % длины каждого ряда измерений. После индексации делением измеренных рядов на возрастные кривые, индивидуальные ряды обобщили взвешенной средней для получения локальной стандартной хронологии.

Для анатомических измерений из полной выборки отобрали керны, характеризующиеся

камбиальным возрастом (количеством годичных колец от коры до сердцевины) не менее 100 лет, имеющие механическую целостность и высокие корреляции индивидуальных рядов TRW с локальной хронологией. В Бурятии было отобрано 5 образцов, в Хакасии – 7. Для получения из них поперечных срезов толщиной 12–14 мкм был использован ротационный микротом (Microm HM 340 E; Thermo Fisher Scientific, США). Срезы окрашивали 1%-ным раствором сафранина и астра блю, обезвоживали в растворах этанола с возрастающей концентрацией, промывали ксилолом и помещали на предметное стекло в канадский бальзам (Gärtner, Schweingruber, 2013).

Микрофотографии срезов получали при помощи цифровой камеры (ProgRes Gryphax Subra, Jenoptik GmbH, Германия), установленной на оптическом микроскопе с двухсоткратным увеличением (BX43, Olympus, Япония). При проведении анатомического анализа были измерены годичные кольца за период 1952–2014 гг. с помощью программы Lineyka (Силкин, 2010). Для пяти радиальных рядов клеток в каждом годичном кольце (Seo et al., 2014) измерили количество клеток в ряду (N), радиальный размер (D) и толщину клеточной стенки (CWT) (Ваганов и др., 1985; Larson,

1994). Для корректного усреднения данных отдельных радиальных рядов клеток в каждом кольце каждого индивидуального дерева по всем пяти рядам рассчитали среднее количество клеток и применили процедуру сжатия / растяжения рядов измерений D и CWT к этому N (Ваганов и др., 1985; Vaganov, 1990).

На следующем этапе для каждого кольца по полученным усредненным трахеидограммам были рассчитаны максимальное (Dmax) и среднее (Dmean) значения радиального размера клеток, максимальное (CWTmax) и среднее (CWTmean) значения толщины клеточной стенки (рис. 2). Для этих характеристик были сформированы «клеточные» хронологии для каждого индивидуального дерева. Помимо этого, рассчитали индивидуальные ряды TRW как суммы D для всех клеток и использовали их для перекрестного датирования рядов анатомических измерений с соответствующими измерениями на LINTAB. Следует отметить, что для обоих регионов в полной выборке деревьев наблюдалось малое количество выпавших колец (< 0,1 %), в том числе одно выпавшее кольцо в выбранном для анатомических измерений образце в Бурятии. В Хакасии анатомические измерения выпавших колец не содержали, самые узкие из из-

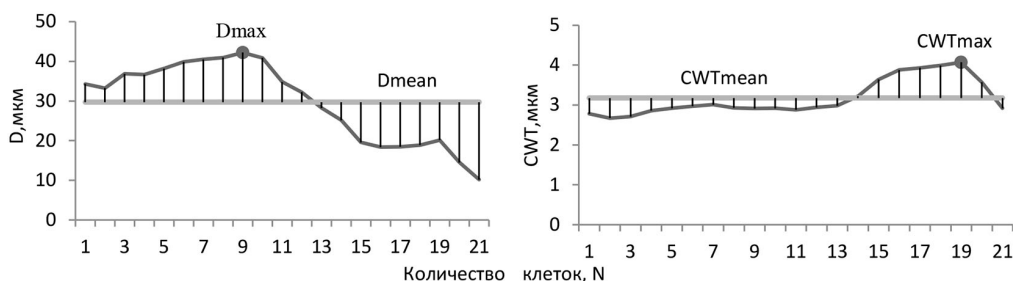


Рис. 2. Схема получения средних Dmean, CWTmean и максимальных Dmax, CWTmax значений радиального размера клетки D и толщины клеточной стенки CWT (на примере усредненных трахеидограмм D и CWT годичного кольца 1960 г., дерево № 5 участка на юге Бурятии)

Fig. 2. Scheme for obtaining mean values Dmean and CWTmean and maximum values Dmax and CWTmax of radial cell size D and cell wall thickness CWT (averaged tracheidograms D and CWT of the tree ring in 1960, tree No. 5, sampling site in the South Buryatia, used as an example)

меренных колец в обоих регионах состояли из 2–3 клеток.

Для каждого индивидуального дерева индексы были рассчитаны делением измеренных значений на модельные ( $D_{\text{mean\_ind}} = D_{\text{mean\_raw}} / D_{\text{mean}(N)}$ ) и т.д., где *ind* – значение индекса, *raw* – измеренное значение) аналогично удалению возрастных длительных трендов при индексировании TRW в дендрохронологии. На основе этих индивидуальных индексированных рядов усреднением получили обобщенные локальные индексированные хронологии рассматриваемых анатомических характеристик.

Для анализа взаимосвязей параметров годичного кольца между собой и с климатическими факторами использовали корреляционный анализ (парные коэффициенты корреляции Пирсона), линейные и нелинейные регрессионные функции. Для зависимостей анатомических характеристик от количества клеток в кольце были использованы экспоненциальные функции  $D = D_{\text{min}} + (D_{\text{as}} - D_{\text{min}}) \cdot (1 - e^{-a \cdot N})$ ;  $CWT = CWT_{\text{min}} + (CWT_{\text{as}} - CWT_{\text{min}}) \cdot (1 - e^{-a \cdot N})$ , где  $D_{\text{min}}$ ,  $CWT_{\text{min}}$  – минимальные значения, соответствующие камбиальным клеткам;  $D_{\text{as}}$ ,  $CWT_{\text{as}}$  – асимптотические, оптимальные значения, характерные для широких колец; *a* – числовой коэффициент, регулирующий нелинейность кривой. Для детализации климатического отклика были использованы скользящие ряды температуры и осадков с окном 21 день и шагом 1 день в течение вегетационного сезона. Такая ширина окна хорошо показала себя в дендроклиматическом анализе анатомических параметров древесины ранее (Babushkina et al., 2019b; Belokopytova et al., 2019).

## Результаты

В данном исследовании зависимость  $TRW(N)$  близка к прямо пропорциональной,

так как свободный член в обоих регионах не превышает 0,14 мм (рис. 3; Babushkina et al., 2021), и не является статистически значимо на уровне  $p < 0,05$  отличающимся от нуля во всех полученных моделях. Близкий к единице для всех деревьев коэффициент детерминации этой линейной регрессии (0,93–0,99) указывает на высокую достоверность полученных моделей и близость наблюдаемой взаимосвязи к строго линейной функциональной зависимости. Числовой коэффициент при *N*, являющийся оценкой среднего значения радиального размера клеток, варьирует для отдельных деревьев в Южной Бурятии в пределах 31,1–33,8 мкм, в Хакасии диапазон составляет 30,3–35,6 мкм; для локальной выборки значения также близки: 32,6 и 32,2 мкм соответственно.

Зависимости размера клеток и толщины клеточной стенки от количества клеток *N* в кольце хорошо описываются отрицательной экспоненциальной функцией (рис. 4). Быстрое увеличение *D* и утолщение *CWT* с ростом числа клеток, наблюдающееся в узких кольцах, постепенно переходит в стабильные значения в широких кольцах, т.е. при больших *N*. После подбора числовых параметров моделей (таблица) коэффициенты корреляции модельных значений с фактическими измерениями составляют от 0,33 до 0,91. В Бурятии по сравнению с Хакасией (Babushkina et al., 2021) относительно низкие корреляции наблюдаются чаще; тем не менее они все значимы на уровне  $p < 0,05$ . В среднем по локальной выборке оптимальные размеры клеток в Бурятии меньше (в Бурятии 42,8 и 29,7 мкм для максимального и среднего размера клеток соответственно при 43,7 и 32,0 мкм в Хакасии); оптимальные значения для *CWT*, напротив, выше (5,3 и 3,1 мкм для  $CWT_{\text{max}}$  и  $CWT_{\text{mean}}$  соответственно при 4,6 и 3,0 мкм в Хакасии).

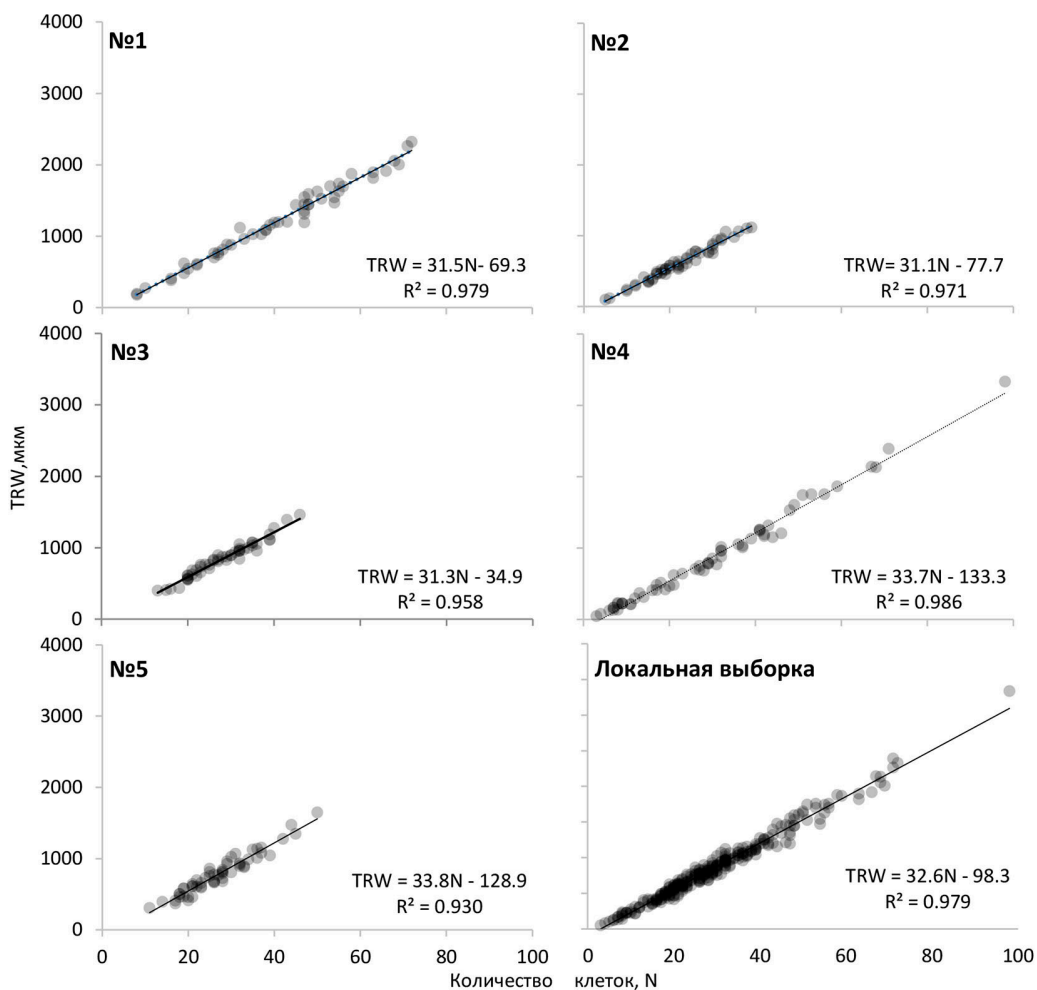


Рис. 3. Зависимость ширины годичного кольца TRW от количества клеток N для индивидуальных деревьев и всей локальной выборки на примере участка на юге Бурятии

Fig. 3. Dependence of the tree-ring width TRW on the number of cells N for individual trees and the entire local sample, with the sampling site in the South Buryatia used as an example

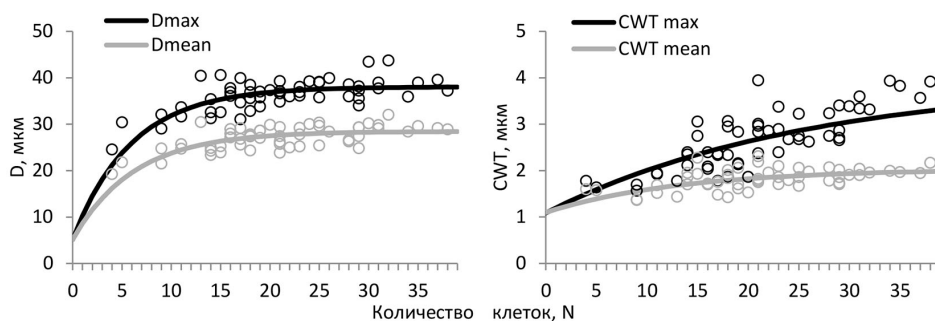


Рис. 4. Зависимость средних и максимальных значений клеточных характеристик D и CWT от количества клеток N на примере дерева № 2, участок на юге Бурятии

Fig. 4. Dependence of the mean and maximum values of cell characteristics D and CWT on the number of cells N, with tree No. 2, sampling site in the South Buryatia, used as an example



Таблица. Числовые параметры уравнений зависимостей анатомических характеристик от количества клеток:  $D_{\min}$ ,  $CWT_{\min}$  – минимальные значения при  $N=0$ ;  $D_{\text{as}}$ ,  $CWT_{\text{as}}$  – асимптотические, оптимальные значения;  $a$  – числовой коэффициент, регулирующий нелинейность кривой.  $R$  – коэффициент корреляции моделированного ряда и фактических измерений;  $R^2$  – коэффициент детерминации модели. Для участка в Хакасии приведены данные из Babushkina et al. (2021)

Table. Numerical parameters of the equations of cell number dependences of anatomical characteristics:  $D_{\min}$ ,  $CWT_{\min}$ , minimum values at  $N=0$ ;  $D_{\text{as}}$ ,  $CWT_{\text{as}}$ , asymptotic, optimal values;  $a$ , numerical coefficient regulating curve nonlinearity.  $R$ , correlation coefficient between model series and actual measurements;  $R^2$ , determination coefficient of model. For the site in Khakassia, presented data are from Babushkina et al. (2021)

Дерево	Dmax					Dmean				
	$D_{\min}$ , МКМ	$D_{\text{as}}$ , МКМ	$a$	$R$	$R^2$	$D_{\min}$ , МКМ	$D_{\text{as}}$ , МКМ	$a$	$R$	$R^2$
Юг Бурятии										
№ 1	5,2	42,15	0,14	0,61	0,37	5,2	29,88	0,17	0,51	0,26
№ 2		38,04	0,17	0,70	0,49		28,45	0,16	0,68	0,46
№ 3		49,42	0,14	0,35	0,12		30,62	0,16	0,33	0,11
№ 4		41,76	0,16	0,66	0,44		29,23	0,16	0,69	0,48
№ 5		42,86	0,13	0,35	0,12		30,44	0,11	0,39	0,15
Хакасия										
№ 1	7	43	0,17	0,59	0,35	7	32	0,12	0,54	0,29
№ 2		43	0,14	0,48	0,23		32	0,12	0,53	0,28
№ 3		45	0,10	0,61	0,37		33	0,10	0,59	0,35
№ 4		41	0,25	0,69	0,48		31	0,22	0,66	0,44
№ 5		45	0,13	0,78	0,61		34	0,13	0,73	0,53
№ 6		43	0,11	0,74	0,55		30	0,11	0,74	0,55
№ 7		46	0,14	0,71	0,50		32	0,15	0,71	0,50
	CWTmax					CWTmean				
	$CWT_{\min}$ , МКМ	$CWT_{\text{as}}$ , МКМ	$a$	$R$	$R^2$	$CWT_{\min}$ , МКМ	$CWT_{\text{as}}$ , МКМ	$a$	$R$	$R^2$
Юг Бурятии										
№ 1	1,1	6,3	0,04	0,85	0,72	1,1	3,2	0,06	0,68	0,46
№ 2		4,0	0,04	0,79	0,62		2,0	0,07	0,53	0,28
№ 3		5,4	0,04	0,78	0,61		3,3	0,04	0,67	0,45
№ 4		6,0	0,04	0,91	0,83		3,6	0,08	0,84	0,71
№ 5		4,6	0,09	0,50	0,25		3,3	0,11	0,47	0,22
Хакасия										
№ 1	1,5	4,0	0,07	0,72	0,52	1,5	2,6	0,12	0,54	0,29
№ 2		4,4	0,05	0,81	0,66		3,0	0,04	0,76	0,58
№ 3		4,5	0,06	0,79	0,62		3,0	0,06	0,63	0,40
№ 4		4,5	0,06	0,69	0,48		3,5	0,06	0,41	0,17
№ 5		4,7	0,06	0,69	0,48		3,0	0,05	0,58	0,34
№ 6		5,7	0,05	0,85	0,72		3,3	0,06	0,74	0,55
№ 7		4,3	0,05	0,86	0,74		2,8	0,04	0,80	0,64

Индексирование анатомических параметров позволило получить их локальные хронологии (рис. 5), статистически независимые от продукции клеток и ширины годичных колец. Дендроклиматический анализ полученного набора индексированных хронологий проводился для мая–сентября (вегетационный сезон) за общий период 1959–2008 гг. (рис. 6). Согласно полученным данным, принципиальная картина климатического отклика сходна для обоих засушливых регионов, основные различия отмечаются в интенсивности и в сдвиге сезонности отклика на более позд-

ние даты в исследуемых сосновых лесах юга Бурятии. TRW положительно коррелирует с осадками с конца мая до конца июля, т.е. более позднее начало и большая длительность, чем в Хакасии, где отклик зарегистрирован в течение мая и первой половины июня. Отрицательный отклик на температуру в отличие от лесостепи Хакасии в Бурятии не выражен, но положительная корреляция с температурой отмечена в августе. Для исходных измерений показателей диаметра клетки  $D_{max}$  и  $D_{mean}$  климатический отклик сходен с TRW, но после индексирования картина выглядит иначе.

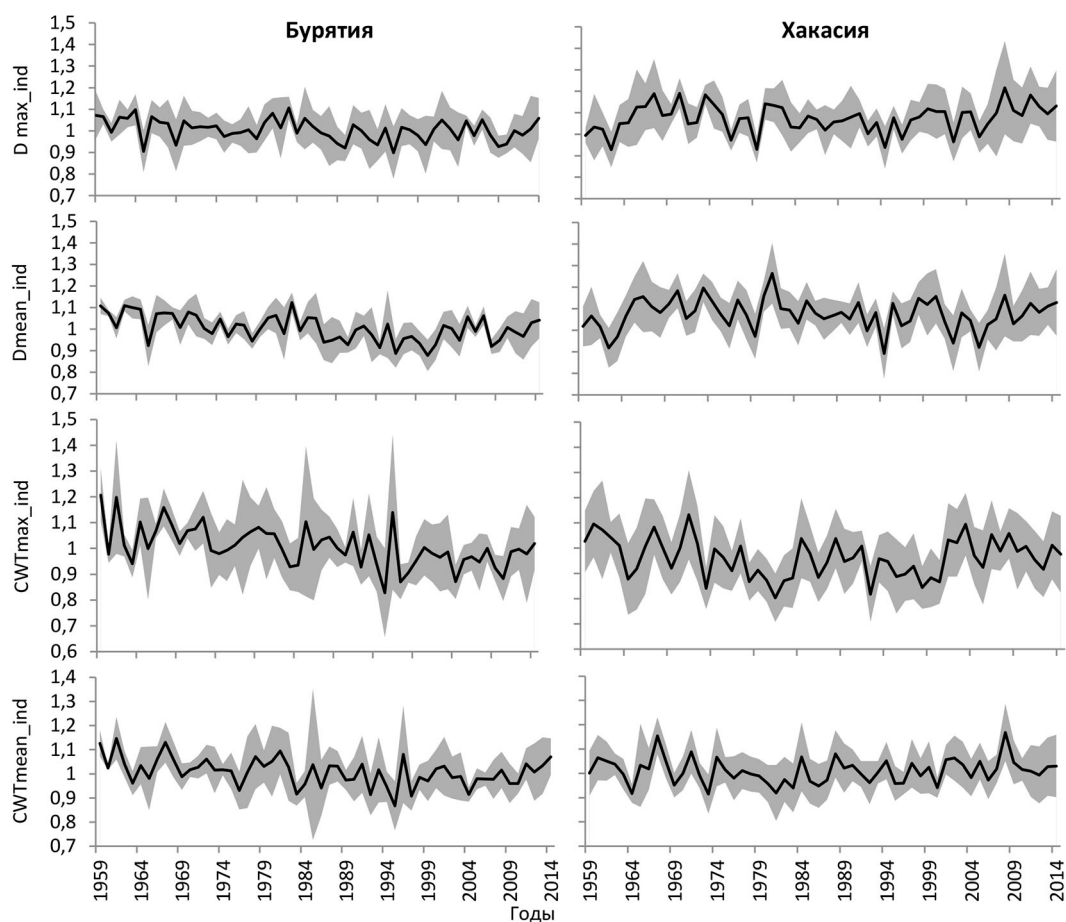


Рис. 5. Локальные индексированные хронологии анатомических характеристик за общий период (1959–2014 гг.). Области показаны стандартные отклонения для каждого календарного года

Fig. 5. Local indexed chronologies of anatomical characteristics for their common period (1959–2014). Shaded areas represent standard deviations for each calendar year

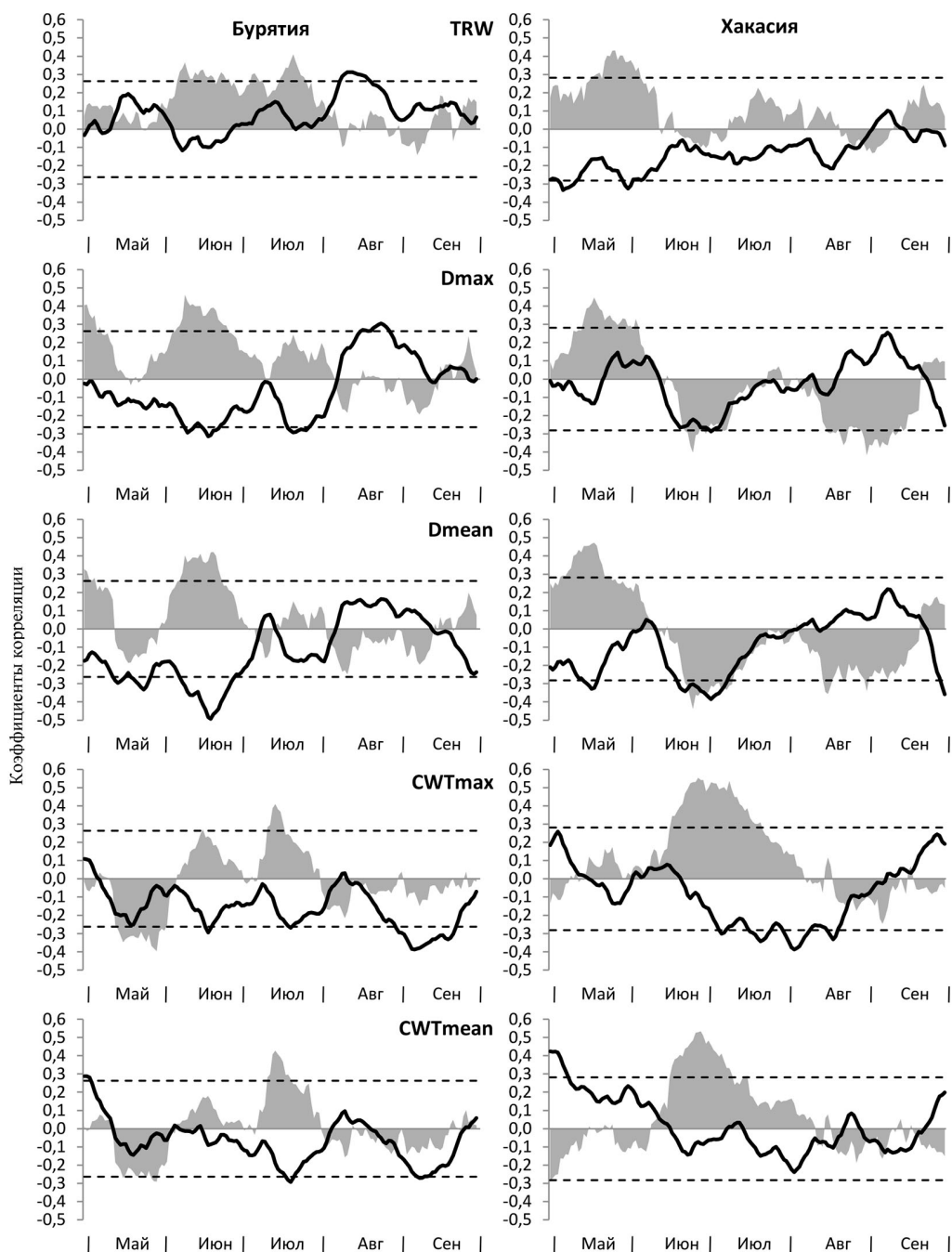


Рис. 6. Климатический отклик характеристик годичного кольца: корреляции индексированных древесно-кольцевых хронологий со скользящими рядами температуры (линии) и осадков (области), рассчитанными из суточных данных с окном 21 день и шагом 1 день за 1959–2008 гг. Горизонтальными штриховыми линиями показан уровень значимости коэффициентов корреляции  $p=0,05$

Fig. 6. Climatic response of tree-ring characteristics: correlations of indexed tree-ring chronologies with moving series of temperature (lines) and precipitation (areas) calculated from daily data with 21-day window and 1-day step for 1959–2008. The horizontal dashed lines represent the significance level  $p=0.05$  of the correlation coefficients

Формирование более крупных клеток в Бурятии наблюдается в первую очередь при более влажных и прохладных условиях в середине июня (реакция также сдвинута почти на месяц позднее, чем в условиях Хакасии). Показатели толщины клеточной стенки в Бурятии зависят от количества осадков середины июля, а отрицательная зависимость от температуры воздуха конца вегетационного сезона, сильнее выраженная у  $CWT_{max}$ , максимальна в начале сентября (отставание от Хакасии на 2–3 недели). В обеих хронологиях  $CWT_{mean}$  и  $CWT_{max}$  такая сезонность отклика более выражена после индексирования.

### Обсуждение

Ширину годичного кольца, очевидно, можно аналитически определить как сумму радиальных размеров клеток в радиальном ряду. Однако изменчивость размера трахеид жестко ограничена необходимостью баланса между проводимостью и устойчивостью трахеид к дисфункции (Fromm, 2013; Fonti, Babushkina, 2016; ср. также вариацию радиального прироста и анатомических характеристик в Babushkina et al., 2021). Мы полагаем, что, несмотря на существенные различия между регионами как в количестве выпадающих осадков, так и в температурах вегетационного сезона (Demina et al., 2022), расположение исследуемых участков на семиаридной лесостепной границе произрастания сосны является индикатором сходной степени дефицита увлажнения и, соответственно, требованиями к гидравлической архитектуре взрослых сосен. С учетом крайней чувствительности водопроводящей функции к изменению размеров люмена (Tyree, Ewers, 1991) это объясняет узость наблюдаемого в данном исследовании диапазона колебаний числовых коэффициентов функций  $TRW(N)$  при сравнении индивидуальных деревьев и сход-

ство этого диапазона для рассматриваемых регионов. В то же время количество клеток в годичном кольце варьирует в широких пределах – от нуля (выпавшие кольца) или 2–3 клеток до сотни и более трахеид в особенно благоприятные годы (см. рис. 3). Сочетание такой высокой изменчивости продукции клеток с функциональными ограничениями их размера обеспечивает практически прямую пропорциональность  $TRW(N)$ , которая для отдельных дендрохронологических полигонов была зарегистрирована уже несколько десятилетий назад (Ваганов и др., 1985).

Рассчитанные в данном исследовании аналитические оценки зависимостей параметров годичного кольца сосны с продукцией клеток на юге Бурятии и в Хакасии сравнимы по статистическим характеристикам экспоненциальной взаимосвязи и числовым значениям коэффициентов. Эта общность демонстрирует стабильность выявленных внутренних взаимосвязей как минимум в широких географических масштабах, поскольку условия места произрастания (нижняя граница леса) и видовая принадлежность в сравниваемых случаях совпадают. Нелинейность функций  $D(N)$  и  $CWT(N)$  обеспечивается компромиссом между синхронным подавлением всех стадий продукции и дифференцировки трахеид при экстремальном стрессе в узких кольцах и оптимумом анатомической структуры, достигаемым при благоприятных климатических условиях в широких кольцах. Различия между регионами в оптимальных значениях  $D$  и  $CWT$  хоть и невелики, но стабильны (наблюдаются для всех деревьев выборки). Предположительно, меньший размер клеток и более толстые клеточные стенки являются приспособлением к вероятности более интенсивных засух в Южной Бурятии, где распределение осадков по вегетационному сезону более неравномерно и в мае-июне

выпадает гораздо меньше осадков по сравнению с Хакасией (Demina et al., 2022). Подобные различия между местообитаниями зарегистрированы и при сравнении анатомических характеристик в условиях локального градиента увлажнения (Fonti, Babushkina, 2016). Однако вследствие большой дистанции между регионами и естественной природы исследуемых древостоев эти различия могут быть также обусловлены генетически, различием в экотипах (ср., например: Matisons et al., 2019).

Направление дендроклиматических корреляций соответствует характеру климатических условий. В течение вегетационного сезона комбинация косвенного воздействия температуры как иссушающего фактора и прямого воздействия осадков как источника увлажнения регулируют доступность почвенной влаги и, соответственно, интенсивность транспирации и фотосинтеза, поэтому комбинация положительных корреляций с осадками и отрицательных с температурой характерны для семиаридных лесных экосистем, в том числе континентальной Азии (Liu et al., 2013; Shestakova et al., 2016; Gradel et al., 2017). Менее жаркое лето и концентрация недостатка увлажнения в течение более прохладного начала сезона, похоже, ослабляет реакцию сосны на температуру в Южной Бурятии по сравнению с Хакасией (ср. Belokopytova et al., 2018; Demina et al., 2022), по крайней мере для радиального прироста. Различия между хронологиями индексированных анатомических параметров и радиального прироста по сезонности и интенсивности наблюдаемых корреляций с климатическими факторами подтверждают эффективность использованного подхода для разделения климатического отклика. Между хронологиями значений D и CWT эти различия также существенны, и сдвиги в сезонности отклика в целом со-

ответствуют последовательности формирования ранней/поздней древесины и этапов ксилогенеза (Larson, 1994). Например, в Бурятии, судя по сезонности основных максимумов дендроклиматических корреляций для максимальных значений D и CWT (рис. 6; ср. Arzac et al., 2018), растяжение самых крупных клеток ранней древесины приходится на первые три недели июня, а отложение клеточной стенки клеток поздней древесины происходит в течение первых трех недель сентября. Отклик хронологий CWT на условия июля может быть связан с максимумом температур в этой части сезона, а также с завершением роста побегов сосны в конце июня – начале июля (Andersson Gull et al., 2018) и, соответственно, перенаправлением большей доли ресурсов на вторичный рост с этого момента. Для средних значений анатомических характеристик, интегрирующих записанный во всех трахеидах кольца климатический сигнал, сезонность корреляций несколько менее очевидна, но в целом сходна с соответствующими максимальными значениями.

По сравнению с Хакасией полученный для Южной Бурятии климатический отклик параметров годовых колец менее выражен, что может быть результатом большего расстояния между исследуемым древостоем и метеостанцией. Тем не менее очень важным наблюдением является то, что для хронологий практически всех параметров древесины сосны из Бурятии наблюдается внутрисезонный сдвиг основного отклика на более поздние сроки по сравнению с Хакасией в диапазоне от одной до четырех недель. Наличие сдвига для всех стадий ксилогенеза и зон кольца согласуется с выявленными Rossi et al. (2013) существенными взаимосвязями сроков начала и окончания ксилогенеза и его отдельных этапов в течение сезона. Известно, что при чередовании теплого вегетационного

сезона и холодного сезона покоя основным триггером начала камбиальной активности хвойных деревьев является достижение определенной пороговой температуры, находящейся в диапазоне 5–8° в зависимости от вида и климатического типа (Rossi et al., 2007, 2008). Однако различие в весенней динамике температуры между регионами могло бы объяснить задержку в несколько дней, максимум неделю. Поэтому в сочетании с малоснежными зимами континентального климата и наличием в Южной Бурятии максимума засушливости в мае–июне более выраженные фенологические сдвиги предположительно указывают на наличие в этом регионе дополнительного фактора регуляции начала ксилогенеза – доступности увлажнения (ср. Ren et al., 2015, 2018; Ziaco et al., 2018).

В конце сезона сдвиги сезонности отклика позволяют выдвинуть новые предположения и об особенностях внешней регуляции ксилогенеза сосны в Хакасии: максимум воздействия температуры на отложение клеточной стенки трахеид поздней древесины в этом регионе наблюдается практически на месяц раньше, чем в Бурятии, хотя осенние холода наступают позже. Это означает, что завершение вторичного роста сосны в Хакасии регулируется не температурой, так как в Бурятии ксилогенез успешно продолжается в более холодных условиях сентября. Возможная регуляция фенологии фотопериодом (Way, Montgomery, 2015; Singh et al., 2017) скорее привела бы к синхронизации окончания ксилогенеза между регионами. Поэтому наиболее вероятными предположениями

здесь являются обусловленные климатом фенологические различия (ср. зависимости фенологии первичного роста сосны от долготы и широты, Oleksyn et al., 1998; Andersson Gull et al., 2018) и внутренние факторы, обуславливающие синхронизацию сроков начала и окончания ксилогенеза (Rossi et al., 2013).

### Заключение

Описанные линейные зависимости ширины годичного кольца и экспоненциальные морфометрические параметры трахеид сосны обыкновенной от их продукции имеют стабильный характер на больших географических расстояниях, что поддерживает применимость предложенного метода индексирования анатомических хронологий для дендроклиматических исследований. Дополнительным бонусом от разделения климатического отклика оказалась возможность оценки внутрисезонных интервалов для последовательных этапов ксилогенеза. При этом сопоставление сходных по ведущему лимитирующему фактору местообитаний в регионах с различающимся климатом позволило выдвинуть предположения о механизмах регулирования вторичного роста сосны. Сравнение полученных из дендроклиматического анализа косвенных фенологических оценок с прямыми наблюдениями кинетики сезонного роста годичных колец в будущем может привести к получению длительных прокси и прогнозов не только для климатических факторов, но и для фенологических сдвигов как последствий изменения климата.

### Список литературы / References

- Алисов Б. П. (1956) *Климат СССР*. М., МГУ, 128 с. [Alisov B. P. (1986) *Climate of the USSR*. Moscow, Moscow State University, 128 p. (in Russian)]
- Ваганов Е. А., Шашкин А. В., Свидерская И. В., Высоцкая Л. Г. (1985) *Гистометрический анализ роста древесных растений*. Новосибирск, Наука, 100 с. [Vaganov E. A., Shashkin A. V.,

Sviderskaya I. V., Vysotskaya L. G. (1985) *Histometric analysis of the growth of woody plants*. Novosibirsk, Nauka, 100 p. (in Russian)]

Жуков В. М. (1960) *Климат Бурятской АССР*. Улан-Удэ, Бурятское книжное издательство, 188 с. [Zhukov V. M. (1960) *Climate of the Buryat ASSR*. Ulan-Ude, Buryat Book Publishing House, 188 p. (in Russian)]

Силкин П. П. (2010) *Методы многопараметрического анализа структуры годичных колец хвойных*. Красноярск, СФУ, 335 с. [Silkin P. P. (2010) *Methods of multiparameter analysis of conifers tree-ring structure*. Krasnoyarsk, Siberian Federal University, 335 p. (in Russian)]

Фадеева Н. В. (1963) *Селенгинское среднегорье (природные условия и районирование)*. Улан-Удэ, Бурятское книжное издательство, 169 с. [Fadeeva N. V. (1963) *Selenga Highlands (natural conditions and zoning)*. Ulan-Ude, Buryat Book Publishing House, 169 p. (in Russian)]

Чебакова Н. М., Парфенова Е. И. (2006) Прогноз продвижения границ леса при изменении климата к концу 20 века в Средней Сибири. *Вычислительные технологии*, 11(3): 77–86 [Tshebakova M. N., Parfenova E. I. (2006) Predicting forest shifting in a changed climate by the end of the 20th century in Middle Siberia. *Computing Technology* [Vychislitelnye tekhnologii], 11(3): 77–86 (in Russian)]

Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. (2000) *Основы дендрохронологии. Ч. I. Сбор и получение древесно-кольцевой информации*. Красноярск, КрасГУ, 80 с. [Shiyatov S. G., Vaganov E. A., Kirilyanov A. V., Kruglov V. B., Mazepa V. S., Naurzbaev M. M., Khantemirov R. M. (2000) *Fundamentals of dendrochronology. Part I. Collecting and acquiring tree-ring information*. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk State University, 80 p. (in Russian)]

Allen C. D., Breshears D. D., McDowell N. G. (2015) On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8): 129

Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T. J. (2018) Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation. *Silva Fennica*, 52(5): 10040

Arzac A., Babushkina E. A., Fonti P., Slobodchikova V., Sviderskaya I. V., Vaganov E. A. (2018) Evidences of wider latewood in *Pinus sylvestris* from a forest-steppe of Southern Siberia. *Dendrochronologia*, 49: 1–8

Babushkina E. A., Zhirnova D. F., Belokopytova L. V., Tychkov I. I., Vaganov E. A., Krutovsky K. V. (2019a) Response of four tree species to changing climate in a moisture-limited area of South Siberia. *Forests*, 10(11): 999

Babushkina E. A., Belokopytova L. V., Zhirnova D. F., Vaganov E. A. (2019b) Siberian spruce tree ring anatomy: imprint of development processes and their high-temporal environmental regulation. *Dendrochronologia*, 53: 114–124

Babushkina E. A., Dergunov D. R., Belokopytova L. V., Zhirnova D. F., Upadhyay K. K., Tripathi S. K., Zharkov M. S., Vaganov E. A. (2021) Non-linear response to cell number revealed and eliminated from long-term tracheid measurements of Scots pine in Southern Siberia. *Frontiers in Plant Science*, 12: 719796

Belokopytova L., Zhirnova D., Kostyakova T., Babushkina E. (2018) 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. *Journal of Arid Land*, 10(6): 877–891

- Belokopytova L. V., Babushkina E. A., Zhirnova D. F., Panyushkina I. P., Vaganov E. A. (2019) Pine and larch tracheids capture seasonal variations of climatic signal at moisture-limited sites. *Trees – Structure and Function*, 33(1): 227–242
- Borchert R., Rivera G., Hagnauer W. (2002) Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, 34(1): 27–39
- Büntgen U. (2019) Re-thinking the boundaries of dendrochronology. *Dendrochronologia*, 53: 1–4
- Castagneri D., Fonti P., von Arx G., Carrer M. (2017) How does climate influence xylem morphogenesis over the growing season? Insights from long-term intra-ring anatomy in *Picea abies*. *Annals of Botany*, 119(6): 1011–1020
- Churakova O. V., Fonti M. V., Siegwolf R. T. W., Saurer M., Myglan V. S. (2020) Impact of recent climate change on water-use efficiency strategies of *Larix sibirica* in the Altai-Sayan mountain range. *Forests*, 11(10): 1103
- Cleland E. E., Chuine I., Menzel A., Mooney H. A., Schwartz M. D. (2007) Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(7): 357–365
- Cook E. R., Kairiukstis L. A. (1990) *Methods of dendrochronology: applications in environmental sciences*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 394 p.
- Cook E. R., Krusic P. J. (2005) *Program ARSTAN: a tree-ring standardization program based on detrending and autoregressive time series modeling, with interactive graphics*. Palisades, Lamont-Doherty Earth Observatory, Columbia University. User reference [http://www.ldeo.columbia.edu/sites/default/files/res/fac/trl/downloads/software/ARSTAN\\_XP.zip](http://www.ldeo.columbia.edu/sites/default/files/res/fac/trl/downloads/software/ARSTAN_XP.zip) [accessed 2 April 2018]
- Davi N., Jacoby G., Fang K., Li J., D'Arrigo R., Baatarbileg N., Robinson D. (2010) Reconstructing drought variability for Mongolia based on a large-scale tree ring network: 1520–1993. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 115(22): D 22103
- Demina A. V., Belokopytova L. V., Andreev S. G., Kostyakova T. V., Babushkina E. A. (2017) Radial increment dynamics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as an indicator of hydrothermal regime of the Western Transbaikalia forest steppe. *Contemporary Problems of Ecology*, 10(5): 476–487
- Demina A. V., Belokopytova L. V., Zhirnova D. F., Mehrotra N., Shah S. K., Babushkina E. A., Vaganov E. A. (2022) Degree of connectivity in reconstructed precipitation dynamics and extremes for semiarid regions across South Siberia. *Dendrochronologia*, 71: 125903
- Dulamsuren C., Hauck M., Bader M., Osokhjargal D., Oyungerel S., Nyambayar S., Runge M., Leuschner C. (2009) Water relations and photosynthetic performance in *Larix sibirica* growing in the forest-steppe ecotone of northern Mongolia. *Tree Physiology*, 29(1): 99–110
- Dulamsuren C., Khishigjargal M., Leuschner C., Hauck M. (2014) Response of tree-ring width to climate warming and selective logging in larch forests of the Mongolian Altai. *Journal of Plant Ecology*, 7(1): 24–38
- Esper J., Krusic P. J., Ljungqvist F. C., Luterbacher J., Carrer M., Cook E., Davi N. K., Hartl-Meier C., Kirilyanov A., Konter O., Myglan V., Timonen M., Treydte K., Trouet V., Villalba R., Yang B., Büntgen U. (2016) Ranking of tree-ring based temperature reconstructions of the past millennium. *Quaternary Science Reviews*, 145: 134–151
- Fang K., Gou X., Chen F., Zhang F., Li Y., Peng J. (2010) Comparisons of drought variability between central High Asia and monsoonal Asia: Inferred from tree rings. *Frontiers of Earth Science in China*, 4(3): 277–288



- Fonti P., von Arx G., García-González I., Eilmann B., Sass-Klaassen U., Gärtner H., Eckstein D. (2010) Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185(1): 42–53
- Fonti P., Babushkina E. A. (2016) Tracheid anatomical responses to climate in a forest-steppe in Southern Siberia. *Dendrochronologia*, 39: 32–41
- Fromm J. (2013) *Cellular aspects of wood formation. Plant Cell Monographs, Volume 20*. Berlin, Heidelberg, Springer, 260 p.
- Gärtner H., Schweingruber F.H. (2013) *Microscopic preparation techniques for plant stem analysis*. Eifelweg, Verlag Dr. Kessel, 78 p.
- Gordon C., Cooper C., Senior C.A., Banks H., Gregory J.M., Johns T.C., Mitchell J.F.B., Wood R.A. (2000) The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transports in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments. *Climate Dynamics*, 16(2–3): 147–168
- Gradel A., Haensch C., Ganbaatar B., Dovdondemberel B., Nadaldorj O., Günther B. (2017) Response of white birch (*Betula platyphylla* Sukaczew) to temperature and precipitation in the mountain forest steppe and taiga of northern Mongolia. *Dendrochronologia*, 41: 24–33
- Grissino-Mayer H.D. (2001) Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57(2): 205–221
- Groisman P. Y., Gutman G. (eds.) (2012) *Regional environmental changes in Siberia and their global consequences*. Dordrecht, Springer, 360 p.
- Holmes R. L. (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43: 68–78
- Larson P. R. (1994) *The vascular cambium. Development and structure*. Berlin, Springer, 725 p.
- Liu H., Park Williams A., Allen C. D., Guo D., Wu X., Anenkhonov O. A., Liang E., Sandanov D. V., Yin Y., Qi Z., Badmaeva N. K. (2013) Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests of Inner Asia. *Global Change Biology*, 19(8): 2500–2510
- Ljungqvist F. C., Piermattei A., Seim A., Krusic P. J., Büntgen U., He M., Kirilyanov A. V., Luterbacher J., Schneider L., Seftigen K., Stahle D. W., Villalba R., Yang B., Esper J. (2020) Ranking of tree-ring based hydroclimate reconstructions of the past millennium. *Quaternary Science Reviews*, 230: 106074
- Matisons R., Krišāns O., Kārklīņa A., Adamovičs A., Jansons Ā., Gärtner H. (2019) Plasticity and climatic sensitivity of wood anatomy contribute to performance of eastern Baltic provenances of Scots pine. *Forest Ecology and Management*, 452: 117568
- Menzel A. (2002) Phenology: its importance to the global change community. *Climatic Change*, 54(4): 379–385
- Misson L., Degueldre D., Collin C., Rodriguez R., Rocheteau A., Ourcival J. M., Rambal S. (2011) Phenological responses to extreme droughts in a Mediterranean forest. *Global Change Biology*, 17(2): 1036–1048
- Oleksyn J., Tjoelker M. G., Reich P. B. (1998) Adaptation to changing environment in Scots pine populations across a latitudinal gradient. *Silva Fennica*, 32(2): 129–140
- Panyushkina I. P., Hughes M. K., Vanganov E. A., Munro M. A. R. (2003) Summer temperature in northeastern Siberia since 1642 reconstructed from tracheid dimensions and cell numbers of *Larix cajanderi*. *Canadian Journal of Forest Research*, 33(10): 1905–1914

- Ren P., Rossi S., Camarero J.J., Ellison A.M., Liang E., Peñuelas J. (2018) Critical temperature and precipitation thresholds for the onset of xylogenesis of *Juniperus przewalskii* in a semi-arid area of the north-eastern Tibetan Plateau. *Annals of Botany*, 121(4): 617–624
- Ren P., Rossi S., Gricar J., Liang E., Cufar K. (2015) Is precipitation a trigger for the onset of xylogenesis in *Juniperus przewalskii* on the north-eastern Tibetan Plateau? *Annals of Botany*, 115(4): 629–639
- Rich P.M., Breshears D.D., White A.B. (2008) Phenology of mixed woody–herbaceous ecosystems following extreme events: net and differential responses. *Ecology*, 89(2): 342–352
- Riechelmann D.F.C., Gouw-Bouman M.T.I.J. (2019) A review of climate reconstructions from terrestrial climate archives covering the first millennium AD in northwestern Europe. *Quaternary Research*, 91(1): 111–131
- Rinn F. (2003) *TSAP-Win: time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications: User reference*. RINNTECH, Heidelberg, 110 p.
- Rivas-Martínez S., Rivas-Saenz S., Penas A. (2002) Worldwide bioclimatic classification system. *Global Geobotany*, 1(1): 1–634
- Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Carraro V. (2007) Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 152(1): 1–12
- Rossi S., Deslauriers A., Gričar J., Seo J.W., Rathgeber C.B.K., Anfodillo T., Morin H., Levanic T., Oven P., Jalkanen R. (2008) Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6): 696–707
- Rossi S., Anfodillo T., Čufar K., Cuny H.E., Deslauriers A., Fonti P., Frank D., Gričar J., Gruber A., King G.M., Krause C., Morin H., Oberhuber W., Prislán P., Rathgeber C.B.K. (2013) A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere. *Annals of Botany*, 112(9): 1911–1920
- Seo J.W., Smiljanić M., Wilmking M. (2014) Optimizing cell-anatomical chronologies of Scots pine by stepwise increasing the number of radial tracheid rows included – Case study based on three Scandinavian sites. *Dendrochronologia*, 32(3): 205–209
- Shestakova T.A., Gutiérrez E., Kirilyanov A.V., Camarero J.J., Génova M., Knorre A.A., Linares J.C., de Dios V.R., Sánchez-Salguero R., Voltas J. (2016) Forests synchronize their growth in contrasting Eurasian regions in response to climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(3): 662–667
- Singh R.K., Svystun T., AlDahmash B., Jönsson A.M., Bhalerao R.P. (2017) Photoperiod- and temperature-mediated control of phenology in trees – a molecular perspective. *New Phytologist*, 213(2): 511–524
- Stokes M.A., Smiley T.L. (1968) *An introduction to tree-ring dating*. Chicago, University of Chicago Press, 73 p.
- Swidrak I., Schuster R., Oberhuber W. (2013) Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifers exposed to drought. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(10–12): 609–617
- Tabakova M.A., Arzac A., Martínez E., Kirilyanov A.V. (2020) Climatic factors controlling *Pinus sylvestris* radial growth along a transect of increasing continentality in southern Siberia. *Dendrochronologia*, 62: 125709

Tyree M. T., Ewers F. W. (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119(3): 345–360

Vaganov E. A. (1990) The tracheidogram method in tree-ring analysis and its application. *Methods of dendrochronology. Application in environmental sciences*. Cook E. R., Kairiukstis L. A. (eds.) Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 63–75

Wang H., Shao X.M., Fang X.Q., Yin Z.Y., Chen L., Zhao D.S., Wu S.H. (2011) Responses of *Pinus koraiensis* tree ring cell scale parameters to climate elements in the Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22(10): 2643–2652

Way D. A., Montgomery R. A. (2015) Photoperiod constraints on tree phenology, performance and migration in a warming world. *Plant, Cell & Environment*, 38(9): 1725–1736

Zhirnova D. F., Babushkina E. A., Belokopytova L. V., Vaganov E. A. (2020) To which side are the scales swinging? Growth stability of Siberian larch under permanent moisture deficit with periodic droughts. *Forest Ecology and Management*, 459: 117841

Ziaco E., Truettner C., Biondi F., Bullock S. (2018) Moisture-driven xylogenesis in *Pinus ponderosa* from a Mojave Desert mountain reveals high phenological plasticity. *Plant, Cell & Environment*, 41(4): 823–836