

EDN: MYRGCF

УДК 551.583.4:630*551(292.512.1)

Climate Response of Anatomical Parameters of *Pinus sylvestris* L. Trees along the Latitudinal Gradient in Central Siberia

Kseniia I. Khotcinskaia*,
Maria A. Tabakova, Oksana V. Sergeeva,
Natalia N. Koshurnikova and Alberto Arzac
*Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 15.05.2023, received in revised form 28.07.2023, accepted 13.09.2023

Abstract. Russian forests constitute half of the world's boreal forests, and they are now experiencing unprecedented warming rates. Climate conditions significantly influence tree secondary growth and cell formation, shifting from temperature limitation at northern latitudes to water limitation in the south. The assessing of this impact is critical to understanding the potential response of Russian forests to the ongoing climate change. Here, we evaluated the effect of contrasting climate conditions on the variability in tree ring width and anatomical traits (i.e. radial lumen diameter, radial cell wall thickness, cell density, and relative anatomical wood density) of Scots pine at four sites along a latitudinal transect in Central Siberia over the 1966–2018 period. The results showed the higher cell production and secondary growth at the southern sites despite the strong temperature-induced drought during summer, whereas the northern site showed the lower cell production and tree growth. Secondary growth and anatomical traits showed an effect of climate conditions at all the sites. However, the intensity, timing, and duration of the climate signals varied among the traits, being earlier for the tree-ring width, longer for the cell lumen diameter, and later in the latewood cells related traits. Moreover, the mean relative anatomical wood density (a parameter derived from anatomical traits) proved to be a good indicator for climate, showing strong response to both temperature and precipitation at the end of the growing season. Our results suggest that future climate conditions may potentially negatively affect southern sites while promoting a wider growth in northern latitudes.

Keywords: tree growth, tree-ring chronology, climate change, wood anatomy.

© 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: kkhotsinskaya@sfu-kras.ru

ORCID: 000-0002-4344-714X (Khotcinskaia K.); 0000-0001-5034-9313 (Tabakova M.); 0000-0002-7978-0737 (Sergeeva O.); 0000-0003-0175-873X (Koshurnikova N.); 0000-0002-3361-5349 (Arzac A.)

Acknowledgements. The study was supported by Russian Science Foundation (Project No. 18–74–10048). The authors express special gratitude to the «Krasnoyarsk Stolby» and «Shushensky Bor» national parks and to the Sukachev Institute of Forest SB RAS for providing access to the sampling sites.

Citation: Khotcinskaia K. I., Tabakova M. A., Sergeeva O. V., Koshurnikova N. N., Arzac A. Climate response of anatomical parameters of *Pinus sylvestris* L. trees along the latitudinal gradient in Central Siberia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(4), 487–505. EDN: MYRGCF



Климатический отклик анатомических параметров древесины *Pinus sylvestris* L. вдоль широтного градиента в Центральной Сибири

К. И. Хоцинская, М. А. Табакова,
О. В. Сергеева, Н. Н. Кошурникова, А. Арсак
Сибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Российские леса составляют более половины общей площади бореальных лесов мира и в настоящее время испытывают воздействие беспрецедентных темпов потепления. Климатические условия существенно влияют на радиальный прирост деревьев и формирование клеток ксилемы: в северных широтах лимитирующим фактором является температура, а в южных – дефицит увлажнения. Оценка такого воздействия крайне важна для понимания потенциального отклика лесов России на продолжающиеся изменения климата. В данном исследовании было определено влияние контрастных климатических условий на вариабельность ширины годичных колец и анатомических параметров (радиальный диаметр люмена, толщина радиальной клеточной стенки, плотность клеток и относительная анатомическая плотность древесины) сосны обыкновенной для четырех участков вдоль широтного градиента в Центральной Сибири за период с 1966 по 2018 гг. Результаты показали более высокую продукцию клеток и больший радиальный прирост на южных участках трансекта, несмотря на вызванную летними температурами сильную засуху; на северных участках продукция клеток и прирост деревьев были ниже. Климатические отклики как ширины годичных колец, так и анатомических параметров наблюдались на всех участках исследования. Однако время их начала, интенсивность и продолжительность варьировали между параметрами: отклик ширины годичных колец отмечен раньше в вегетационном периоде, отклик диаметра люмена был более продолжителен, а отклик параметров, связанных с формированием поздней древесины, наблюдался позже во времени. Кроме того, такой параметр, как средняя относительная анатомическая плотность древесины (рассчитан на основе анатомических показателей), оказался хорошим индикатором климатических условий, реагируя как на температуру, так и на количество осадков в конце вегетационного периода. Наши результаты показывают, что изменения климата могут оказать негативное влияние на экосистемы южных участков, в то же время способствуя росту деревьев в северных широтах.

Ключевые слова: радиальный прирост древесины, древесно-кольцевая хронология, изменение климата, анатомия древесины.

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке гранта РФ (проект № 18–74–10048). Авторы выражают особую признательность национальным паркам «Красноярские Столбы» и «Шушенский бор», а также Институту леса им. В. Н. Сукачева СО РАН за предоставление доступа к местам отбора образцов.

Цитирование: Хойчинская К. И. Климатический отклик анатомических параметров древесины *Pinus sylvestris* L. вдоль широтного градиента в Центральной Сибири / К. И. Хойчинская, М. А. Табакова, О. В. Сергеева, Н. Н. Кошурникова, А. Арсак // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(4). С. 487–505. EDN: MYRGCF

Введение

Бореальные леса представляют собой один из крупнейших биомов планеты, который расположен в Северном полушарии (Kasischke, 2000), преимущественно между 50° и 70° северной широты (Kim et al., 2021). На территорию России приходится более половины бореальных лесов планеты (Krankina et al., 1997; Taggart, Cross, 2009), которые оказывают важнейшие экосистемные услуги на различных уровнях, от локального до глобального (Leskinen et al., 2020; Slaughter et al., 1995), и обладают потенциалом для смягчения последствий изменения климата за счет улавливания двуокиси углерода из атмосферы (Arzac et al., 2021b; Favero et al., 2017; Gauthier et al., 2015). Ожидается, что из-за прогнозируемых изменений температура в таежной зоне будет повышаться быстрее, чем в большинстве биомов (Walsh, 2014; Gauthier et al., 2015; IPCC, 2021; Hantemirov et al., 2022). Так, за последнее 46 лет (1976–2021 гг.) скорость увеличения среднегодовой температуры в России составила 0,49 °C за десятилетие, что в 2,7 раза больше, чем в целом по миру за тот же период (Доклад..., 2022). Несмотря на то что годовое количество осадков также возрастает – на 2,2 % каждое десятилетие (Доклад..., 2022), – этой величины недостаточно, чтобы компенсировать рост температуры, а также смягчить стресс, вызываемый у древесных растений засухой

(Leskinen et al., 2020). Хотя хвойные обладают высокой адаптивностью к условиям дефицита увлажнения (Brecka et al., 2018), прогнозируемое учащение засух ставит под угрозу рост и выживание деревьев, и, как следствие, способность лесов поглощать углекислый газ. Это, в свою очередь, может привести к снижению запасов древесины в бореальной зоне в будущем (Bradshaw, Warkentin, 2015; Ciais et al., 2005; Rosner et al., 2016).

Дендрохронологические методы исследования дают возможность выявить связь между радиальным ростом деревьев и климатическими условиями их произрастания (Ваганов, Шашкин, 2000; Rossi et al., 2016). В то же время изучение анатомической структуры древесины позволяет по-новому взглянуть на процесс сезонного формирования ксилемы в целом и ее отдельных клеток (Cuny et al., 2014; Liang et al., 2016; von Arx et al., 2016; Prendin et al., 2017; Жарков и др., 2021). В частности, параметры трахеид, такие как диаметр люмена и толщина клеточной стенки, могут содержать информацию об окружающей среде с более высоким временным разрешением – внутригодовую и внутрисезонную (Rathgeber et al., 2006; Martin-Benito et al., 2013). Кроме того, дендроанатомические исследования, в отличие от измерений ширины колец, позволяют получить сведения о гидравлической прово-

димости и распределении углерода в ксилеме (Cuny et al., 2015; Rita et al., 2022). Комбинируя классические дендрохронологические методы с количественной анатомией древесины, возможно углубить понимание того, как изменения климата влияют не только на радиальный прирост древесины, но и на процессы, происходящие на клеточном уровне.

Сезонные климатические изменения приводят к тому, что в начале вегетационного периода у хвойных деревьев формируются клетки ранней древесины, сменяемые клетками поздней, когда условия для роста становятся менее благоприятными (Ваганов, Шашкин, 2000; Cuny et al., 2014; Friend et al., 2019). Клетки ранней древесины имеют больший диаметр люмена и выполняют функцию транспорта воды и минеральных веществ от корней к кроне в период активного роста (Ваганов, Шашкин, 2000; Carrer et al., 2015; Rosner et al., 2021). К концу вегетационного периода диаметр люмена уменьшается, а толщина клеточной стенки, напротив, увеличивается (Denne, 1988; Fonti, Babushkina, 2016; Castagneri et al., 2017; Björklund et al., 2021) за счет накопления большего количества углерода (Cuny et al., 2015; Sperry et al., 2006), что обеспечивает необходимую механическую прочность ствола (Panyushkina et al., 2003; Rathgeber et al., 2006).

Изменения климата влияют на процесс ксилогенеза (Fonti et al., 2013; Martin-Benito et al., 2013), и деревья в поисках оптимального баланса между выполнением транспортной, механической и запасающей функций адаптируются и трансформируют анатомическую структуру (Levionnois et al., 2021; Piermattei et al., 2020). В северных биомах летние температуры воздуха и почв являются основным фактором, определяющим камбиальную активность (Kirdyanov et al., 2020). В то же время в южных засушливых регионах рост деревьев

в основном лимитируется количеством осадков и влажностью почвы (Arzac et al., 2021b, 2021a; Fonti, Babushkina, 2016; Tabakova et al., 2020). Увеличение продолжительности вегетационного периода, вызванное повышением температуры в начале сезона, с одной стороны, может способствовать связыванию большего количества углерода (Fonti et al., 2013). С другой стороны, в этом случае возрастает риск повышения чувствительности деревьев (особенно тех, что произрастают в условиях дефицита увлажнения) к климатическим аномалиям и экстремальным погодным явлениям (Liu et al., 2018), что в конечном счете может отразиться на их анатомической структуре. Оценка вариабельности параметров клеточной стенки и люмена и их взаимосвязи с шириной годичных колец, а также с температурой и количеством осадков дает возможность выделить климатические факторы, влияющие на каждый параметр во времени и пространстве.

В данном исследовании был проведен пространственно-сравнительный анализ структуры ксилемы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) вдоль широтного градиента в Центральной Сибири за период с 1966 по 2018 гг. Также были получены климатические отклики индексированных хронологий анатомических параметров древесины для четырех местообитаний, контрастные климатические условия которых могут привести к значительным различиям в клеточной структуре деревьев одного вида. Основные задачи исследования заключались в следующем: 1) построить хронологии ширины годичных колец (TRW) и анатомических параметров древесины, таких как радиальный диаметр люмена (Drad), толщина радиальной клеточной стенки (CWT), средняя плотность клеток (CD) и средняя относительная анатомическая плотность древесины (RWD); 2) описать климати-

ческий отклик индексированных хронологий деревьев *P. sylvestris*, произрастающих на четырех участках вдоль широтного трансекта в Центральной Сибири; 3) сравнить климатические отклики хронологий ширины годовых колец и измерений клеточной структуры для каждого из участков. Известно, что деревья сосны обыкновенной на юге Красноярского края произрастают в условиях дефицита увлажнения (Arzac et al., 2021b; Жарков и др., 2021). Основываясь на этих данных и исследовании (Fonti, Babushkina, 2016), мы предполагаем, что на самом южном участке трансекта влияние температур вегетационного периода на ширину годовых колец и значения анато-

мических параметров будет отрицательным, а диаметр люмена и толщина клеточных стенок трахеид – наименьшими (по сравнению с другими участками за исключением северного), что связано с адаптацией деревьев к засухам большей интенсивности.

Материалы и методы

Район исследования

Исследование деревьев *Pinus sylvestris* проводилось в Центральной Сибири на 4 участках вдоль широтного трансекта (рис. 1А), который отражает изменение условий произрастания сосны обыкновенной в направлении от зоны лесостепи к зоне северной тайги. Про-

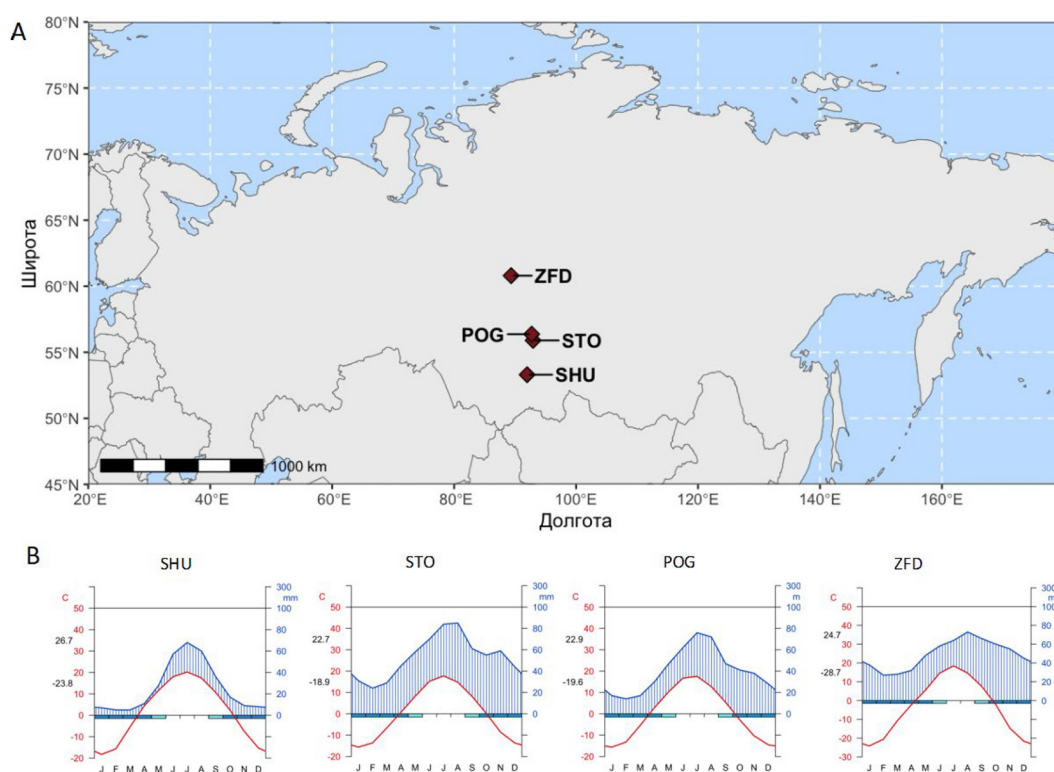


Рис. 1. (А) Расположение участков исследования вдоль широтного трансекта в Красноярском крае, Россия. SHU – национальный парк «Шушенский бор», STO – национальный парк «Красноярские Столбы», POG – стационар «Погорельский бор», ZFD – научная обсерватория «станция высотной мачты» ZOTTO. (В) Климатограммы для участков исследования за период 1966–2018 гг.

Fig. 1. (A) Distribution of sampling sites along a latitudinal gradient in Krasnoyarsk Krai, Russia. SHU – National Park «Shushensky Bor», STO – National Park «Krasnoyarsk Stolby», POG – station «Pogorelsky Bor», ZFD – scientific Tall Tower Observatory ZOTTO. (B) Climatograms for study sites for the 1966–2018 period

тяженность трансекта, от пос. Шушенское до с. Зотино, составила примерно 874 км (53°N – 61°N, Красноярский край, табл. 1). Каждый участок исследования был географически привязан к местности с помощью GPS-навигатора в системе координат WGS-84.

Участки исследования расположены на различных высотах над уровнем моря (табл. 1), среди них наиболее возвышенным является STO – 538 м над уровнем моря. Проведение сбора древесного материала на этом участке осуществлялось на южном склоне крутизной 10°. Остальные участки характеризуются как равнинные или всхолмленные равнины. Типы леса, представленные на участках, перечислены в табл. 1, исследований почвы в местах отбора проб не проводилось.

Согласно метеорологическим наблюдениям за период 1966–2018 гг. (www.meteo.ru) среднегодовая температура воздуха уменьша-

ется с юга на север от 1,5 до –3,3 °C соответственно (рис. 1В, табл. 1). Общее количество осадков, наоборот, увеличивается – с 315 мм до 596 мм. Для южного участка, SHU, использовались данные метеостанции «Абакан», для STO – станции «Национальный парк Красноярские Столбы», для ПОГ – «Красноярск», а для самого северного участка трансекта, ZFD, – «Бор» (рис. 1). Расстояние между участками исследования и ближайшими метеостанциями не превышает 75 км (табл. 1). Согласно классификации Кеппена, территория исследования относится к зоне холодного (континентального) климата Dfc (Kottek et al., 2006; Peel et al., 2007).

Отбор проб и построение древесно-кольцевых хронологий

Образцы древесины (керны) отбирались в сосновых насаждениях (табл. 1) с учетом

Таблица 1. Характеристика участков исследования и расположение метеостанций

Table 1. Characteristics of the sampling sites and locations of the weather stations

	SHU	STO	ПОГ	ZFD
Координаты участка исследования	53° 18' с.ш. 91° 58' в.д.	55° 54' с.ш. 92° 43' в.д.	56° 22' с.ш. 92° 57' в.д.	60° 48' с.ш. 89° 21' в.д.
Высота над уровнем моря (м)	266	538	164	62
Метеостанции	Абакан	Столбы	Красноярск	Бор
Координаты метеостанции	53° 46' с.ш. 91° 19' в.д.	55° 53' с.ш. 92° 46' в.д.	56° 1' с.ш. 92° 45' в.д.	61° 36' с.ш. 90° 1' в.д.
Расстояние между участком исследования и метеостанцией (км)	72	5,5	22	74,5
Средняя температура воздуха (°C)	1,5	0,1	1,3	-3,3
Суммарное количество осадков (мм)	315	668	489	596
Возраст деревьев (лет)	85 ± 22	118 ± 15	98 ± 13	164 ± 22
Высота (м)	18,9 ± 2,4	21,5 ± 3,9	23,7 ± 1,7	16,1 ± 2,1
Диаметр ствола на высоте груди (см)	48,7 ± 7,4	53,1 ± 6,4	58,5 ± 9,8	36,2 ± 3,7
Тип леса	сосняк зеленомошный	сосняк разнотравно- злаково- осочковый	сосняк разнотравно- зеленомошный	сосняк лишайниковый

однородности почвенных, орографических и микроклиматических условий. На участках SHU, STO и POG отбор производился в 2018 году, на участке ZFD – в 2020 году. Всего на каждом из участков были отобраны образцы 20 деревьев *Pinus sylvestris* (по 2 керна на дерево). Образцы диаметром 5 мм были взяты при помощи возрастного бура (бурава Пресслера) на уровне груди (1–1,5 м) под прямым углом. Затем они помещались в специальные контейнеры и маркировались: шифр состоял из трех латинских букв (код площадки) и номера дерева. Керна были разделены на две группы, в соответствии с направлением дальнейшего анализа: 1) измерение ширины годичных колец (20 кернов); 2) анатомический анализ древесины (9–12 кернов). Обработка собранного древесного материала проводилась в «Лаборатории комплексных исследований динамики лесов Евразии» Сибирского федерального университета (г. Красноярск).

Обработка кернов, которые в дальнейшем использовались для измерения ширины годичных колец, была проведена следующим образом: керны вклеивались в деревянную подложку с помощью клея ПВА; на каждой подложке указывался шифр образца. Далее, для увеличения контрастности колец, образцы полировались на шлифовальном станке с последовательным увеличением зернистости наждачной бумаги (до P800). Сканирование образцов с разрешением 3200 dpi производилось с помощью Epson Perfection V800 (Epson, Япония), с интерфейсом программного обеспечения Silverfast версии 8 (Laser Soft Images, США). Измерения ширины годичных колец и перекрестная датировка проводились с использованием программы CooRecorder версии 9.3 (Cybis Elektronik & Data AB, Швеция). Точность перекрестного датирования проверялась при помощи про-

граммы COFECHA (Grissino-Mayer, 2001). Остаточные древесно-кольцевые хронологии были получены с использованием программы ARSTAN (Cook, Holmes, 1996), где исходные временные ряды были стандартизированы, а долгосрочные возрастные тренды – удалены. В дальнейшем процессе стандартизации ширины годичных колец применялась сплайн-функция с окном 32 года и уровнем подавления дисперсии 50 %. Также была проведена процедура удаления автокорреляционной составляющей, что позволило уменьшить влияние неклиматических факторов и сохранить высокочастотный климатический сигнал (Cook, Peters, 1981).

Анатомический анализ древесины

На каждом участке исследования для проведения анатомических измерений было отобрано по 9–12 деревьев (из общей выборки в 20 деревьев), которые имели наивысшие коэффициенты корреляции с мастер-хронологией TRW. Тонкие поперечные срезы толщиной 12 мкм для измерений и анализа анатомических параметров ксилемы были подготовлены для 40 деревьев *Pinus sylvestris* (с четырех участков исследования). Методика состояла из следующих последовательных этапов: 1) проводилось удаление смолы, содержащейся в древесных образцах, в экстракторе Сокслета этанолом в течение 4 часов; 2) далее керны были разделены на сегменты длиной 5 см и помещены в промаркированные гистологические кассеты; 3) полученные сегменты были обезвожены с помощью этанола и пропитаны парафином при 60 °C в течение 20 часов на базе гистологического процессора Leica TP1020; 4) для подготовки парафиновых блоков использовали станцию для заливки парафином Leica HistoCore Arcadia; 5) поперечные срезы толщиной 12 мкм были сделаны

с использованием ротационного микротома Leica RM2235; 6) полученные тонкие срезы были подвергнуты депарафинированию и в дальнейшем процедуре двойного окрашивания раствором астра-голубого (2 %-ный раствор) и сафранина (1 %-ный раствор) для визуального контраста лигнифицированных и нелигнифицированных клеток (Gärtner, Schweingruber, 2013); 7) дегидратированные после окрашивания срезы были помещены под покровное стекло с использованием гистологической монтирующей среды (канадского бальзама); 8) на заключительном этапе тонкие срезы древесины были отсканированы при увеличении 20х с помощью цифрового сканирующего микроскопа Pannoramic 250 (3DHISTECH, Венгрия). Анализ полученных изображений произведен в программном обеспечении ROXAS (von Arx, Carrer, 2014), которое автоматически определяет границы

трахеид и годовичных колец и работает на базе программы Image-Pro Plus (Media Cybernetics, Silver Spring, Maryland, USA). Для данного исследования были использованы следующие анатомические параметры, полученные из выходных данных программы ROXAS: 1) CNo – количество клеток на поперечном срезе годовичного кольца (шт.), ограниченное шириной анализируемого изображения (см. рис. 2); 2) RAA – общая анализируемая площадь среза годовичного кольца (мм²); 3) CD – плотность клеток, которая автоматически

рассчитывается по формуле: $\frac{CNo}{(RAA)}$ (шт/мм²);

4) Drad – средний радиальный диаметр люмена (мкм); 5) CWT – средняя толщина радиальной клеточной стенки (мкм); 6) RWD – средняя относительная анатомическая плотность древесины, автоматически рассчитанная

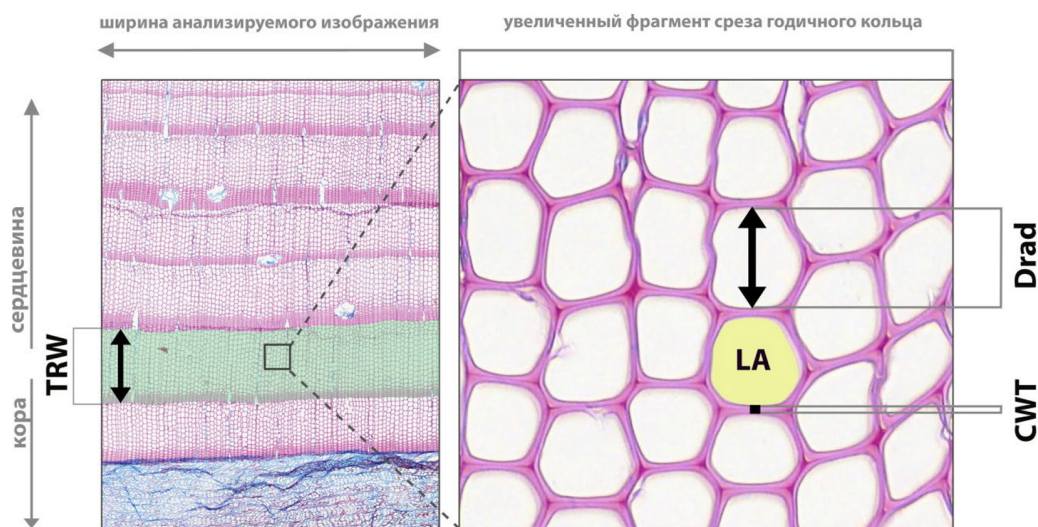


Рис. 2. Фрагмент поперечного среза древесины с иллюстрацией анатомических параметров, использованных в исследовании: CWT – толщина радиальной клеточной стенки; Drad – радиальный диаметр люмена; LA – площадь поперечного сечения люмена. Зеленым цветом выделена площадь поперечного среза одного годовичного кольца (ширина годовичного кольца × ширина анализируемого изображения)

Fig. 2. Fragment of a cross-section of wood core illustrating the anatomical parameters analyzed in the study: CWT – thickness of radial cell wall; Drad – radial lumen diameter; LA – cell lumen area. The area of the cross-section of one tree ring is highlighted in green (the tree-ring width × the width of the analyzed image)

по формуле: $\frac{CWA}{(CWA + LA)}$, где CWA – сред-

няя площадь поперечного сечения клеточной стенки трахеиды (мкм²) и LA – средняя площадь поперечного сечения люмена (мкм²). Размер изображений, анализируемых в программе ROXAS, не являлся постоянной величиной. Поэтому в данной работе все анатомические параметры рассчитывались с учетом анализируемой площади каждого конкретного образца. Стандартизация измерений анатомических параметров была выполнена с использованием программы ARSTAN (Cook, Holmes, 1996) по тому же принципу, что и стандартизация хронологий ширины годовичных колец. Также для каждого участка рассчитывались средние значения анатомических параметров вместе с величиной стандартного отклонения (\pm).

Климатический отклик TRW

и анатомических параметров ксилемы

Для оценки изменчивости рассматриваемых параметров и качества полученных хронологий были применены следующие статистические характеристики: Ms_x – коэффициент чувствительности; Rbt – коэффициент межсерийной корреляции; EPS – выраженный сигнал популяции (Expressed Population Signal; Wigley et al., 1984).

Климатический отклик ширины годовичных колец и анатомических параметров ксилемы определялся на основе корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона) между остаточными хронологиями и среднемесячными климатическими данными: количеством осадков, температурой воздуха. Рассматривался временной промежуток от июля предыдущего года по сентябрь текущего, для общего периода 1966–2018 гг. Климатический отклик TRW и анатомических параметров определялся для одних и тех же

деревьев (в количестве от 9 до 12 на участок), что в дальнейшем позволило оценить разницу в отклике рассматриваемых показателей.

Достоверность различий между значениями анатомических параметров четырех участков определялась с помощью U-критерия Манна-Уитни (Mann, Whitney, 1947). Целью данного теста было опровергнуть нулевую гипотезу о том, что показатели анатомических параметров на всех участках исследования имеют одинаковые распределения.

Результаты и их обсуждение

Анализ изменчивости радиального прироста деревьев сосны обыкновенной за исследуемый период (1966–2018 г.) показал, что усредненные значения ширины годовичных колец (TRW) различаются между участками. Деревья с минимальной шириной годовичных колец произрастают на севере исследуемого трансекта, в районе «станции высотной мачты» ZOTTO (ZFD; $0,62 \pm 0,15$ мм, табл. 2), а также в национальном парке «Красноярские Столбы» (STO; $0,92 \pm 0,19$ мм). Так как ширина годовичного кольца напрямую зависит от количества клеток, содержащихся в нем, корреляция между показателями TRW и CNo ожидаемо высокая (Kalinina et al., 2019; рис. A1 Дополнительных материалов). Таким образом, у деревьев на участке ZFD наблюдаются минимальные значения как TRW, так и CNo (табл. 2). Кроме того, их высота и диаметр ствола на уровне груди также являются наименьшими среди исследуемых участков (16,1 м и 36,2 см соответственно; табл. 1). Относительно низкие показатели, наблюдаемые на ZFD, обусловлены как географическим положением участка (является самым северным, где рост древесных растений существенно лимитируется температурой воздуха), так и возрастом деревьев, который при-

Таблица 2. Показатели TRW и анатомических параметров сосны обыкновенной для всех исследуемых участков за период 1966–2018 гг.

Table 2. Values of TRW and anatomical parameters of Scots pine trees at study sites for the 1966–2018 period

		TRW (мм)	CNo (шт.)	RAA (мм ²)	CD (шт./мм ²)	RWD (индекс)	Drad (мкм)	CWT (мкм)
Среднее значение	SHU	1,76	2926	3,4	834	0,45	27,2	4,1
	STO	0,92	1902	2,3	868	0,45	26,8	4,2
	POG	1,83	2928	3,4	869	0,46	28,9	4,1
	ZFD	0,62	1251	1,6	787	0,45	27,5	3,9
Ст. отклонение	SHU	0,50	1060	1,0	54	0,02	1,5	0,2
	STO	0,19	514	0,5	105	0,02	1,3	0,2
	POG	0,58	824	0,9	141	0,02	1,5	0,2
	ZFD	0,15	321	0,4	46	0,02	1,4	0,2

мерно на 50 лет превышает возраст деревьев на других участках. На участке STO радиальный прирост деревьев также лимитируется температурой, что связано уже не с широтным, а с высотным расположением участка (538 м над ур.м.; табл. 1).

Относительно широкие кольца (более 1 мм) отмечены у деревьев, произрастающих на двух южных участках трансекта, – «Погорельский бор» (POG; $1,83 \pm 0,58$ мм, табл. 2) и «Шушенский бор» (SHU; $1,76 \pm 0,50$ мм). Максимальное количество клеток также соответствует участкам POG и SHU (табл. 2 и рис. 3А).

Важно отметить, что анализируемая площадь в пределах каждого годичного кольца (RAA) варьирует между участками (табл. 2), что связано как с размерами годичных колец, так и с особенностями их анатомической структуры (из расчета исключается площадь, занимаемая смоляными ходами, сердцевинными лучами, области с поврежденными/неверно распознанными клетками и т.д.). Поэтому для оценки климатического отклика применялся показатель CD – плотность клеток (шт./мм²). Значения данного показателя между участками в целом близки (табл. 2 и рис. 3С), лишь на ZFD он достоверно ниже в связи с климатическими условиями участка.

Средняя толщина радиальной клеточной стенки (CWT) между участками SHU, STO и POG, согласно U-критерию Манна-Уитни, также достоверно не отличается (рис. 3В). Минимальные значения CWT в пределах исследуемого трансекта наблюдаются на ZFD, что свидетельствует о меньшем депонировании углерода в стволовой древесине деревьев на севере Красноярского края (Buttò et al., 2021), так как толщина клеточных стенок напрямую взаимосвязана с аккумулированным в них количеством углерода (Eckes-Shephard et al., 2022; Prendin et al., 2017).

Радиальный диаметр люмена (Drad) варьирует в среднем от 26,8 мкм в STO до 28,9 мкм в POG (табл. 2, рис. 3В). Стоит отметить, что, несмотря на лимитирующее влияние температуры на основные физиологические процессы роста и строение ксилемы, значение параметра Drad не является минимальным для участка ZFD.

По показателю относительной анатомической плотности древесины (RWD), который рассчитывается на основе соотношения площадей поперечного сечения клеточной стенки трахеиды и люмена (см. раздел «Материалы и методы»), достоверных различий между участками не выявлено (табл. 2, рис. 3Д).

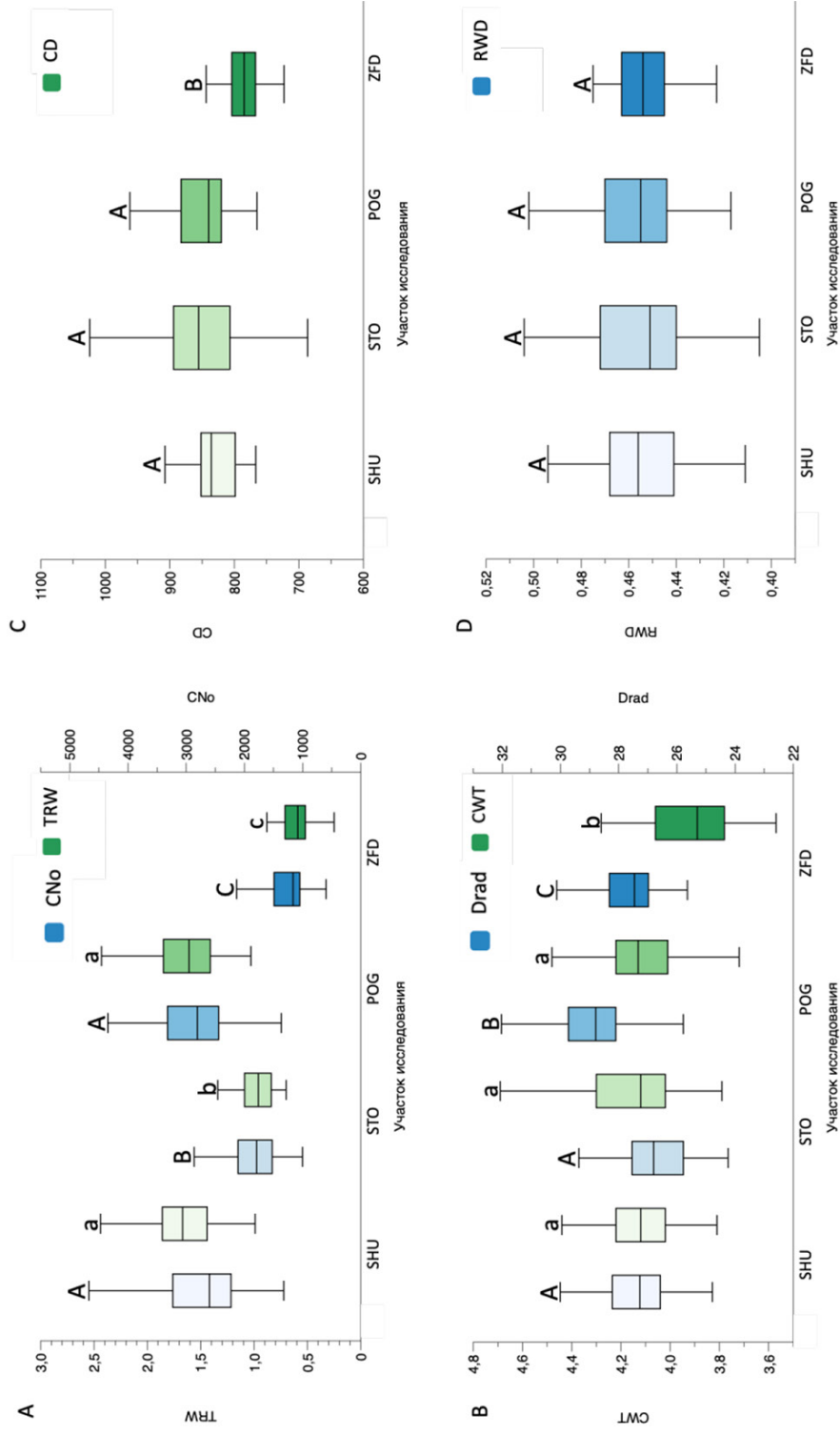


Рис. 3. Диаграммы размаха (boxplot) для исследуемых участков по показателям: (A) – среднее количество клеток на поперечном срезе годичного кольца CNo и средняя ширина годичных колец TRW; (B) – средний радиальный диаметр люмена Drad и средняя толщина радиальной клеточной стенки CWT; (C) – средняя плотность клеток CD; (D) – относительная анатомическая плотность древесины RWD. Однако заглавные и строчные буквы означают, что используемые параметры достоверно ($P < 0,05$) не различаются между участками согласно U-критерию Манна-Уитни

Fig. 3. Boxplots for mean number of cells and mean annual tree-ring width (A), mean radial lumen diameter and mean cell wall thickness (B), cell density (C), and relative anatomical wood density (D) for each study site. The same upper- or lowercase letters indicate that there is no statistically significant difference ($P < 0.05$) between the sites according to the Mann-Whitney U-test

Статистические характеристики, полученные для хронологий TRW, свидетельствуют о сильной выраженности общего сигнала: коэффициент чувствительности (ms_x) находится в диапазоне от 0,14 до 0,21; r_{bt} – от 0,38 до 0,45 и EPS – более 0,85 на всех участках (табл. A1 Дополнительных материалов).

Результаты корреляционного анализа между остаточными древесно-кольцевыми хронологиями и климатическими факторами (температура воздуха и количество осадков) выявили существенную связь между климатом и ростом деревьев (рис. 4). Так, например, количество осадков в начале вегетационного периода (март – для участка ZFD, май – для участков POG и SHU) оказывает положительное влияние на радиальный прирост. Полученный результат подчеркивает зависимость роста сосны от влагообеспеченности почвы в конце весеннего периода на юге Сибири

(Arzac et al., 2021a; Fonti, Babushkina, 2016; Tabakova et al., 2020). На участке STO значимой корреляции между TRW и количеством осадков в течение вегетационного периода не обнаружено, однако наблюдается отрицательная связь с количеством осадков в ноябре и декабре предшествующего года (рис. 4A).

Температура воздуха оказывает наиболее благоприятное влияние на радиальный прирост древесины на участке POG в апреле-мае, при этом температура августа предшествующего года влияет отрицательно (рис. 4B). На других участках (STO и ZFD) наблюдается положительное влияние температур марта текущего года роста. Необходимо отметить, что для расчетов по всему периоду (1966–2018 гг.) использовались усредненные за месяц климатические данные, поэтому сигнал TRW с более высоким временным разрешением мог быть упущен. Таким образом, температура в меся-

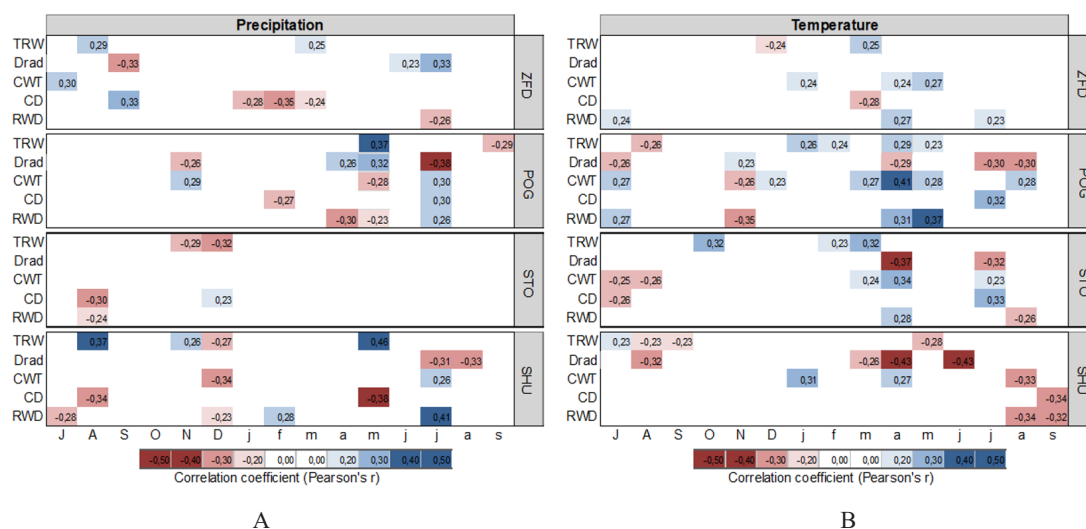


Рис. 4. Корреляции (значения коэффициента Пирсона) между остаточными хронологиями ширины годичных колец (TRW); хронологиями анатомических параметров (Drad – средний радиальный диаметр люмена, CWT – средняя толщина радиальной клеточной стенки, CD – средняя плотность клеток, RWD – относительная анатомическая плотность древесины) и А) месячной суммой осадков; В) средней месячной температурой за период 1966–2018 гг.

Fig. 4. Correlations (Pearson's coefficient) between residual chronologies of tree ring width (TRW), residual chronologies of anatomical parameters (Drad – average radial lumen diameter, CWT – average radial cell wall thickness, CD – average cell density, RWD – relative anatomical wood density) and А) the amount of monthly precipitation and В) average monthly temperature for the 1966–2018 period.

цы, предшествующие началу, и в начале вегетационного периода является одним из ведущих климатических факторов, благоприятно воздействующих на радиальный прирост в условиях таежной зоны. Только на участке SHU, наиболее южном и засушливом, температура воздуха текущего года роста (май) и предыдущего года (август-сентябрь) отрицательно коррелировала с TRW, что может указывать на важную роль водообеспеченности на всех фазах роста деревьев в лесостепной зоне Сибири и свидетельствовать об увеличении интенсивности засухи. Однако исследованиями (Arzac et al., 2021a) показано, что осадки, выпадающие в начале вегетационного сезона, могут смягчить дефицит увлажнения и компенсировать негативное влияние повышенной температуры на рост древесных растений.

Проведенный корреляционный анализ между климатическими данными и анатомическими параметрами древесины выявил, что климатический отклик последних отличен от отклика TRW. Зависимость между месячной суммой осадков и такими параметрами, как средний радиальный диаметр люмена (Drad) и средняя толщина радиальной клеточной стенки (CWT), неоднородна на протяжении всего исследуемого трансекта (рис. 4А), а для участка STO такой зависимости в целом не отмечено. Несмотря на отсутствие явной закономерности в климатических откликах между участками, стоит отметить, что осадки поздней весны положительно влияют на Drad (который является индикатором эффективности транспорта воды) и отрицательно – на CWT (участок POG). Между количеством летних осадков и диаметром люмена зависимость отрицательная (POG, SHU).

Температура оказывает более значительное воздействие на анатомические параметры ксилемы по сравнению с осадками. Наблюдается отрицательная связь между темпера-

турой воздуха и радиальным диаметром люмена трахеид на всех участках, кроме ZFD (рис. 4В). Данная зависимость отмечена для разных временных интервалов, но в основном приходится на апрель и июнь-июль. В то же время температуры весенних месяцев – марта (POG и STO), апреля (все участки) и мая (ZFD и POG) – положительно влияют на толщину клеточной стенки (рис. 3В), а, следовательно, и на ассимиляцию углерода (Liang et al., 2013). На некоторых участках дополнительно отмечен положительный отклик параметра CWT на летние температуры – июля (STO) и августа (POG). Это может быть обусловлено физиологическими процессами, протекающими в тканях сосны обыкновенной, и связано с наблюдаемыми в этот период максимальными температурами воздуха. Исследованиями показано, что во второй части вегетационного периода прекращается рост побегов (Andersson Gull et al., 2018) и происходит перераспределение ресурсов в пользу вторичного роста сосны (Демина и др., 2022). В то же время на участке SHU, где наблюдается недостаток увлажнения, толщина клеточных стенок отрицательно коррелирует с температурами августа (и положительно – с количеством осадков в июле). Из литературных источников (Fonti et al., 2019) известно, что дефицит увлажнения может подавлять процесс фотосинтеза и образование у хвойных ассимилятов, необходимых для построения стенок трахеид. Наши оценки также согласуются с результатами исследования (Fonti, Babushkina, 2016), согласно которому у древесных растений, произрастающих в лесостепной зоне на юге Сибири, в засушливых условиях наблюдается уменьшение размера люмена и толщины клеточных стенок.

Климатический отклик параметра CD (плотность клеток) отличен от отклика других анатомических параметров, рассмотренных в исследовании, и неоднороден на про-

тяжении всего исследуемого трансекта. В целом влияние осадков в месяцы, предшествующие вегетационному периоду (февраль-март), и в начале него (май) – отрицательно (рис. 4А). Положительная корреляция между осадками и CD в летние месяцы наблюдается только для участка POG (июль). Температура июля, напротив, положительно воздействует на CD на участках POG и STO (рис. 4В).

Параметр RWD зависит от CWT (рис. A1 Дополнительных материалов), поэтому климатический отклик остаточных хронологий анатомической плотности древесины и толщины клеточной стенки схож. Анатомическая плотность древесины в большей степени чувствительна к температуре воздуха в начале вегетационного периода (рис. 4В), особенно в апреле (STO, POG и ZFD) и мае (POG), чем к количеству осадков за тот же период. При этом в конце вегетационного периода (август-сентябрь) на участках STO и SHU влияние температуры становится отрицательным. Количество осадков, выпадающих на участке SHU в текущем году (февраль и июль), положительно коррелирует с анатомической плотностью древесины; в то же время влияние осадков предыдущего года (июль) является отрицательным (рис. 4А). На участке POG связь между количеством осадков и RWD в апреле и мае отрицательная, в июле – положительная. Полученный результат свидетельствует о том, что температура благоприятно влияет на плотность древесины в более северных широтах, однако на юге Красноярского края ее повышение (особенно в конце вегетационного периода) может привести к снижению плотности древесины.

Сравнительный анализ климатического отклика радиального прироста и анатомических параметров древесины *Pinus sylvestris* показывает, что радиальный прирост проявляет более выраженную положительную

зависимость от осадков, но в относительно коротком временном интервале. Анатомические параметры менее чувствительны к количеству осадков, однако их климатический отклик в течение вегетационного периода более продолжителен по времени.

Температура, в свою очередь, оказывает более значительное воздействие на анатомические параметры ксилемы по сравнению с TRW. В частности, CWT и анатомическая плотность показали сильный положительный отклик на участках POG и STO, тогда как Drad – значимый отрицательный отклик (на всех участках, кроме ZFD). Кроме того, климатические условия лета предыдущего года влияют на размер годичных колец, формирующихся в текущем году.

Заключение

Результаты исследования показали, что влияние климатических факторов на радиальный прирост и анатомические параметры древесины *P. sylvestris* вдоль широтного градиента в Центральной Сибири неоднородно и определяется региональными особенностями. Климатический отклик ширины годичных колец являлся краткосрочным и приходился на начало вегетационного периода, в то время как отклик анатомических параметров был более продолжительным во времени и наблюдался ранней весной и поздним летом (что, вероятно, связано с формированием ранней и поздней древесины соответственно).

Повышение температуры воздуха в начале вегетационного периода оказывало положительное воздействие как на рост сосны обыкновенной (на всех участках, кроме самого южного), так и на толщину клеточной стенки; в то же время его влияние на радиальный диаметр люмена было отрицательным на большей части исследуемой территории (кроме самого северного участка). На севере

трансекта температура воздуха играет основополагающую роль, контролируя как радиальный прирост (март), так и строение ксилемы (апрель-июль). На лесостепных участках (POG и SHU) основным фактором, лимитирующим рост деревьев, являются осадки, причем на самом южном из них это влияние наиболее выражено. Таким образом, повышение средних температур в Южной Сибири приводит к усилению стресса, вызванного засухой, что, в свою очередь, препятствует нормальным физиологическим процессам роста и вызывает изменения в структуре ксилемы, в том числе уменьшение размеров люмена.

Несмотря на то что результаты показали явное влияние климатических условий на кле-

точную структуру и рост деревьев вдоль исследуемого градиента, для более глубокого понимания этой связи на различных этапах вегетационного периода требуется более детальный анализ анатомических параметров ранней и поздней древесины. Это позволит точнее оценить воздействие климатических изменений на продуктивность лесных экосистем и их роль в депонировании углерода.

Дополнительные материалы



Список литературы / References

Ваганов Е. А., Шашкин А. В. (2000) *Рост и структура годовичных колец хвойных*. Новосибирск, Наука, 232 с. [Vaganov E. A., Shashkin A. V. (2000) *Growth and tree-ring structure of conifers*. Novosibirsk, Nauka, 232 p. (in Russian)]

Демина А. В., Жирнова Д. Ф., Белокопытова Л. В., Упадхай К. К., Бабушкина Е. А. (2022) Детализация климатического отклика анатомических параметров древесины и фенологии ксилогенеза сосны обыкновенной в лесостепях юга Сибири. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 15(2): 183–201 [Demina A. V., Zhirnova D. F., Belokopytova L. V., Upadhyay K. K., Babushkina E. A. (2022) Detailing the climatic response of wood anatomical traits and xylogenesis phenology of Scots pine in the forest-steppes of Southern Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 15(2): 183–201 (in Russian)]

Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2021 год (2022) Москва, Росгидромет, 104 с. [Report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2021 (2022) Moscow, Rosgidromet, 104 p. (in Russian)]

Жарков М. С., Белокопытова Л. В., Фонти М. В., Бабушкина Е. А., Ваганов Е. А. (2021) Что может дать количественная анатомия для кинетики ксилогенеза: анализ радиальных размеров клеток. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 14(1): 84–96 [Zharkov M. S., Belokopytova L. V., Fonti M. V., Babushkina E. A., Vaganov E. A. (2021) What quantitative anatomy can provide for kinetics of xylogenesis: analysis of cell radial diameters. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 14(1): 84–96 (in Russian)]

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., Tabakova M. A., Khotcinskaia K., Koteneva A., Kirdyanov A. V., Olano J. M. (2021a) Linking tree growth and intra-annual density fluctuations to climate in suppressed and dominant *Pinus sylvestris* L. trees in the forest-steppe of Southern Siberia. *Dendrochronologia*, 67: 125842

- Arzac A., Tychkov I., Rubtsov A., Tabakova M. A., Brezhnev R., Koshurnikova N., Knorre A., Büntgen U. (2021b) Phenological shifts compensate warming-induced drought stress in southern Siberian Scots pines. *European Journal of Forest Research*, 140(6): 1487–1498
- Björklund J., Fonti M. V., Fonti P., Van den Bulcke J., von Arx G. (2021) Cell wall dimensions reign supreme: cell wall composition is irrelevant for the temperature signal of latewood density/blue intensity in Scots pine. *Dendrochronologia*, 65: 125785
- Bradshaw C. J. A., Warkentin I. G. (2015) Global estimates of boreal forest carbon stocks and flux. *Global and Planetary Change*, 128: 24–30
- Brecka A. F. J., Shahi C., Chen H. Y. H. (2018) Climate change impacts on boreal forest timber supply. *Forest Policy and Economics*, 92: 11–21
- Buttò V., Rozenberg P., Deslauriers A., Rossi S., Morin H. (2021) Environmental and developmental factors driving xylem anatomy and micro-density in black spruce. *New Phytologist*, 230(3): 957–971
- Carrer M., von Arx G., Castagneri D., Petit G. (2015) Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: The standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. *Tree Physiology*, 35(1): 27–33
- 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
- Ciais P., Reichstein M., Viovy N., Granier A., Ogée J., Allard V., Aubinet M., Buchmann N., Bernhofer C., Carrara A., Chevallier F., De Noblet N., Friend A. D., Friedlingstein P., Grünwald T., Heinesch B., Keronen P., Knohl A., Krinner G., Loustau D., Manca G., Matteucci G., Miglietta F., Ourcival J. M., Papale D., Pilegaard K., Rambal S., Seufert G., Soussana J. F., Sanz M. J., Schulze E. D., Vesala T., Valentini R. (2005) Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437(7058): 529–533
- Cook E. R., Holmes R. (1996) Guide for computer program ARSTAN. *The international tree-ring data bank program library version 2.0 user's manual. Laboratory of tree-ring research*. Grissino-Mayer H. D., Holmes R. L., Fritts H. C. (Eds.) Tucson, USA, University of Arizona, p. 75–87
- Cook E. R., Peters K. (1981) The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*, 41: 45–53
- Cuny H. E., Rathgeber C. B. K., Frank D., Fonti P., Fournier M. (2014) Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure. *New Phytologist*, 203(4): 1231–1241
- Cuny H. E., Rathgeber C. B. K., Frank D., Fonti P., Makinen H., Prislan P., Rossi S., del Castillo E. M., Campelo F., Vavřík H., Camarero J. J., Bryukhanova M. V., Jyske T., Gricar J., Gryc V., de Luis M., Vieira J., Cufar K., Kirdyanov A. V., Oberhuber W., Trembl V., Huang J. G., Li X., Swidrak I., Deslauriers A., Liang E., Nojd P., Gruber A., Nabais C., Morin H., Krause C., King G., Fournier M. (2015) Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. *Nature Plants*, 1: 15160
- Denne M. P. (1988) Definition of latewood according to Mork (1928). *IAWA Bulletin New Series*, 10(1): 59–62
- Eckes-Shephard A. H., Ljungqvist F. C., Drew D. M., Rathgeber C. B. K., Friend A. D. (2022) Wood formation modeling – a research review and future perspectives. *Frontiers in Plant Science*, 13: 837648

- Favero A., Mendelsohn R., Sohngen B. (2017) Using forests for climate mitigation: sequester carbon or produce woody biomass? *Climatic Change*, 144(2): 195–206
- Fonti M. V., Fakhrutdinova V. V., Kalinina E. V., Tychkov I. I., Popkova M. I., Shishov V. V., Nikolaev A. N. (2019) Long-term variability of anatomic features of annual tree rings of larch, pine and spruce in the permafrost zone in central Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 12(7): 692–702
- Fonti P., Babushkina E. A. (2016) Tracheid anatomical responses to climate in a forest-steppe in Southern Siberia. *Dendrochronologia*, 39: 32–41
- Fonti P., Bryukhanova M. V., Myglan V. S., Kirilyanov A. V., Naumova O. V., Vaganov E. A. (2013) Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (Pinaceae) from the Russian Altay. *American Journal of Botany*, 100(7): 1332–1343
- Friend A. D., Eckes-Shephard A. H., Fonti P., Rademacher T. T., Rathgeber C. B. K., Richardson A. D., Turton R. H. (2019) On the need to consider wood formation processes in global vegetation models and a suggested approach. *Annals of Forest Science*, 76: 49
- Gärtner H., Schweingruber F. H. (2013) *Microscopic preparation techniques for plant stem analysis*. Kessel, 78 p.
- Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G. (2015) Boreal forest health and global change. *Science*, 349(6250): 819–822
- Grissino-Mayer H. D. (2001) Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57(2): 205–221
- Hantemirov R. M., Corona C., Guillet S., Shiyatov S. G., Stoffel M., Osborn T. J., Melvin T. M., Gorlanova L. A., Kukarskih V. V., Surkov A. Y., von Arx G., Fonti P. (2022) Current Siberian heating is unprecedented during the past seven millennia. *Nature Communications*, 13: 4968
- IPCC (2021) Summary for Policymakers. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Masson-Delmotte V., Zhai P., Pirani A., Connors S. L., Péan C., Berger S., Caud N., Chen Y., Goldfarb L., Gomis M. I., Huang M., Leitzell K., Lonnoy E., Matthews J. B. R., Maycock T. K., Waterfield T., Yelekçi O., Yu R., Zhou B. (Eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 3–32
- Kalinina E. V., Knorre A. A., Fonti M. V., Vaganov E. A. (2019) Seasonal formation of tree rings in Siberian larch and Scots pine in the southern taiga of Central Siberia. *Russian Journal of Ecology*, 50(3): 227–233
- Kasischke E. S. (2000) Boreal ecosystems in the global carbon cycle. *Fire, climate change, and carbon cycling in the boreal forest. Ecological studies. Volume 138*. Kasischke E. S., Stocks B. J. (Eds.) New York, NY, Springer, p. 19–30
- Kim Y., Kobayashi H., Nagai S., Ueyama M., Lee B.-Y., Suzuki R. (2021) Boreal forest and forest fires. *Arctic hydrology, permafrost and ecosystems*. Yang D., Kane D. L. (Eds.) Springer, Cham, p. 615–655
- Kirilyanov A. V., Saurer M., Siegwolf R., Knorre A. A., Prokushkin A. S., Churakova (Sidorova) O. V., Fonti M. V., Büntgen U. (2020) Long-term ecological consequences of forest fires in the continuous permafrost zone of Siberia. *Environmental Research Letters*, 15(3): 034061
- Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., Rubel F. (2006) World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3): 259–263

- Krankina O. N., Dixon R. K., Kirilenko A. P., Kobak K. I. (1997) Global climate change adaptation: Examples from Russian boreal forests. *Climatic Change*, 36(1–2): 197–215
- Leskinen P., Lindner M., Verkerk P. J., Nabuurs G. J., Van Brusselen J., Kulikova E., Hassegawa M., Lerink B. (Eds.) (2020) *Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us 11*. European Forest Institute
- Levionnois S., Jansen S., Wandji R. T., Beauchêne J., Ziegler C., Coste S., Stahl C., Delzon S., Authier L., Heuret P. (2021) Linking drought-induced xylem embolism resistance to wood anatomical traits in Neotropical trees. *New Phytologist*, 229(3): 1453–1466
- Liang E., Balducci L., Ren P., Rossi S. (2016) Xylogenesis and moisture stress. *Secondary xylem biology: origins, functions, and applications*. Academic Press, p. 45–58
- Liang W., Heinrich I., Simard S., Helle G., Liñán I. D., Heinken T. (2013) Climate signals derived from cell anatomy of Scots pine in NE Germany. *Tree Physiology*, 33(8): 833–844
- Liu S., Li X., Rossi S., Wang L., Li W., Liang E., Leavitt S. W. (2018) Differences in xylogenesis between dominant and suppressed trees. *American Journal of Botany*, 105(5): 950–956
- Mann H. B., Whitney D. R. (1947) On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics*, 18(1): 50–60
- Martin-Benito D., Beeckman H., Cañellas I. (2013) Influence of drought on tree rings and tracheid features of *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* in a mesic Mediterranean forest. *European Journal of Forest Research*, 132(1): 33–45
- Panyushkina I. P., Hughes M. K., Vaganov 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
- Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 11(5): 1633–1644
- Piermattei A., von Arx G., Avanzi C., Fonti P., Gärtner H., Piotti A., Urbinati C., Vendramin G. G., Büntgen U., Crivellaro A. (2020) Functional relationships of wood anatomical traits in Norway spruce. *Frontiers in Plant Science*, 11: 683
- Prendin A. L., Petit G., Carrer M., Fonti P., Björklund J., von Arx G. (2017) New research perspectives from a novel approach to quantify tracheid wall thickness. *Tree Physiology*, 37(7): 976–983
- Rathgeber C. B. K., Decoux V., Leban J. M. (2006) Linking intra-tree-ring wood density variations and tracheid anatomical characteristics in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Annals of Forest Science*, 63: 699–706
- Rita A., Camarero J. J., Colangelo M., de Andrés E. G., Pompa-García M. (2022) Wood anatomical traits respond to climate but more individualistically as compared to radial growth: analyze trees, not means. *Forests*, 13(6): 956
- Rosner S., Nöbauer S., Voggeneder K. (2021) Ready for screening: Fast assessable hydraulic and anatomical proxies for vulnerability to cavitation of young conifer sapwood. *Forests*, 12(8): 1104
- Rosner S., Světlík J., Andreassen K., Børja I., Dalsgaard L., Evans R., Luss S., Tveito O. E., Solberg S. (2016) Novel hydraulic vulnerability proxies for a boreal conifer species reveal that opportunists may have lower survival prospects under extreme climatic events. *Frontiers in Plant Science*, 7: 831

Rossi S., Anfodillo T., Čufar K., Cuny H.E., Deslauriers A., Fonti P., Frank D., Gričar J., Gruber A., Huang J.G., Jyske T., Kašpar J., King G., Krause C., Liang E., Mäkinen H., Morin H., Nöjd P., Oberhuber W., Prislan P., Rathgeber C.B. K., Saracino A., Swidrak I., Trembl V. (2016) Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 22(11): 3804–3813

Slaughter C. W., Glotov V. Y. E., Viereck L. A., Mikhailov V. M. (1995) Boreal forest catchments: Research sites for global change at high latitudes. *Water, Air, and Soil Pollution*, 82(1–2): 351–361

Sperry J.S., Hacke U.G., Pittermann J. (2006) Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10): 1490–1500

Tabakova M. A., Arzac A., Martínez E., Kirdyanov A. V. (2020) Climatic factors controlling *Pinus sylvestris* radial growth along a transect of increasing continentality in southern Siberia. *Dendrochronologia*, 62: 125709

Taggart R. E., Cross A. T. (2009) Global greenhouse to icehouse and back again: the origin and future of the Boreal Forest biome. *Global and Planetary Change*, 65(3–4): 115–121

von Arx G., Carrer M. (2014) ROXAS – a new tool to build centuries-long tracheid-lumen chronologies in conifers. *Dendrochronologia*, 32(3): 290–293

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

Walsh J.E. (2014) Intensified warming of the Arctic: Causes and impacts on middle latitudes. *Global and Planetary Change*, 117: 52–63

Wigley T.M. L., Briffa K. R., Jones P. D. (1984) On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 23(2): 201–213