

## ПОТЕНЦИАЛ ПРИМЕНЕНИЯ ПАРАМЕТРА BLUE INTENSITY ДЛЯ ОЦЕНКИ КЛИМАТИЧЕСКОГО ОТКЛИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ НА ПОЛУОСТРОВЕ КРЫМ

© 2023 г. А. В. Комарова<sup>a, c</sup>, В. В. Кукарских<sup>a, d</sup>, М. О. Бубнов<sup>a</sup>, Н. М. Дэви<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202/3

<sup>b</sup>Казанский федеральный университет, Россия 420008 Казань, ул. Кремлевская, 18

<sup>c</sup>Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,  
Россия 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

<sup>d</sup>Сибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79

\*e-mail: nadya@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 25.01.2023 г.

После доработки 26.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Представлены результаты оценки климатического сигнала, содержащегося в ширине годичных колец, и показателя оптической плотности древесины (Blue Intensity) родственных видов сосен – черной (*Pinus nigra* Arnold) и пицундской (*Pinus brutia* Ten), произрастающих на южном побережье полуострова Крым. Показано влияние накопительного эффекта недостатка влаги на радиальный рост и процессы лигнификации поздней древесины изученных видов хвойных. Выявлена специфическая реакция *P. nigra* в высокогорных районах на условия продолжительной засухи. Продемонстрирована перспективность применения показателя Blue Intensity для дендроклиматических исследований на территории полуострова Крым.

**Ключевые слова:** климатический отклик, радиальный прирост, Blue Intensity, *Pinus nigra*, *Pinus brutia*, полуостров Крым

**DOI:** 10.31857/S0367059723050062, **EDN:** WWGFFU

Изучение климатического отклика ширины годичных колец деревьев является классическим методом в дендроклиматологии [1, 2]. Однако в некоторых случаях более стабильные и сильные связи с климатическими переменными позволяют получить данные об изменении таких параметров годичных колец, как изотопный состав [3–5], рентгеновская [6, 7] и оптическая плотность древесины Blue Intensity (BI) [8–10]. Метод BI основан на измерении интенсивности отраженного видимого синего света от поверхности древесины в связи со способностью лигнина поглощать свет в ультрафиолетовой части спектра в большей степени, чем другие структурные компоненты древесины [11–13], т.е. чем выше степень отраженного синего света, тем менее плотная (т.е. менее лигнифицированная) древесина. BI отражает также количество целлюлозы и гемицеллюлозы, которые являются сопутствующими компонентами лигнина в клеточных стенках трахеид [14, 15].

Хотя параметр BI отражает только относительную плотность древесины, существует ряд исследований, доказывающих эффективность приме-

нения BI наравне с рентгеновской денситометрией [9, 10, 16, 17]. Чаще всего параметр BI определяют для поздней древесины, у которой толщина клеточных стенок, содержание лигнина, целлюлозы и гемицеллюлозы максимальны в годичном кольце. Однако наличие заболони и ядра, различных поражений древесины, а следовательно, и отклонений в цвете этих структурных элементов, которые невозможно полностью устранить кипячением в этаноле или ацетоне, могут исказить измерения, основанные на отражательной способности древесины. Для исключения влияния подобных факторов используется параметр deltaBI ( $\Delta BI$ ), который рассчитывается путем вычитания значений оптической плотности ранней древесины (BI EW) из значений поздней (BI LW). Так как содержание остаточных веществ после экстракции одинаково во всем годичном кольце, исключение значений ранней древесины позволяет оставить только доминирующий сигнал BI поздней древесины [16, 18].

В работе Гиндл с соавт. [19] была впервые показана связь между плотностью лигнина, измеренной с помощью УФ-фотомикрофотографии,

и температурой воздуха в конце вегетационного периода. Ряд экспериментов с другими длинами волн позволил установить, что различия между ранней и поздней древесиной увеличиваются в спектре от инфракрасного до ультрафиолетового, что связывают главным образом с тем, что свет с более короткой длиной волны лучше поглощается лигнином. Также была выявлена наиболее сильная корреляция значений максимальной плотности древесины именно с оптической плотностью в синем спектре [6, 8].

Измерение ВІ в основном используется для деревьев, произрастающих в высоких широтах и на верхней границе леса, где температура оказывает наибольшее влияние на рост по сравнению с другими параметрами климата [10, 20–23]. Несмотря на то, что данный метод зарекомендовал себя для анализа древесно-кольцевых хронологий, полученных для северных широт [10, 24–26], он также успешно используется при изучении роста деревьев в южных широтах [27, 28]. Большое количество работ выполнено в районах, где наблюдается недостаточное увлажнение, в частности на различных территориях Средиземноморья [29, 30]. Однако на схожей по своим климатическим параметрам территории полуострова Крым подобных работ не проводилось.

На южном берегу полуострова Крым произрастают два родственные вида рода *Pinus*: *P. brutia* и *P. nigra*, естественные древостой которых занимают большие площади в основном на южных склонах Главной гряды Крымских гор [31, 32]. Оба вида имеют пересекающиеся ареалы [33, 34], считаются засухоустойчивыми, способны произрастать на обедненных маломощных почвах. Основное различие заключается в высотном диапазоне их распространения: оптимальный высотный диапазон для произрастания *P. nigra* находится в пределах 800–1500 м над ур. м., для *P. brutia* – 0–600 м.

Для территории Крымского полуострова ранее были проведены лишь единичные исследования зависимости роста деревьев от погодных условий [35–37]. Целью данной работы было (1) построить хронологии по ширине годичных колец, ВІ ранней и поздней древесины и  $\Delta$ ВІ для *P. brutia* и *P. nigra* на территории полуострова Крым, (2) проанализировать климатический отклик полученных хронологий, (3) оценить эффективность применения показателя Blue Intensity для деревьев, произрастающих в условиях полуострова.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве исследуемого района были выбраны горные склоны южного побережья полуострова Крым (рис. 1), который располагается в северной части Черного моря. Климат в районе исследования – средиземноморский. Самым теплым

месяцем является июль, а самым холодным – февраль. Зима длится со второй половины ноября по март. Снежный покров редко держится более 10 дней. Среднегодовое количество осадков составляет около 565 мм, которые выпадают преимущественно в виде дождя. Наиболее дефицитным по осадкам является период с июня по сентябрь, средняя температура воздуха в этот период достигает 22°C. В то же время значения индекса сухости SPEI на протяжении всего года близки к нулю, что можно интерпретировать как близкие к нормальным условиям увлажнения, однако в отдельные годы среднее значение достигает –2, что указывает на периодически экстремально засушливые летние периоды. Таким образом, основным фактором, лимитирующим рост деревьев на данной территории, является дефицит влаги, что подтверждают предшествующие исследования [36, 37].

Значительную часть склонов горного Крыма покрывают маломощные бурые горно-лесные почвы, однако на высотах ниже 300–500 м их сменяют коричневые горные щебнистые почвы [38]. Помимо этого, встречаются участки выхода известняков. Растительность имеет ксерофитный характер, на всем протяжении южного берега встречаются типичные средиземноморские виды [39].

### Отбор кернов, обработка и анализ данных

В исследовании проанализированы данные с четырех участков произрастания *P. nigra* (AIPN, GPN) и *P. brutia* (APB, NSPB) на склонах Главной гряды Крымских гор. Отбор буровых образцов осуществляли на высоте 1.1–1.3 м с помощью бура Пресслера.

AIPN: Участок расположен на южном склоне гряды на хорошо развитых буроземах с уклоном около 30°. Средняя высота первого яруса 30 м, представлен сосной черной, сомкнутость крон 0.5, во втором ярусе бук, дуб, вяз, тис, клён. Травянистый ярус выражен слабо – купена, майник.

GPN: Исследуемый район юго-западной экспозиции Главной гряды. Почвы хорошо развитые, бурые, мощные, каменистые. Уклон составляет около 10°. Участок заложен в смешанном старовозрастном древостое: средняя высота первого яруса 20–22 м, сомкнутость крон 0.6; во втором ярусе вяз, клен.

APB: Образцы были взяты на крутых прибрежных, часто обрывистых склонах западной экспозиции. Породы представляют собой верхнеюрские известняки, которые покрыты горными коричневыми почвами. В целом характерна степная растительность – асфоделина, ковыль, келерия. Высота деревьев в среднем 12–15 м, сомкнутость крон 0.2.

NSPB: Участок расположен на склонах юго-восточной экспозиции, на которых сформирова-

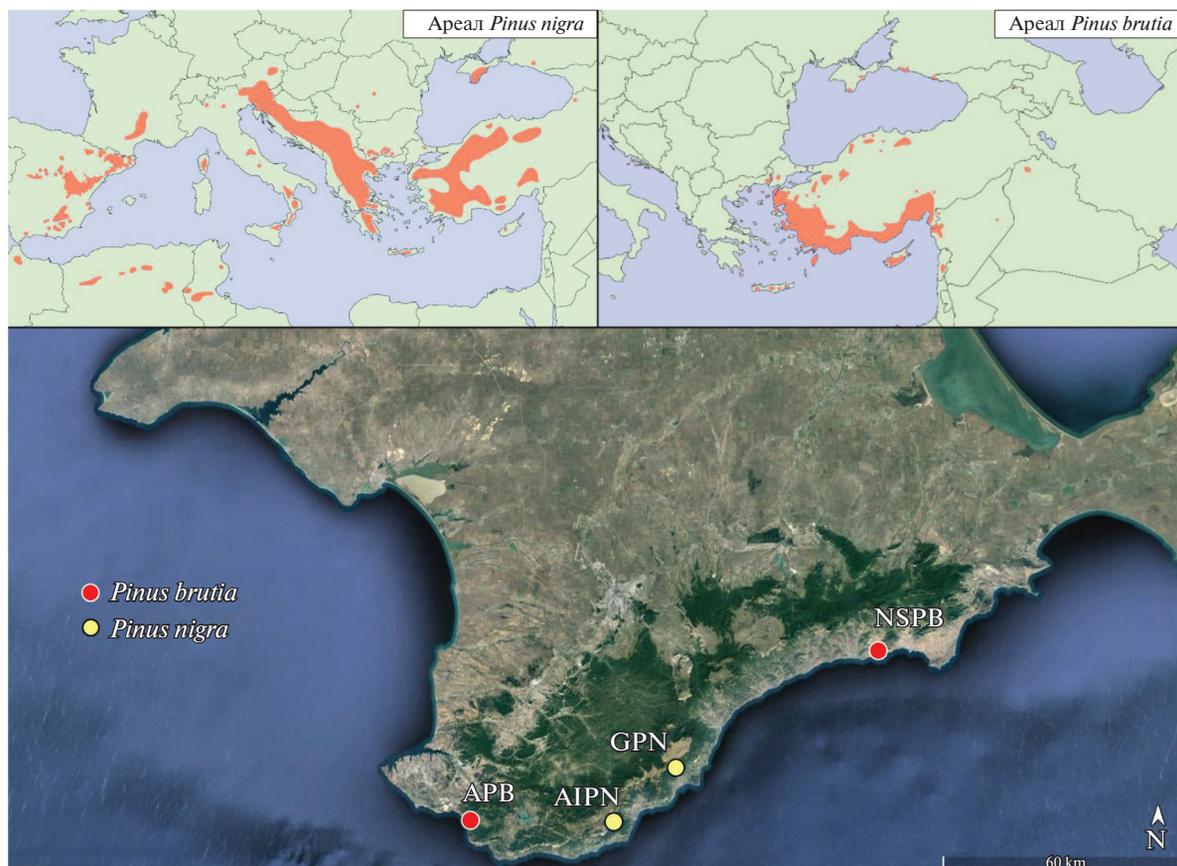


Рис. 1. Карта района исследования. Сверху приведены карты ареалов *P. nigra* и *P. brutia* [40].

лись разреженные древостои – расстояние между деревьями составляет 10–50 м, а средняя высота древостоя 8 м. Совместно с сосной пицундской произрастают типичные представители средиземноморской флоры: можжевельник колочий, фисташка туполистная, грабинник, скумпия, жасмин кустарниковый. Основные характеристики участков приведены в табл. 1.

На каждом участке отбирали керны с 20–25 доминантных деревьев. Образцы обрабатывали по стандартной дендрохронологической методике [41, 42]. Экстракция смолистых веществ из кернов была проведена с помощью аппарата Сокслета в 95%-ном этаноле в течение 48 ч. Далее все керны были отшлифованы для дальнейшего сканирования с помощью сканера EPSON Perfec-

tion V550. Перед сканированием аппарат был откалиброван с использованием IT8 Calibration Target IT8.7/2 of SilverFast Auto 8, что позволило обеспечить сопоставимость полученных результатов с другими исследованиями.

Ширина годичных колец (ШГК), оптическая плотность ранней (BI EW) и поздней древесины (BI LW) были измерены по полученным изображениям в программе Coorecorder 9.6 [43]. Вычисление оптической плотности проведено с помощью метода среднего от отсортированных пикселей (Mean of sorted pixels), по которому выбирается 30% самых темных пикселей и рассчитывается среднее значение яркости. Для удобства интерпретации полученных результатов значения BI были рассчитаны в инвертированном формате,

Таблица 1. Основные характеристики участков сбора образцов

Участок	AIPN	GPN	APB	NSPB
Вид	<i>P. nigra</i>		<i>P. brutia</i>	
Высота над ур. м., м	750	560	90	150
Координаты, с. ш.	44°28'09"	44°34'15"	44°27'52"	44°49'09"
Координаты, в. д.	34°05'10"	34°16'23"	33°38'33"	34°53'44"

доступном в качестве опции в Coorecorder 9.6. Параметр  $\Delta VI$  был автоматически рассчитан путем вычисления разницы между значениями оптической плотности ранней и поздней древесины в программе Coorecorder 9.6.

Образцы были перекрестно датированы в программе TSAPWin [44] с верификацией в программе COFECNA [45]. Для устранения возрастного тренда и влияния неклиматических факторов хронологии были проиндексированы с использованием аппроксимирующей кривой, описываемой кубическим сплайном с отсечением 50% изменчивости, превышающей 67% длительности индивидуальных серий [46] в пакете dplR 1.7.4 [47] статистической среды R [48]. На основе индексированных рядов ШГК и VI были построены обобщенные хронологии с “выбеливанием” (т.е. было устранено влияние условий предыдущего года на рост годичного кольца) для каждого исследуемого участка (dplR 1.7.4, R 4.2.2, [47]). Для каждой хронологии также был рассчитан EPS (expressed population signal), показывающий, в какой степени реальная хронология отражает гипотетическую выборку из всей генеральной совокупности. Связь между климатическими переменными и параметрами прироста оценивали за период с 1950 г. по 2018 г. с использованием пакета treeclim [49]. Расчеты были проведены для периода с ноября предшествующего по ноябрь года формирования кольца.

#### *Климатические данные*

Для территории района исследования имеются достаточно продолжительные ряды метеонаблюдений, однако в отдельные периоды они отсутствуют или фрагментарны (особенно после 2000 г.). В связи с этим для дендроклиматического анализа мы использовали значения климатических переменных, определенных на основе прямых наблюдений методом пространственной экстраполяции для точек (грид) с разрешением  $0.5 \times 0.5$  градуса. Для каждого участка были взяты данные ближайшего грида, полученные из открытого источника – подразделения по изучению климата Университета Новой Англии (<http://www.cru.uea.ac.uk/data>). Из-за большой климатической и высотной разниц точек сбора расчет климатического отклика для точки AIPN был проведен по исходным рядам метеонаблюдений метеостанции Ай-Петри (с 1950 г. по 2012 г.).

Для оценки влияния факторов, оказывающих лимитирующее действие на прирост исследуемых видов, были использованы помесечные значения индекса дефицита влаги (SPEI1) [50], а также агрегированные за 4 мес. значения SPEI (SPEI4), которые были построены с помощью WMO KNMI (World Meteorological Organization, Royal Netherlands Meteorological Institute) (<http://climexp.knmi.nl>) для периода с 1950 г. по 2018 г. Значения индексов ин-

терпретируются как градация от “–2” – экстремально сухо до “2” – экстремально влажно.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Радиальный прирост и оптическая плотность поздней древесины*

Продолжительность большинства построенных древесно-кольцевых хронологий более 200 лет (табл. 2). Все хронологии по ширине годичных колец показывают высокую корреляцию между индивидуальными хронологиями ( $>0.5$  для *P. nigra* и  $>0.7$  для *P. brutia*), что указывает на наличие общего сигнала в индивидуальных хронологиях. Полученные хронологии имеют различную чувствительность – от слабой (0.23) до высокой (0.43), что свидетельствует о разной степени лимитирования прироста деревьев внешними условиями среды. При этом хронологии, построенные для *P. brutia*, характеризуются как более чувствительные, чем полученные для *P. nigra*.

Хотя для VI получены высокие значения EPS, средние значения межсерийной корреляции на всех участках имеют низкий уровень и хронологии характеризуются крайне низкими коэффициентами чувствительности (0.05–0.08). При этом чувствительность хронологий  $\Delta VI$  (0.12–0.17) почти в 2 раза выше, чем VI ранней и поздней древесины на всех участках. Влияние условий предыдущего года сохраняется для всех хронологий – автокорреляция 1-го порядка  $>0.5$  на всех участках; наибольшие значения характерны для хронологий по ШГК.

### *Влияние количества осадков на рост и оптическую плотность древесины*

Дендроклиматический анализ показал, что на радиальный прирост сосны пицундской оказывает положительное влияние количество осадков июня–июля, однако для точки NSPB также установлена связь с осадками декабря прошлого года, марта и октября текущего года (рис. 2). Для сосны черной обнаружены положительные отклики ШГК на режим увлажнения июля–августа, хотя в верхней части склона (AIPN) отклик отсутствует. Участок AIPN также отличается по откликам VI на режим увлажнения. Для него выявлена отрицательная корреляция VI поздней древесины и  $\Delta VI$  с осадками августа–сентября текущего года, а также показана положительная связь VI ранней и поздней древесины с условиями ноября предыдущего года. Однако для хронологии GPN установлена положительная корреляция всех трех параметров VI с количеством осадков в июле, а также  $\Delta VI$  с осадками ноября прошлого года и февраля текущего года.

Таблица 2. Описательная статистика полученных хронологий

Участок	Параметр	Количество деревьев	Средний возраст деревьев, лет	Длина обобщенной хронологии, лет	Средняя ширина годичного кольца, мм/среднее значение плотности	Средние значения межсерийной корреляции	Автокорреляция 1-го порядка	Средняя чувствительность*	R <sub>bat</sub> *	EPS*
AIPN	RW	19	225	271	1.16	0.53 ± 0.08	0.79 ± 0.12	0.23	0.31	0.90
	BI LW				1.39	0.46 ± 0.10	0.61 ± 0.16	0.07	0.18	0.81
	ΔBI				0.78	0.41 ± 0.09	0.51 ± 0.20	0.14	0.17	0.79
	BI EW				0.61	0.37 ± 0.05	0.69 ± 0.13	0.06	0.12	0.71
GPN	RW	19	277	308	0.97	0.57 ± 0.08	0.84 ± 0.06	0.25	0.33	0.90
	BI LW				1.21	0.38 ± 0.07	0.63 ± 0.15	0.08	0.15	0.78
	ΔBI				0.48	0.37 ± 0.08	0.51 ± 0.16	0.15	0.15	0.78
	BI EW				0.72	0.32 ± 0.09	0.72 ± 0.09	0.06	0.11	0.69
APB	RW	18	240	263	0.94	0.74 ± 0.06	0.80 ± 0.08	0.32	0.59	0.96
	BI LW				1.38	0.29 ± 0.08	0.63 ± 0.17	0.05	0.14	0.74
	ΔBI				0.53	0.42 ± 0.08	0.56 ± 0.14	0.12	0.20	0.82
	BI EW				0.85	0.47 ± 0.08	0.58 ± 0.15	0.06	0.24	0.85
NSPB	RW	12	188	298	0.89	0.75 ± 0.10	0.62 ± 0.13	0.43	0.62	0.95
	BI LW				1.35	0.23 ± 0.12	0.52 ± 0.16	0.07	0.10	0.56
	ΔBI				0.48	0.40 ± 0.14	0.44 ± 0.16	0.17	0.19	0.73
	BI EW				0.87	0.36 ± 0.10	0.41 ± 0.21	0.08	0.17	0.71

Примечание. RW – ширина годичного кольца; EW – ранняя древесина; LW – поздняя древесина; \* – для индексированных хронологий.

BI поздней древесины сосны пицундской (NSPB) положительно коррелирует с осадками марта и июля. Остальные отклики параметров BI для *P. brutia* отличаются в разных местах сбора. На площадке APB ΔBI положительно коррелирует с осадками февраля и мая–июля, тогда как на NSPB – с осадками марта–июня. BI ранней древесины имеет более разнообразные отклики. Так, наблюдается слабая отрицательная корреляция с уровнем увлажнения декабря предыдущего года, мая–июня на участке NSPB и мая на участке APB. При этом выявлены разнонаправленные отклики ΔBI и BI ранней древесины на осадки сентября (APB).

поздней древесины и ΔBI сосны черной показывают положительную связь с температурой февраля, а также с температурой в летний период, однако для AIPN характерны отклики на температуру июня–сентября, а для GPN – марта–апреля, июня, августа и ноября. При этом значения ΔBI выше, чем BI поздней древесины.

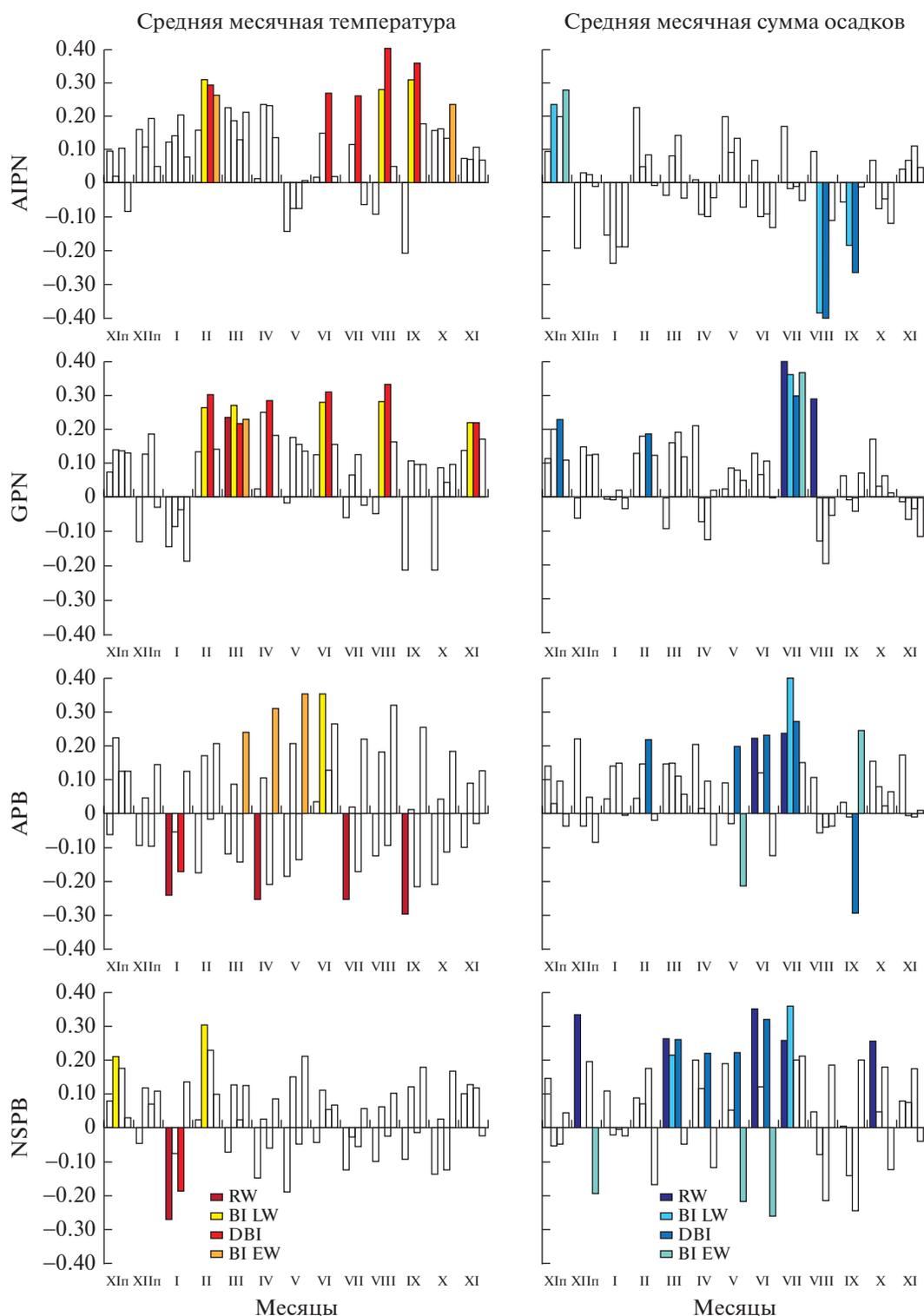
Для BI ранней и поздней древесины *P. brutia* характерен менее выраженный отклик на изменения температуры, однако стоит отметить сильную положительную корреляцию BI ранней древесины со средней температурой марта–мая (APB), а также BI поздней древесины – с температурой прошлого ноября, февраля (NSPB) и июня (APB).

#### Влияние температуры на рост и оптическую плотность древесины

Влияние температуры воздуха на ШГК более разнообразно. Так, для *P. nigra* была установлена корреляция ШГК с температурами марта (GPN), хотя на вершине склона (AIPN) значимых корреляций не установлено. Прирост *P. brutia* слабо отрицательно коррелирует с температурами января (APB, NSPB), апреля, июля и сентября (APB). BI

#### Связь роста и оптической плотности древесины с индексом сухости SPEI

Корреляционный анализ между индексами ширины годичных колец и индексом сухости (табл. 3) показал связь между ростом деревьев и недостатком увлажнения на всех участках. Выявлена достоверная связь ШГК с дефицитом влаги (SPEI) в середине вегетационного периода. Наиболее сильная корреляция – с условиями июля



**Рис. 2.** Коэффициенты корреляции между индексами радиального прироста (RW), показателями ВІ: поздней древесины (ВІ LW), ранней древесины (ВІ EW), дельта ВІ ( $\Delta$ ВІ), и климатическими переменными: температурой воздуха и количеством осадков с ноября предшествующего года (XIn) по ноябрь текущего года роста для общего периода с 1950 г. по 2018 г. Заливкой отмечены только достоверно отличающиеся от 0 (при  $p < 0.05$ ) коэффициенты. Буквой “п” отмечены месяцы предыдущего года.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции прироста и ВІ сосны с SPEI

Учас- ток	RW												
	XIп	XIIп	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
AIPN	0.05	-0.10	-0.20	0.23	-0.03	0.07	0.25	0.07	0.25	0.14	-0.04	-0.03	0.09
GPN	0.12	-0.03	0.01	0.14	-0.08	0.17	0.01	0.13	0.41	0.30	0.10	0.16	-0.02
APB	0.15	0.25	0.06	0.06	0.17	0.21	0.07	0.28	0.35	0.13	0.10	0.16	0.20
NSPB	0.18	0.35	0.17	0.10	0.28	0.17	0.18	0.38	0.32	0.10	0.07	0.29	0.10
BI LATEWOOD													
AIPN	0.14	0.12	-0.16	0.19	0.01	-0.12	0.12	-0.11	0.02	-0.37	-0.24	-0.06	0.07
GPN	0.23	0.17	0.01	0.20	0.14	-0.11	0.10	0.03	0.36	-0.16	0.00	-0.04	-0.09
APB	0.05	-0.01	0.16	0.21	0.15	-0.07	-0.03	0.01	0.39	-0.08	0.06	0.00	0.00
NSPB	-0.05	0.01	0.02	0.04	0.16	0.01	0.02	0.09	0.34	-0.05	-0.10	0.02	0.07
DELTA BLUE													
AIPN	0.05	0.09	-0.08	0.23	0.03	-0.18	0.17	-0.03	-0.05	-0.47	-0.28	-0.01	0.15
GPN	0.28	0.15	0.05	0.21	0.17	-0.14	0.13	0.08	0.29	-0.24	-0.02	0.00	-0.04
APB	0.14	0.08	0.17	0.26	0.14	0.11	0.20	0.22	0.33	0.01	-0.19	0.02	0.01
NSPB	-0.02	0.22	0.04	0.17	0.25	0.17	0.19	0.32	0.26	-0.15	-0.15	0.17	0.18
BI EARLYWOOD													
AIPN	0.24	0.08	-0.20	0.11	-0.01	-0.06	-0.03	-0.24	0.10	-0.17	-0.11	-0.03	-0.03
GPN	0.11	0.14	-0.02	0.14	0.13	-0.04	0.04	-0.01	0.36	-0.05	0.05	-0.03	-0.10
APB	-0.06	-0.08	0.00	0.01	0.03	-0.19	-0.20	-0.20	0.09	-0.11	0.21	-0.01	-0.01
NSPB	0.01	-0.22	-0.04	-0.20	-0.09	-0.17	-0.23	-0.28	0.09	0.11	0.13	-0.16	-0.06

Примечание. Здесь и в табл. 4 заливкой обозначены значимые коэффициенты корреляции.

текущего года. Кроме того, на радиальный рост *P. brutia* влияют условия июня, а на участке NSPB также и декабря предшествующего года. Хронология AIPN слабо коррелирует со значениями SPEI мая в отличие от GPN, где наблюдается сильная корреляция с индексом сухости июля–августа.

Хронологии ВІ поздней древесины обоих видов сосны положительно коррелируют с индексом SPEI июля, но отрицательно на участке AIPN с индексами августа–сентября. В целом ΔВІ повторяет отклики, полученные для ВІ поздней древесины, однако выявлена слабая связь с недостаточным увлажнением в феврале для AIPN, GPN, APB и в марте для NSPB. Наиболее неоднозначные результаты показал параметр ВІ ранней древесины – корреляции с индексом SPEI слабые и общие закономерности выявить сложно.

Связи параметров прироста с агрегированными значениями SPEI за четыре месяца позволили установить, насколько сильно продолжительный недостаток влаги в течение вегетационного сезона влияет на процессы роста и лигнификации годичного кольца (табл. 4).

Годичный прирост *P. nigra* в высокогорье (AIPN) наиболее зависим от дефицита влаги в начале вегетационного периода (февраль–май,

май–август). Высокие отрицательные коэффициенты корреляции параметров ВІ поздней древесины и ΔВІ установлены с условиями периода с июня по сентябрь. Хронология GPN, построенная по ширине годичного прироста, показывает сильную положительную связь с недостатком увлажнения на протяжении всего периода роста (июнь–октябрь), однако относительно низкие значения корреляции параметров ВІ с индексом SPEI – в промежутке с ноября предшествующего по февраль текущего года. Накопительного эффекта влияния водного дефицита на лигнификацию ранней древесины у сосны черной на участке GPN не обнаружено.

У сосны пицундской связь ШГК с условиями недостаточного увлажнения сравнительно сильнее – выявлены наиболее высокие значения корреляции с условиями в начале вегетации (апрель–июль), однако ярко выражено влияние уровня сухости зимы и осени прошлого года, особенно на участке NSPB. Достоверного отклика хронологии ВІ поздней древесины для *P. brutia* не установлено, однако параметр ΔВІ показал слабые коэффициенты корреляции с осенне-зимними (прошлого года) и высокие коэффициенты с весенне-летними (апрель–июль) условиями увлажнения. Достоверная связь ВІ ранней древесины с

Таблица 4. Коэффициенты корреляции прироста и ВІ сосны с SPEI4

RW													
Участок	VIIIп–XIп	IXп–XIп	Xп–I	XIп–II	XIIп–III	I–IV	II–V	III–VI	IV–VII	V–VIII	VI–IX	VII–X	VIII–XI
AIPN	–0.15	–0.02	0.14	0.05	0.09	–0.01	–0.28	–0.21	–0.28	–0.31	–0.17	–0.15	–0.06
GPN	–0.20	–0.16	–0.08	–0.11	–0.01	–0.13	–0.12	–0.15	–0.33	–0.39	–0.41	–0.43	–0.22
APB	–0.23	–0.30	–0.30	–0.28	–0.29	–0.30	–0.28	–0.35	–0.40	–0.38	–0.36	–0.30	–0.24
NSPB	–0.20	–0.40	–0.41	–0.39	–0.42	–0.36	–0.37	–0.47	–0.50	–0.43	–0.35	–0.31	–0.20
BI LATEWOOD													
AIPN	–0.04	–0.08	–0.03	–0.12	–0.05	0.11	–0.08	0.04	0.07	0.20	0.38	0.31	0.30
GPN	–0.03	–0.14	–0.23	–0.28	–0.22	–0.08	–0.13	–0.09	–0.15	–0.13	–0.05	–0.07	0.15
APB	–0.06	–0.09	–0.14	–0.14	–0.18	–0.19	–0.09	–0.03	–0.13	–0.11	–0.11	–0.15	0.02
NSPB	–0.10	–0.08	–0.03	0.01	–0.08	–0.10	–0.10	–0.14	–0.24	–0.15	–0.07	–0.08	0.05
DELTA BLUE													
AIPN	–0.02	–0.04	–0.01	–0.11	–0.08	0.08	–0.10	–0.01	0.05	0.21	0.44	0.40	0.31
GPN	–0.08	–0.15	–0.24	–0.31	–0.23	–0.09	–0.15	–0.10	–0.13	–0.09	0.01	0.00	0.16
APB	–0.25	–0.28	–0.28	–0.28	–0.27	–0.32	–0.33	–0.30	–0.38	–0.32	–0.12	–0.06	0.07
NSPB	–0.20	–0.23	–0.15	–0.18	–0.29	–0.31	–0.38	–0.44	–0.45	–0.23	–0.06	–0.03	0.03
BI EARLYWOOD													
AIPN	–0.07	–0.09	–0.05	–0.11	0.03	0.12	0.02	0.16	0.12	0.18	0.20	0.09	0.18
GPN	0.04	–0.11	–0.16	–0.18	–0.16	–0.08	–0.10	–0.05	–0.13	–0.13	–0.12	–0.16	0.08
APB	0.18	0.16	0.11	0.09	0.06	0.10	0.20	0.26	0.23	0.20	0.02	–0.09	–0.03
NSPB	0.12	0.19	0.12	0.22	0.27	0.26	0.35	0.35	0.26	0.09	–0.06	–0.12	–0.06

Примечание. Цветом обозначены значимые коэффициенты корреляции.

уровнем засухи характерна только для *P. brutia* в период с марта по июнь.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Насколько нам известно, это первое применение параметра Blue Intensity для расчета климатических откликов хвойных на территории полуострова Крым. В связи с этим интерпретация результатов должна приниматься во внимание с учетом уникальности климатических условий и разнообразия реакций роста деревьев на полуострове.

Наши исследования показали, что температура воздуха в большей степени влияет на оптическую плотность древесных колец *P. nigra*, чем на их ширину. Большую чувствительность параметров ВІ по сравнению с ШГК к изменениям температурного и водного режимов обычно связывают с меньшим воздействием внешних неклиматических факторов на формирование толщины клеточной стенки и просвета клеток [10, 30]. В то же время для *P. brutia* на участке APB была обнаружена связь образования более узких колец в годы с высокими летними температурами, что, скорее всего, является следствием большего влияния засух на прирост данного вида, а также это характерно для участков, расположенных на более низких

высотах над уровнем моря [30, 51]. Чувствительность сосны пицундской к январским температурам, что было показано в предыдущих исследованиях в этом регионе [37], можно объяснить негативным влиянием теплой и сухой зимы на развитие активных камбиальных структур древесины за счет иссушения ассимиляционной системы дерева в холодный период.

Анализ корреляций хронологий ШГК обоих видов сосны с количеством осадков выявил сильную связь с летними осадками, хотя выше по склону (AIPN) отклик отсутствует, что также подтверждает теорию о меньшем влиянии дефицита воды на прирост с увеличением высоты произрастания. В то же время для хронологий, построенных для параметров ВІ поздней древесины, получены высокие отклики на весенне-летние осадки и в период активного роста не только в нижней части склона, но и в высокогорье, где выявлена отрицательная корреляция ВІ поздней древесины с режимом увлажнения августа–сентября. Этот эффект будет более подробно рассмотрен при анализе корреляции с индексом сухости SPEI. Также нужно отметить, что значения коэффициентов корреляции ΔВІ на всех участках выше значений ВІ поздней древесины.

Хотя для хронологий обоих видов и характерны тесные связи со среднемесячными значениями температуры и осадков, более полное представление о зависимости роста и оптической плотности древесины от климата дает сочетание климатических факторов: установлена сильная корреляция ШГК *P. nigra* (GPN) со значениями SPEI июля, а для ШГК *P. brutia* — с условиями июня–июля. Как упоминалось ранее, подобная зависимость объясняется разницей в высоте произрастания указанных видов и соответственно режимом увлажнения на разных участках [30, 52, 53].

ВІ поздней древесины на всех участках имеет положительную связь с индексом сухости июля в период, когда предположительно начинается формирование поздней древесины. Данное наблюдение подтверждают исследования, проведенные ранее в других районах Средиземноморья [30]. Необходимо отметить различия в хронологиях, построенных на основе параметров ВІ поздней древесины и ΔВІ. Хотя оба параметра отражают оптическую плотность поздней древесины, исключение влияния различных шумов (ΔВІ) увеличивает чувствительность хронологий почти в 2 раза для обоих видов (см. табл. 2), а также повышает межсериальную корреляцию, как в случае с *P. brutia*. Такие изменения закономерно отражаются и на коэффициентах корреляции. Результаты табл. 3 наглядно показывают согласованность откликов ΔВІ с откликами ШГК. Помимо этого, появляется слабая достоверная связь с уровнем сухости февраля (марта на участке NSPB), которая не была отмечена для параметра ВІ поздней древесины.

Известно, что погодные колебания могут влиять на изменение просвета клеток ксилемы и толщину клеточных стенок [54, 55]. Считается, что наиболее эффективный способ проведения воды в условиях недостаточного увлажнения заключается в снижении радиального прироста, уменьшении толщины клеточной стенки и увеличении диаметра просвета клеток ксилемы. Так, в условиях дефицита воды дерево может сократить объем образуемых структурных элементов, но сохранить проводимость ткани [56]. Сопутствующим эффектом продолжительного засушливого периода можно также считать снижение поступления углеводов, которые необходимы для формирования тканей древесины [57]. Все эти изменения хотя и позволяют минимизировать влияние высокой температуры и дефицита влаги, но несут за собой риски для роста древесных растений в долгосрочной перспективе [58].

Отклик хронологии *P. nigra*, произрастающей в верхней части склона горы Ай-Петри (750 м над ур. м.), качественно отличается от описанных ранее. При положительной корреляции ШГК с индексом сухости мая ВІ поздней древесины и ΔВІ характерна отрицательная корреляция с показателями

августа–сентября. Такой механизм формирования поздней древесины может реализовываться во избежание кавитации и снижения риска имплозии в условиях длительного водного стресса, когда происходит уменьшение диаметра просвета как средства сохранения гидравлической проводимости и предотвращения сжатия ксилемы из-за отрицательного давления. В целом это понижает чувствительность к продолжительному периоду засухи [59]. Подобный механизм был описан ранее на примере *P. canarensis* [58]. Однако нет оснований считать, что древостой на участке АРН находится в менее климатически благоприятных условиях, чем на участке GPN. Причина такой реакции поздней древесины на количество осадков и индекс сухости требует дальнейшего изучения.

Оптическая плотность ранней древесины в меньшей степени чувствительна к климатическим параметрам по сравнению с плотностью поздней древесины. Нами обнаружена слабая отрицательная связь ВІ ранней древесины *P. brutia* и индекса сухости SPEI в весенне-летний период, в том числе значения коэффициентов корреляции повышаются при использовании агрегированных значений SPEI за 4 мес., что указывает на накопительный эффект продолжительного дефицита влаги на формирование ранней древесины в период с апреля по июль. Такая реакция характерна для более ксерических условий [60, 61], что согласуется с относительно высокими откликами ВІ поздней древесины, хотя к объяснению подобного отклика оптической плотности ранней древесины также стоит относиться осторожно из-за малой изученности данного вопроса.

В то же время стоит обратить внимание на достоинства параметра ΔВІ. При расчете коэффициентов корреляции ВІ поздней древесины с агрегированными значениями SPEI у *P. brutia* исчез отклик на весенне-летний дефицит влаги. Исключение значений ВІ ранней древесины позволяет получить более сильные связи с климатом, которые согласуются с результатами отклика на одномесячный индекс сухости. Это доказывает преимущество использования данного параметра в дендроклиматических исследованиях.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование климатических факторов, контролирующих рост деревьев родственных видов сосен в прибрежных популяциях Крыма, показало, что корреляционные связи между климатом и ростом *P. brutia* и *P. nigra* достоверны. Установлено влияние накопительного эффекта недостатка влаги на радиальный рост и процессы лигнификации древесины хвойных. Выявлена специфическая реакция *P. nigra* в высокогорных районах на условия продолжительной засухи.

Сравнение откликов различных параметров оптической плотности древесины (в том числе ΔВІ) на климатические переменные показало, что оптическая плотность поздней древесины имеет более выраженную реакцию на изменения климатических условий июня—июля на побережье и июля—сентября на склонах Главной гряды, чем ширина годовичного кольца. Таким образом, открываются широкие перспективы применения метода ВІ в дендроклиматических исследованиях на территории полуострова Крым, а также для регионов со схожими климатическими условиями.

Работа выполнена за счет средств программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030). Авторы благодарны А.Ю. Суркову, И.А. Суркову, С.А. Семериковой и П.А. Рябухину за помощь в сборе полевого материала.

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Speer J.H.* Fundamentals of tree-ring research. Arizona: University of Arizona Press, 2012. 521 p.
2. *Schweingruber F.H.* Tree Rings // Tree Rings. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 1988. 276 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-009-1273-1>
3. *Saurer M.* The influence of climate on the oxygen isotopes in tree rings // Isotopes in Environmental and Health Studies. 2010. V. 39. № 2. P. 105–112.  
<https://doi.org/10.1080/1025601031000108633>
4. *Sidorova O.V., Saurer M., Myglan V.S.* et al. A multi-proxy approach for revealing recent climatic changes in the Russian Altai // Climate Dynamics. 2012. V. 38. № 1–2. P. 175–188.  
<https://doi.org/10.1007/S00382-010-0989-6>
5. *Loader N.J., McCarroll D., Gagen M.* et al. Extracting climatic information from stable isotopes in tree rings // Terrestrial Ecology. 2007. V. 1. P. 25–48.  
[https://doi.org/10.1016/S1936-7961\(07\)01003-2](https://doi.org/10.1016/S1936-7961(07)01003-2)
6. *Björklund J., Von Arx G., Nievergelt D.* et al. Scientific merits and analytical challenges of tree-ring densitometry // Reviews of Geophysics. 2019. V. 15. Art. 16.  
<https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
7. *Kirdyanov A.V., Vaganov E.A., Hughes M.K.* Separating the climatic signal from tree-ring width and maximum latewood density records // Trees-Structure and Function. 2007. V. 21. № 1. P. 37–44.  
<https://doi.org/10.1007/S00468-006-0094-Y>
8. *McCarroll D., Pettigrew E., Luckman A.* et al. Blue reflectance provides a surrogate for latewood density of high-latitude pine tree rings // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2002. V. 34. № 4. P. 450–453.  
<https://doi.org/10.1080/15230430.2002.12003516>
9. *Campbell R., McCarroll D., Loader N.J.* et al. Blue intensity in *Pinus sylvestris* tree-rings: Developing a new palaeoclimate proxy // Holocene. 2007. V. 17. № 6. P. 821–828.  
<https://doi.org/10.1177/0959683607080523>
10. *Rydval M., Larsson L.A., McGlynn L.* et al. Blue intensity for dendroclimatology: Should we have the blues? Experiments from Scotland // Dendrochronologia. 2014. V. 32. № 3. P. 191–204.  
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.04.003>
11. *Fukazawa K.* Ultraviolet microscopy. Springer, Berlin, Heidelberg, 1992. P. 110–121.  
[https://doi.org/10.1007/978-3-642-74065-7\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-642-74065-7_8)
12. *Blake S.A.P., Palmer J.G., Björklund J.* et al. Palaeoclimate potential of New Zealand *Manoao colensoi* (silver pine) tree rings using Blue-Intensity (BI) // Dendrochronologia. 2020. V. 60. Art. 125664.  
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125664>
13. *Tsvetanov N., Dolgova E., Panayotov M.* First measurements of Blue intensity from *Pinus peuce* and *Pinus heldreichii* tree rings and potential for climate reconstructions // Dendrochronologia. 2020. V. 60. Art. 125681.  
<https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2020.125681>
14. *Vincent J.F.V.* From cellulose to cell // Journal of Experimental Biology. 1999. V. 202. № 23. P. 3263–3268.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.202.23.3263a>
15. *Yan C., Yin M., Zhang N.* et al. Stone cell distribution and lignin structure in various pear varieties // Scientia Horticulturae. 2014. V. 174. № 1. P. 142–150.  
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.05.018>
16. *Björklund J.A., Gunnarson B.E., Seftigen K.* et al. Blue intensity and density from northern Fennoscandian tree rings, exploring the potential to improve summer temperature reconstructions with earlywood information // Climate of the Past. 2014. V. 10. № 2. P. 877–885.  
<https://doi.org/10.5194/cp-10-877-2014>
17. *Wilson R., Rao R., Rydval M.* et al. Blue Intensity for dendroclimatology: The BC blues: A case study from British Columbia, Canada // Holocene. 2014. V. 24. № 11. P. 1428–1438.  
<https://doi.org/10.1177/0959683614544051>
18. *Campbell R., McCarroll D., Robertson I.* et al. Blue intensity in *Pinus sylvestris* tree rings: A manual for a new palaeoclimate proxy // Tree-Ring Research. 2011. V. 67. № 2. P. 127–134.  
<https://doi.org/10.3959/2010-13.1>
19. *Gindl W., Grabner M., Wimmer R.* The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width // Trees-Structure and Function. 2000. V. 14. № 7. P. 409–414.  
<https://doi.org/10.1007/s004680000057>
20. *Björklund J., Gunnarson B.E., Seftigen K.* et al. Using adjusted Blue intensity data to attain high-quality summer temperature information: A case study from Central Scandinavia // Holocene. 2015. V. 25. № 3. P. 547–556.  
<https://doi.org/10.1177/0959683614562434>
21. *Dolgova E.* June–september temperature reconstruction in the Northern Caucasus based on Blue intensity data // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 17–23.  
<https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2020.125681>

22. Rydval M., Loader N.J., Gunnarson B.E. et al. Reconstructing 800 years of summer temperatures in Scotland from tree rings // *Climate Dynamics*. 2017. V. 49. № 9–10. P. 2951–2974.  
<https://doi.org/10.1007/s00382-016-3478-8>
23. Wilson R., D'Arrigo R., Andreu-Hayles L. et al. Experiments based on Blue intensity for reconstructing North Pacific temperatures along the Gulf of Alaska // *Climate of the Past*. 2017. V. 13. № 8. P. 1007–1022.  
<https://doi.org/10.5194/cp-13-1007-2017>
24. Wilson R., Anchukaitis K., Andreu-Hayles L. et al. Improved dendroclimatic calibration using Blue intensity in the southern Yukon // *Holocene*. 2019. V. 29. № 11. P. 1817–1830.  
<https://doi.org/10.1177/0959683619862037>
25. Seftigen K., Fuentes M., Ljungqvist F.C. et al. Using Blue intensity from drought-sensitive *Pinus sylvestris* in Fennoscandia to improve reconstruction of past hydroclimate variability // *Climate Dynamics*. 2020. V. 55. № 3–4. P. 579–594.  
<https://doi.org/10.1007/s00382-020-05287-2>
26. Vyukhina A.A., Gurskaya M.A. Dendroclimatic potential of Blue intensity-based chronologies of northern Fennoscandia Scots pine // *Journal of Siberian Federal University – Biology*. 2022. V. 15. № 2. P. 244–263.  
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0385>
27. Buckley B.M., Hansen K.G., Griffin K.L. et al. Blue Intensity from a tropical conifer's annual rings for climate reconstruction: An ecophysiological perspective // *Dendrochronologia*. 2018. V. 50. P. 10–22.  
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.04.003>
28. Wilson R., Allen K., Baker P. et al. Evaluating the dendroclimatological potential of Blue intensity on multiple conifer species from Tasmania and New Zealand // *Biogeosciences*. 2021. V. 18. № 24. P. 6393–6421.  
<https://doi.org/10.5194/bg-18-6393-2021>
29. Reid E., Wilson R. Delta Blue intensity vs. maximum density: A case study using *Pinus uncinata* in the Pyrenees // *Dendrochronologia*. 2020. V. 61. P. 125706.  
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125706>
30. Akhmetzyanov L., Sánchez-Salguero R., García-González I. et al. Blue is the fashion in Mediterranean pines: New drought signals from tree-ring density in southern Europe // *Science of the Total Environment*. 2023. V. 856. P. 159291.  
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159291>
31. Gernandt D.S., Geada López G., Ortiz García S. et al. Phylogeny and classification of *Pinus* // *Taxon*. 2005. V. 54. № 1. P. 29–42.  
<https://doi.org/10.2307/25065300>
32. Plugatar U.V. Forests of the Crimea. Yalta (in Russian): GBU RK “NBS-NTS”, 2015. 385 p.
33. Fady B., Semerci H., Vendramin G.G. EUFORGEN Technical guidelines for genetic conservation and use for Aleppo pine (*Pinus halepensis*) and Brutia pine (*Pinus brutia*) // Rome: International Plant Genetic Resources Institute, 2003. 6 p.
34. Isajev V., Fady B., Semerci H. et al. EUFORGEN Technical guidelines for genetic conservation and use for European black pine (*Pinus nigra*) // Rome: International Plant Genetic Resources Institute, 2003. 6 p.
35. Koval I. Climatic signal in earlywood, latewood and total ring width of Crimean pine (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana*) from Crimean Mountains, Ukraine // *Baltic Forestry*. 2013. V. 19. № 2. P. 245–251.
36. Solomina O., Davi N., D'Arrigo R. et al. Tree-ring reconstruction of Crimean drought and lake chronology correction // *Geophysical Research Letters*. 2005. V. 32. № 19. P. 1–4.  
<https://doi.org/10.1029/2005GL023335>
37. Kukarskih V.V., Devi N.M., Surkov A.Y. et al. Climatic responses of *Pinus brutia* along the Black Sea coast of Crimea and the Caucasus // *Dendrochronologia*. 2020. V. 64. Art. 125763.  
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125763>
38. Сидоренко А.В. Геология СССР, Т. VIII. Крым. Геологическое описание. М.: Недра, 1969. 576 с.
39. Подгородецкий П.Д. Крым. Природа. Симферополь: Таврия, 1988. 192 с.
40. Caudullo G., Welk E., San-Miguel-Ayanz J. Chorological maps for the main European woody species // *Data in Brief*. 2017. V. 12. P. 662–666.  
<https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>
41. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: СО РАН, 1996. 246 с.
42. Stokes M., Smiley T. An introduction to tree-ring dating. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1996. 73 p.
43. Maxwell R.S., Larsson L.A. Measuring tree-ring widths using the CooRecorder software application // *Dendrochronologia*. 2021. V. 67. P. 125841.  
<https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2021.125841>
44. Rinn F. Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg, Germany: Bierhelderweg 20, D-69126, 1996. 263 p.
45. Grissino-Mayer H.D. Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECOA // *Tree-Ring Research*. 2001. V. 57. № 2. P. 205–221.
46. Cook E.R., Peters K. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies // *Tree-Ring Bulletin*. 1981. V. 41. P. 45–53.
47. Bunn A.G. A dendrochronology program library in R (dplR) // *Dendrochronologia*. 2008. V. 26. № 2. P. 115–124.  
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>
48. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2022.
49. Zang C., Biondi F. Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships // *Ecography*. 2015. V. 38. № 4. P. 431–436.  
<https://doi.org/10.1111/ecog.01335>
50. Vicente-Serrano S.M., Beguería S., López-Moreno J.I. A multiscalar drought index sensitive to global warming: The standardized precipitation evapotranspiration index // *Journal of Climate*. 2010. V. 23. № 7. P. 1696–1718.  
<https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>
51. Sánchez-Salguero R., Camarero J.J., Hevia A. et al. What drives growth of Scots pine in continental Mediterranean climates: Drought, low temperatures or both? // *Agricultural and Forest Meteorology*.

2015. V. 206. P. 151–162.  
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.03.004>
52. Kukarskih V. V., Devi N.M., Bubnov M.O. et al. Radial growth of Scots pine in urban and rural populations of Ekaterinburg megalopolis // *Dendrochronologia*. 2022. V. 74. Art. 125974.  
<https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2022.125974>
53. Janssen E., Kint V., Bontemps J.D. et al. Recent growth trends of black pine (*Pinus nigra* J.F. Arnold) in the eastern mediterranean // *Forest Ecology and Management*. 2018. V. 412. P. 21–28.  
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.01.047>
54. Silkin P.P., Kirdyanov A.V. The relationship between variability of cell wall mass of earlywood and latewood tracheids in larch tree-rings, the rate of tree-ring growth and climatic changes // *Holzforschung*. 2003. V. 57. № 1. P. 1–7.  
<https://doi.org/10.1515/HF.2003.001>
55. Fonti P., Bryukhanova M.V., Myglan V.S. et al. Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (Pinaceae) from the Russian Altay // *Americ. J. of Botany*. 2013. V. 100. № 7. P. 1332–1343.  
<https://doi.org/10.3732/AJB.1200484>
56. Eilmann B., Zweifel R., Buchmann N. et al. Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine // *Journal of Experimental Botany*. 2011. V. 62. № 8. P. 2763–2771.  
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq443>
57. Eilmann B., Buchmann N., Siegwolf R. et al. Fast response of Scots pine to improved water availability reflected in tree-ring width and  $\delta^{13}\text{C}$  // *Plant, Cell and Environment*. 2010. V. 33. № 8. P. 1351–1360.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02153.x>
58. López R., Cano F.J., Rodríguez-Calcerrada J. et al. Tree-ring density and carbon isotope composition are early-warning signals of drought-induced mortality in the drought tolerant Canary Island pine // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2021. V. 310. Art. 108634.  
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108634>
59. Li X., Xi B., Wu X. et al. Unlocking drought-induced tree mortality: physiological mechanisms to modeling // *Frontiers in Plant Science*. 2022. V. 13. Art. 822.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.835921>
60. Pompa-García M., Hevia A., Camarero J.J. Minimum and maximum wood density as proxies of water availability in two Mexican pine species coexisting in a seasonally dry area // *Trees-Structure and Function*. 2021. V. 35. № 2. P. 597–607.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-020-02062-y>
61. Camarero J.J., Hevia A. Links between climate, drought and minimum wood density in conifers // *IAWA Journal*. 2020. V. 41. № 2. P. 236–255.  
<https://doi.org/10.1163/22941932-bja10005>