

УДК 630.18:630.16

## СЕЗОННОЕ ФОРМИРОВАНИЕ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ И СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

© 2019 г. Е. В. Калинина<sup>а</sup>, А. А. Кнорре<sup>а, б</sup>, М. В. Фонти<sup>а, \*</sup>, Е. А. Ваганов<sup>а, с</sup>

<sup>а</sup>ФГАОУ ВО “Сибирский федеральный университет”, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79

<sup>б</sup>Государственный природный заповедник “Столбы”, Россия 660006 Красноярск, ул. Карьерная, 26а

<sup>с</sup>Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50, стр. 28

\*e-mail: marina.fonti@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2018 г.

После доработки 30.06.2018 г.

Принята к публикации 09.07.2018 г.

Приведен сравнительный анализ сезонного формирования годичных колец лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих в зоне южной тайги Средней Сибири на двух участках высотного трансекта (200 и 536 м над ур. м.). Отбор образцов (кernов) проводился в течение 2012 г. с апреля по сентябрь. Результаты наблюдений показали, что начало и продолжительность различных фаз формирования годичных колец лиственницы и сосны обусловлены географическим положением участков и связанным с этим градиентом температур. Следует также отметить влияние видовых особенностей роста деревьев на формирование клеток ксилемы в течение вегетационного периода и, как следствие, на размеры анатомических параметров трахеид.

**Ключевые слова:** *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*, градиент температуры, ксилема, камбиальная активность, радиальный прирост деревьев, анатомические параметры древесины

**DOI:** 10.1134/S0367059719030065

Прогнозы изменения температуры воздуха, количества атмосферных осадков и увеличения атмосферного CO<sub>2</sub> являются основой для ожидаемых изменений в составе, структуре и продуктивности лесных экосистем [1]. Исследования структуры годичных колец, скорости и продолжительности различных фаз формирования ксилемы позволяют установить связь между изменениями окружающей среды и радиальным ростом деревьев, так как фиксируют условия разных промежутков сезона роста и по-разному регистрируют изменения в окружающей среде [2, 3]. В свою очередь структура ксилемы отражает функциональное равновесие между эффективностью водного транспорта (для достижения оптимального роста), затратами для построения клеточных стенок трахеид (для оптимизации и сохранности водопроводящей системы), механической поддержкой ассимиляционного аппарата, а также содержанием воды и неструктурных углеводов (для устойчивости к стрессовым факторам) [4, 5].

Влияние факторов среды на сезонный рост хвойных и лиственных видов древесных растений исследовали с применением различных методов в разных климатических и природных зонах [6–8]. Наибольший интерес представляют работы, рас-

сматривающие продолжительность сезона роста деревьев бореальной зоны на основе исследования формирования древесины [3, 6, 9]. В данной работе мы рассматриваем сезонное формирование годичных колец лиственницы сибирской (хвойного листопадного вида) и сосны обыкновенной (хвойного вечнозеленого вида), произрастающих в низкогорном и среднегорном поясах южной тайги, что обуславливает различный температурный режим территории. Проведение исследований на участках вдоль высотных трансектов [10, 11] имеет особое экологическое значение для интерпретации отклика деревьев на прошлые и прогнозируемые изменения климата, так как представляет собой “природный эксперимент”, при котором начало и продолжительность роста деревьев меняются в течение сезона в зависимости от положения (высоты над ур. м.) исследуемых древостоев и обусловленных этим температур воздуха (до 0.5°C каждые 100 м высоты). Для условий, где фиксируется значительное потепление климата весеннего периода в последние десятилетия и температура воздуха становится определяющим фактором при установлении сроков начала и продолжительности вегетационного периода [12], такой дизайн исследований позво-

ляет оценить изменения прироста основных лесобразующих пород деревьев, которые могут быть вызваны потеплением климата.

Основная цель настоящей работы — установить влияние температуры воздуха на сроки инициации камбиальной активности древесных растений и продолжительность процессов растяжения и утолщения вторичных стенок трахеид, что в свою очередь оказывает влияние на ширину годичных колец и их анатомическую структуру. В задачи работы входило оценить различия в скорости формирования годичных колец лиственницы и сосны в рассматриваемых местообитаниях и выявить основные факторы, определяющие сезонную динамику формирования колец.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) проводили на базе государственного природного заповедника “Столбы” (55°53′ с.ш., 92°46′ в.д., 200 и 536 м над ур. м.). Климат района — резко-континентальный, среднегодовая температура —0.13°C, количество осадков 660 мм/год (данные метеостанции “Столбы” за период 1947—2016 гг.). Год исследования (2012 г.) отличается от среднего за весь период наблюдений более высокими температурами воздуха (13.9 и 12.0°C соответственно) и меньшим количеством осадков (191.4 и 369.4 мм соответственно) в течение сезона роста — с мая по сентябрь.

В 2012 г. были заложены временные пробные площади для изучения внутрисезонных и погодных изменений процессов формирования ксилемы хвойных пород и оценки связи данных процессов с сезонными фазами вегетации растений. Участки отбирали по принципу приуроченности к постоянным фенологическим площадкам заповедника и двум локальным метеостанциям, расположенных на кордонах Лалетино и Нарым. Участок Лалетино (LAL, 200 м над ур. м.): LAL-1 — сосново-березовый разнотравно-злаково-осочковый лес; LAL-2 — светлохвойный злаково-осочковый лес. Участок Нарым (NAR, 536 м над ур. м.) — светлохвойно-березовый крупнотравно-злаково-осочковый лес. Согласно данным, полученным с локальных метеостанций, в 2012 г. на участках Лалетино и Нарым сумма осадков за вегетационный период составила 81.4 и 191.4 мм, среднегодовая температура воздуха 0.06 и -0.37°C, температура поверхности почвы 4.4 и 3.2°C соответственно. Температура почвы на глубине 20 см (измерения проводили только для участка Нарым) составила 4.0°C.

На участке NAR были выбраны 4 доминантных дерева каждого вида (сосна и лиственница), на участке LAL-1 — 4 дерева сосны, а на LAL-2 — 4 лиственницы. Возраст деревьев для NAR и LAL

был одинаков и составил 90 лет у сосны и 105 лет у лиственницы. Высота и диаметр деревьев 25 м и 30 см для лиственницы, 22 м и 43 см для сосны соответственно. С середины апреля по середину сентября 2012 г. с каждого дерева были взяты керны древесины длиной около 1 см (включающие 2—3 годичных кольца последних лет роста) возрастным шведским буравом Hagloff спирально по окружности ствола с шагом 5 см на высоте 1.3 м от поверхности почвы с периодичностью один раз в неделю. Непосредственно сразу после сбора образцы помещали в пробирки с фиксирующей жидкостью глицерин-спирт-вода в соотношении 1 : 1 : 1. Всего в течение вегетационного периода сбор сезонных образцов древесины проводился 22 раза.

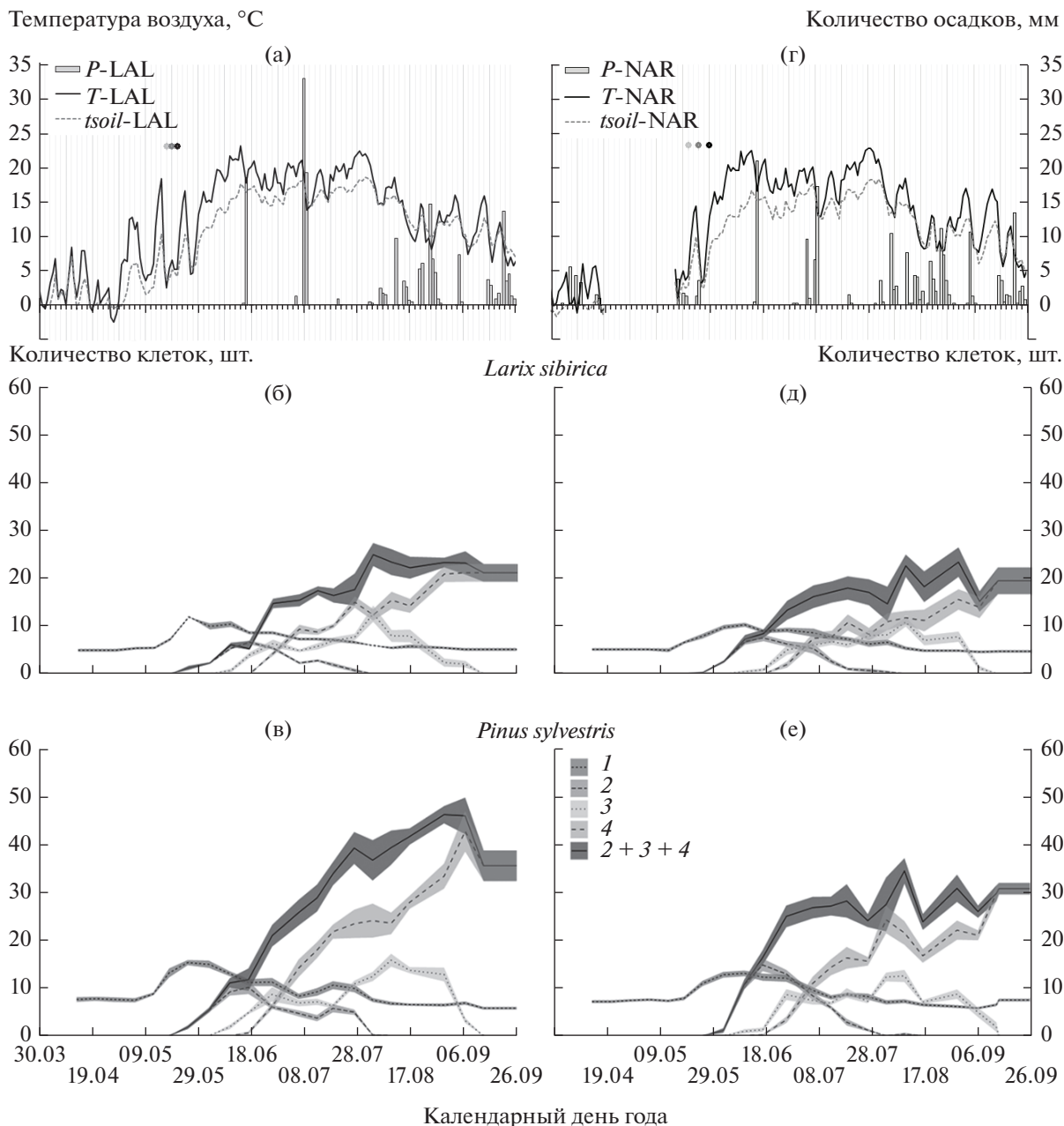
Параметры формирующихся годичных колец измеряли на тонких поперечных срезах древесины, полученных с помощью санного микротомы MC-2. Срезы помещали в раствор астра-голубого (2%-ный раствор) и сафранина (1%-ный раствор) для контрастного окрашивания лигнифицированных и нелигнифицированных тканей. Размеры различных зон формирующихся колец, число и размеры клеток измеряли при помощи системы анализа изображений (Carl Zeiss, Jena, Germany) и программного пакета AxioVision SE64 Rel. 4.9.1, позволяющих определять параметры клеточных структур в разных частях годичного кольца в полуавтоматическом режиме. В каждом годичном кольце измеряли 3 ряда клеток от внутренней границы к внешней, затем значения усредняли.

Нами выбрана следующая схема деления клеток на зоны: 1) камбиальная; 2) зона растяжения клеток; 3) зона первичной лигнификации клеточной стенки; 4) зона зрелых трахеид. Подробное деление формирующегося кольца с выделением отдельных зон растяжения и первичной лигнификации было возможно благодаря применению поляризационного фильтра.

Для последнего сезонного образца измерены параметры трахеид полностью сформированного годичного кольца 2012 г. Выбраны 5 рядов клеток с наибольшей площадью поперечного сечения. Измеряли радиальный размер люмена ( $LD$ ) и толщину двойной клеточной стенки ( $2CWT$ ), по которым затем рассчитывали радиальный размер трахеид ( $D = LD + 2CWT$ ). Согласно индексу Морка [13], на основе соотношения ширины двойной клеточной стенки и диаметра люмена в каждом кольце были установлены размеры зон ранней ( $EW, 2CWT < LD$ ) и поздней ( $LW, 2CWT > LD$ ) древесины.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Камбиальная зона исследуемых деревьев в состоянии покоя (весной и осенью) включала от 4 до 8 клеток (рис. 1б, г, д, е). Начало камбиальной активности в сторону ксилемы на участке LAL (200 м над ур. м.) и у лиственницы, и у сосны было



**Рис. 1.** Суточные изменения температуры воздуха ( $T$ ), температуры поверхности почвы ( $t_{soil}$ ) и количества осадков ( $P$ ) с локальных метеостанций на участках Лалетино (LAL (а)) и Нарым (NAR (б), пробел в метеоданных с 23.04 по 14.05). Кругами обозначены фазы распускания хвои лиственницы: светло-серый – распускание почек, серый – начало разворачивания хвои, черный – полное разворачивание. Усредненное (количество деревьев/вид/участок) количество клеток ( $\pm$  стандартная ошибка) в различных зонах годичного кольца лиственницы сибирской (в, г) и сосны обыкновенной (д, е) в течение сезона роста: 1 – камбиальная зона, 2 – зона растяжения клеток, 3 – зона первичной лигнификации клеточной стенки, 4 – зона зрелых трахеид, 2 + 3 + 4 – общее количество клеток ксилемы.

синхронным и наблюдалось с 12 мая. Сумма температур воздуха за 10 дней, предшествующих делению камбиальных клеток, составила  $79.34^{\circ}\text{C}$ , а сумма температур поверхности почвы  $38.17^{\circ}\text{C}$  (данные с локальной метеостанции LAL). На участке NAR (536 м над ур. м.) камбиальная активность лиственницы началась 18 мая, а у сосны на неделю позже при сумме средних температур

воздуха и поверхности почвы  $64.64$  и  $46.89^{\circ}\text{C}$  соответственно (для периода с 15 по 24 мая, данные с локальной метеостанции NAR).

Камбиальная активность наблюдалась в течение 63 дней для двух видов с участка NAR и 70 и 77 дней – для лиственницы и сосны соответственно с участка LAL (табл. 1). В этот период среднее количество клеток в зоне для деревьев

**Таблица 1.** Продолжительность различных фаз формирования годичных колец лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в 2012 г.

Участок	Вид	13.04	20.04	27.04	05.05	12.05	18.05	25.05	02.06	10.06	17.06	26.06	06.07	13.07	19.07	27.07	03.08	10.08	17.08	30.08	07.09	14.09	27.09	
LAL	LASI					$K_H$		$P_H$		$L_H$		$Z_H$			$K_O$	$P_O$				$L_O$	$Z_O$			
	PISY					$K_H$		$P_H$		$L_H$	$Z_H$				$K_O$	$P_O$	$P_O$				$L_O$	$Z_O$	$Z_O$	
NAR	LASI						$K_H$	$P_H$		$L_H$		$Z_H$			$K_O$		$P_O$				$L_O$	$Z_O$	$Z_O$	
	PISY							$P_H$	$P_H$	$L_H$		$Z_H$				$K_O$	$P_O$	$P_O$				$L_O$	$Z_O$	$Z_O$

Примечание. LAL – Лалетино; NAR – Нарым; LASI – лиственница сибирская, PISY – сосна обыкновенная;  $K_H$  и  $K_O$  – начало и окончание камбиальной активности;  $P_H$  и  $P_O$  – начало и окончание фазы растяжения трахеид;  $L_H$  и  $L_O$  – начало и окончание фазы лигнификации клеточной стенки;  $Z_H$  и  $Z_O$  – начало и окончание появления зрелых трахеид в ксилеме.

лиственницы составило 9 и 11 – для сосны на каждом из участков. Максимальная активность камбиальной зоны деревьев на участке NAR наблюдалась на неделю раньше (25 мая) по сравнению с участком LAL (2 июня), в это же время появились первые клетки ксилемы в зоне растяжения (см. рис. 1б, г, д, е). Окончание камбиальной активности было зафиксировано в конце июля и совпало с периодом максимальных среднесуточных температур воздуха (до 22.16°C, рис. 1а, б). Процесс растяжения закончился у лиственницы на участке Лалетино 27 июля, а у остальных деревьев на двух участках одновременно 3 августа.

Появление клеток в зоне первичной лигнификации и утолщение клеточных стенок зафиксированы 10 июня для всех исследуемых видов (см. табл. 1). Последние клетки в этой зоне на участке LAL у лиственницы наблюдались на неделю раньше, чем у сосны (30 августа и 7 сентября соответственно), на участке NAR – 7 сентября у лиственницы и 14 сентября у сосны.

Появление зрелых трахеид с полностью сформированной вторичной клеточной стенкой в ранней древесине сосны наблюдалось 17 июня на участке LAL и было синхронным (26 июня) у деревьев разных видов на участке NAR и лиственницы с участка LAL (см. табл. 1). Завершилось формирование годичного кольца на участке LAL у лиственницы 7 сентября, у сосны – на неделю позже, на участке NAR – 14 сентября у лиственницы и 27 сентября у сосны. Несмотря на положение исследуемых участков вдоль высотного трансекта и вызванные этим различия температурного режима, продолжительность сезона роста (от активации камбия до завершения лигнификации клеточных стенок трахеид поздней древесины) для низкогорного (LAL) и среднегорного (NAR) участков была одинакова и составила 118 дней для деревьев лиственницы и 125 дней – для деревьев сосны.

В течение сезона роста 2012 г. относительно широкие кольца (более 1 мм) были сформированы деревьями сосны на двух исследуемых участках (табл. 2). В связи с высокой корреляцией между шириной кольца и количеством клеток, его образующих, максимальное количество клеток (56) также соответствует данному виду. В среднем ко-

личество сформированных трахеид в годичном кольце сосны для четырех деревьев составило 33. При этом параметры трахеид (толщина клеточной стенки и радиальный размер клетки) отличались у деревьев с разных участков не только по средним значениям для кольца (табл. 2, рис. 2), но и отдельно для зоны ранней ( $D_{ew} = 35.6$  и  $37.0$  мкм,  $CWT_{ew} = 3.3$  и  $3.0$  мкм) и поздней ( $D_{lw} = 20.2$  и  $17.3$  мкм,  $CWT_{lw} = 5.6$  и  $4.8$  мкм) древесины для участков LAL и NAR соответственно, что в свою очередь отразилось на ширине каждой зоны.

Минимальная ширина годичных колец отмечена для деревьев лиственницы на участке Нарым. Она была на 20% меньше, чем на участке Лалетино, что связано с размерами трахеид ранней ( $D_{ew} = 52.5$  и  $47.3$  мкм,  $CWT_{ew} = 3.4$  и  $3.5$  мкм) и поздней ( $D_{lw} = 20.7$  и  $19.7$  мкм,  $CWT_{lw} = 8.1$  и  $7.6$  мкм) древесины для LAL и NAR соответственно. При этом процент ранней древесины был выше для лиственницы с участка Нарым (56%), чем для деревьев с участка Лалетино (45%).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ранее для периода с 1947 по 2011 г. было установлено [14, 15], что рост сосны обыкновенной в районе исследования определяется весенними температурами ( $R = 0.30-0.42$ ,  $p < 0.05$ ), тогда как для лиственницы сибирской значимую роль играет температура июня ( $R = 0.33$ ,  $p < 0.05$ ). Такие различия авторы связывают с тем, что физиологически активные процессы (водопроведение, фотосинтез и др.) у сосны и лиственницы могут начинаться в разное время за счет необходимости ежегодного формирования нового фотосинтезирующего аппарата у последней. Однако начало именно камбиальной активности, по полученным нами данным, наступает практически одновременно у двух видов (участок Лалетино), либо фиксируется запаздывание прироста сосны на одну неделю по сравнению с лиственницей (участок Нарым). Это соответствует результатам, указывающим на более ранние сроки наступления фенологических этапов развития хвои у лиственницы по сравнению с сосной [12]. Данное явление может быть обусловлено не только наличием

**Таблица 2.** Среднеарифметические показатели параметров трахеид лиственницы сибирской и сосны обыкновенной, сформированных в 2012 г.

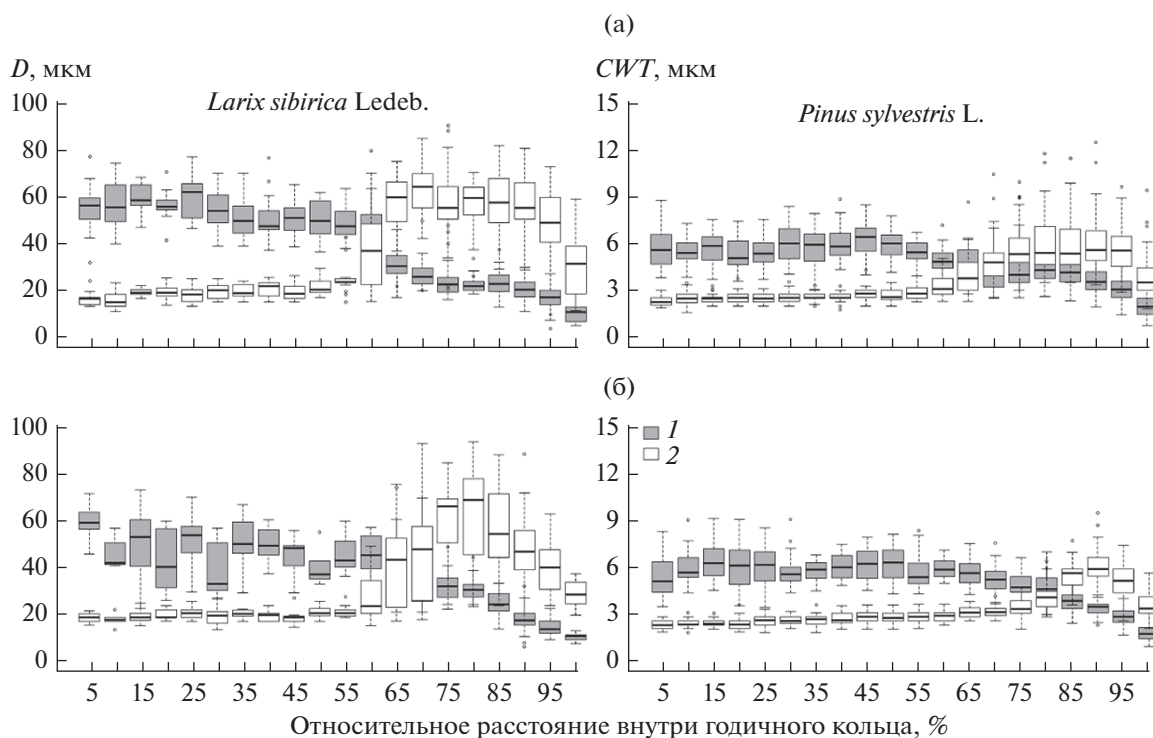
Участок	Вид	TRW, мкм	Число клеток в ряду	LD	D	CWT	EW/LW, %
				мкм			
LAL	LASI	819	24	22	34	6.1	45/55
	PISY	1022	33	23	31	4.0	68/32
NAR	LASI	571	17	23	34	5.5	56/44
	PISY	1026	34	24	31	3.5	72/28

Примечание. LAL – Лалетино; NAR – Нарым; LASI – лиственница сибирская; PISY – сосна обыкновенная; TRW – ширина годовичного кольца; LD – радиальный размер люмена; D – радиальный размер трахеиды; CWT – толщина клеточной стенки; EW/LW – соотношение ранней и поздней древесины.

или отсутствием фотосинтетического аппарата у деревьев, но и перераспределением резервных ассимилятов внутри растения при инициации тех или иных процессов [16]. Количество осадков оказывает значимое влияние на прирост сосны в июне ( $R = 0.30$ ,  $p < 0.05$ ), тогда как для лиственницы значимых корреляций между шириной годовичного кольца и осадками не обнаружено.

Влияние температуры почвы на начало камбиальной активности и прирост древесных растений имеет сложный характер [17–19], несмотря на то, что при росте температуры воздуха соответственно увеличивается и температура почвы. Нижний порог этого параметра широко известен

в пределах 3–5°C [20], хотя для трех хвойных видов Канады, основываясь на прямых измерениях, вероятность наступления камбиальной активности была рассчитана при минимальной, средней и максимальной температуре почвы на глубине 15 см равной 0.2–4.5, 2.6–7.5 и 8.3–12.6°C соответственно [18]. Полученные нами данные для участков LAL и NAR, где среднесуточная температура поверхности почвы за десятидневный период до начала камбиальной активности составила 3.8 и 4.7°C соответственно, а температура почвы на глубине 20 см на участке Нарым была равна 0.6°C, схожи с ранее опубликованными результатами исследований [18]. Данные о начале сезона



**Рис. 2.** Диаграмма размаха (boxplot) изменений радиального размера трахеид (1) и толщины их клеточной стенки (2) внутри годовичных колец лиственницы и сосны, сформированных в 2012 г., с шагом 5% относительно расстояния внутри годовичного кольца: а – участок Лалетино, б – участок Нарым. Линией внутри “ящика” показана медиана, размер “ящика” определен нижним и верхним квартилями (25 и 75% выборки соответственно), “усы” – минимальное и максимальное значение выборки, точки за пределами – выбросы.

роста сосны и лиственницы при средней за 10-дневный период температуре воздуха 7.9 и 6.5°C на участках Лалетино и Нарым также соответствуют ранее опубликованным результатам для деревьев бореальной зоны [18, 21], когда начало камбиальной активности происходит при достижении среднесуточных температур 6–8°C.

Ранее для лиственницы европейской вдоль высотного трансекта в Альпах было установлено, что запаздывание начала камбиальной активности составило 3–4 дня на каждые 100 м над ур. м. [11]. Схожие результаты получены нами для деревьев сосны, когда начало сезона роста было зафиксировано для высокогорного участка на 13 дней позже, чем для низкогорного. Для лиственницы запаздывание составило только 6 дней.

Согласно ряду исследований [22–24], влияние температуры воздуха на реактивацию камбиальных тканей происходит опосредованно через активацию и перенос ауксина внутри стебля, при этом низкие весенние температуры могут замедлять как его биосинтез, так и транспорт. Источниками ауксина являются апикальные меристемы, в том числе почки, развивающаяся хвоя и побеги [25, 26], в связи с чем согласованность фенологии хвои и начала ксилогенеза представляет собой особый интерес [27, 28]. Несмотря на очевидную связь этих двух процессов, ранее полученные результаты противоречат друг другу. Исследование лиственницы европейской на высотном трансекте в Швейцарских Альпах [11] показало, что радиальный рост деревьев начинается на 3–4 недели после распускания хвои, тогда как для хвойных Италии и Канады обнаружена другая последовательность [27, 29]. В нашем исследовании на участке Лалетино деление камбиальных клеток лиственницы было зафиксировано на неделю раньше начала распускания хвои [30], тогда как для лиственницы с участка Нарым эти две фазы совпали (см. рис. 1б, г). В целом периоды между фазами распускания хвои лиственницы (распускание почек, начало разворачивания и полное разворачивание хвои) для участка LAL были короче (2 дня), чем для участка NAR (4 дня).

Следует отметить, что ранее опубликованные данные о лимитировании роста деревьев температурой воздуха в конце вегетационного периода, когда она опускается до среднесуточных значений 8–9°C [27], соответствуют только для сосны с участка Нарым. Непосредственно перед окончанием сезона роста лиственницы с двух участков, а также сосны с участка Лалетино (когда все клетки полностью закончили лигнификацию клеточных стенок) средняя температура все еще достигала 12–13°C.

В связи с тем, что основным лимитирующим рост деревьев фактором в зоне южной тайги является температура воздуха, достаточно сложно установить влияние количества осадков на начало и продолжительность камбиальной активности, а также

на процессы формирования годичного кольца деревьев. Чтобы получить достоверные результаты, необходимо продолжить мониторинг сезонного роста годичных колец и использовать наблюдения для нескольких лет (или сезонов роста).

Несмотря на широко известную видовую особенность изменчивости радиального размера люмена и клеточной стенки трахеид, при которой сосна характеризуется меньшим размером клеток ранней древесины, но более широкой переходной зоной, тогда как для лиственницы как таковая переходная между ранней и поздней древесиной зона почти отсутствует, о внутрисезонной динамике анатомических параметров ксилемы для одного и того же вида вдоль высотного трансекта известно мало. Так, основные различия как сосны, так и лиственницы для разных участков наблюдались в соотношении зон ранней и поздней древесины, обусловленные изменением толщины клеточной стенки при относительно схожих размерах люмена (см. табл. 2, рис. 2). При этом более широкая клеточная стенка трахеид и в целом ширина поздней древесины были характерны для деревьев на участке LAL. На основании ранее полученных результатов о влиянии климатических условий на радиальный рост исследуемых видов [14, 15] и том факте, что в 2012 г. период с мая по август был на 3°C теплее и на 42% суше по сравнению со средним для 1947–2016 гг., можно предположить, что при оптимальных условиях радиальный прирост деревьев и анатомическая структура годичных колец сосны и лиственницы будет значительно отличаться от сформированных в 2012 г.

Таким образом, полученные нами данные подтверждают влияние температуры воздуха и почвы на начало ксилогенеза сосны обыкновенной и лиственницы сибирской, при этом для среднегорного участка деление камбиальных клеток начинается при относительно низких температурах по сравнению с низкогорным. Завершение камбиальной активности совпадает с периодом максимальных температур воздуха. Полученные связи и климатические данные в начале и конце сезона роста могут быть использованы в дальнейшем как входящие параметры имитационной модели роста древесных растений Ваганова-Шашкина [2] и позволят получить биологически обусловленную согласованность между исходными древесно-кольцевыми хронологиями и имитационными кривыми. Несмотря на различия в продолжительности камбиальной активности до двух недель, в целом длина сезона роста для двух участков была схожей и составила 118 дней для лиственницы и 125 дней для сосны. Данные анатомических параметров трахеид исследуемых видов подтверждают как видовую специфичность, так и влияние условий произрастания на рост сосны обыкновенной и лиственницы сибирской вдоль высотного трансекта.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17-04-00610-а).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- IPCC V. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Eds. Stocker T.F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S.K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., Midgley P.M. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2013. 1535 p.
- Ваганов Е.А., Шапкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
- Rossi S., Anfodillo T., Čufar K. et al. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the northern hemisphere // *Global Change Biology*. 2016. V. 22. P. 3804–3813. doi 10.1111/gcb.13317
- Свидерская И.В., Суховольский В.Г., Радостева Е.Ю., Кирдянов А.В. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахеид хвойных // Журн. Сибирского федерального ун-та. Биология. 2011. Т. 2. № 4. С. 183–196.
- Fonti P., Jansen S. Xylem plasticity in response to climate // *New Phytol*. 2012. V. 195(4). P. 734–736. doi.org/ doi 10.1111/j.1469-8137.2012.04252.x
- Antonova G.F., Stasova V.V. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems // *Trees*. 1993. V. 7. P. 214–219. doi 10.1007/BF00202076
- Deslauriers A., Morin H. Intra-annual tracheid production in balsam fir stems and the effect of meteorological variables // *Trees*. 2005. V. 19(4). P. 402–408. doi 10.1007/s00468-004-0398-8
- Eilmann B., Zweifel R., Buchmann N. et al. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak // *Tree Physiol*. 2009. V. 29. P. 1011–1020. doi 10.1093/treephys/tpp035
- Брюханова М.В., Кирдянов А.В., Прокушкин А.С., Силкин П.П. Особенности ксилогенеза *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. в условиях криолитозоны Средней Сибири // *Экология*. 2013. № 5. С. 323–329. [Bryukhanova M.V., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Silkin P.P. Specific features of xylogenesis in Dahurian larch, *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., growing on permafrost soils in Middle Siberia // *Rus. J. of Ecology*. 2013. V. 44. № 5. P. 361–366. doi 10.1134/S1067413613050044]
- Körner C. The use of ‘altitude’ in ecological research // *Trends Ecol. Evol*. 2007. V. 22. P. 569–574. doi 10.1016/j.tree.2007.09.006
- Moser L., Fonti P., Büntgen U. et al. Timing and duration of European larch growing season along altitudinal gradients in the Swiss Alps // *Tree Physiol*. 2010. V. 30. P. 225–233. doi 10.1093/treephys/tpp108
- Овчинникова Т.М., Фомина В.А., Андреева Е.Б. и др. Анализ изменений сроков сезонных явлений у древесных растений заповедника “Столбы” в связи с климатическими факторами // *Хвойные бореальной зоны*. 2011. №1–2. С. 47–54.
- Denne M.P. Definition of latewood according to Mork (1928) // *IAWA Bulletin*. 1989. V. 10. P. 59–62. doi 10.1163/22941932-90001112
- Кнорре А.А., Конурбаева Р.У. Влияние рекреации на формирование радиального прироста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в заповеднике “Столбы” // *Научные исследования в заповедниках и национальных парках Южной Сибири*. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. Вып. 2. С. 160–165.
- Конурбаева Р.У. Реакция основных древесных видов горно-таежного пояса Восточного Саяна на изменение климата: Дис. на соиск. степени магистра. Красноярск: Сибирский федер. ун-т, 2012. 81 с.
- Chapin F.S., Schulze E., Mooney H.A. The ecology and economics of storage in plants // *Ann. Rev. Ecol. Syst*. 1990. V. 21. P. 423–447. doi 10.1146/annurev.es.21.110190.002231
- Landhausser S.M., DesRochers A., Lieffers V.J. A comparison of growth and physiology in *Picea glauca* and *Populus tremuloides* at different soil temperatures // *Can. J. For. Res*. 2001. V. 31(11). P. 1922–1929. doi 10.1139/x01-129
- Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Carraro V. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes // *Oecologia*. 2007. V. 152. P. 1–12. doi 10.1007/s00442-006-0625-7
- Lupi C., Morin H., Deslauriers A., Rossi S. Xylogenesis in black spruce: does soil temperature matter? // *Tree Physiol*. 2012. V. 32. P. 74–82. doi 10.1093/treephys/tpr132
- Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. 349 p. doi 10.1007/978-3-642-18970-8
- Rossi S., Deslauriers A., Gričar J. et al. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates // *Global Ecol. Biogeogr*. 2008. V. 17. P. 696–707. doi 10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x
- Oribe Y., Kubo T. Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers // *Tree Physiol*. 1997. V. 17. P. 81–87. doi 10.1093/treephys/17.2.81
- Uggla C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine // *Plant Physiol*. 2001. V. 125(4). P. 2029–2039. doi 10.1104/pp.125.4.2029
- Oribe Y., Funada R., Kubo T. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters // *Trees: Struct. Funct.* 2003. V. 17. P. 185–192. doi 10.1007/s00468-002-0231-1
- Savidge R.A. Auxin and ethylene regulation of diameter growth in trees // *Tree Physiol*. 1988. V. 4(4). P. 401–414. doi 10.1093/treephys/4.4.401
- Sundberg B., Uggla C. Origin and dynamics of indoleacetic acid under polar transport in *Pinus sylvestris* // *Physiol. Plant*. 1998. V. 104(1). P. 22–29. doi 10.1034/j.1399-3054.1998.1040104.x
- Rossi S., Rathgeber C.B.K., Deslauriers A. Comparing needle and shoot phenology with xylem development on three conifer species in Italy // *Ann. For. Sci*. 2009. V. 66(2). P. 206. doi 10.1051/forest/2008088
- Swidrak I., Schuster R., Oberhuber W. Comparing growth phenology of co-occurring deciduous and evergreen conifers exposed to drought // *Flora*. 2013. V. 208. P. 609–617. doi 10.1016/j.flora.2013.09.004
- Zhai L., Bergeron Y., Huang J.G., Berninger F. Variation in intra-annual wood formation, and foliage and shoot development of three major Canadian boreal tree species // *Amer. J. Bot*. 2012. V. 99(5). P. 827–837. doi 10.3732/ajb.1100235
- Должковая Н.П. Календарь растений // *Летопись природы государственного природного заповедника “Столбы”*. 2012. Кн. 70. С. 61–65.