

Сведения об авторах

Рубцов Василий Васильевич – доктор биологических наук, доцент, заведующий лабораторией экологии широколиственных лесов, ФГБУН Институт лесоведения Российской академии наук, с.п. Успенское, Московская обл., Российская Федерация; e-mail: VRubtsov@mail.ru.

Уткина Ирина Анатольевна – кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории экологии широколиственных лесов, ФГБУН Институт лесоведения Российской академии наук, с.п. Успенское, Московская область, Российская Федерация; e-mail:UtkinaIA@yandex.ru.

Information about authors

RubtsovVasilyVasilevich – Head of the laboratory of ecology of broad-leaved forests, FSBIS Institute of Forest Science of Russian Academy of Sciences, DSc in Biology, Associate Professor, Uspenskoe, Moscow region, Russian Federation; e-mail: VRubtsov@mail.ru.

Utkina Irina Anatolevna – Senior researcher of the laboratory of ecology of broad-leaved forests, FSBIS Institute of Forest Science of Russian Academy of Sciences, PhD in Biology, Associate Professor, Uspenskoe, Moscow region, Russian Federation; e-mail: UtkinaIA@yandex.ru.

DOI: 10.12737/23439

УДК 630.164.4: 630*168

КСИЛОГЕНЕЗ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) СЕВЕРНЫХ ОСТРОВНЫХ ЭКОСИСТЕМ

кандидат биологических наук **Д. В. Тишин**¹

кандидат биологических наук **Н. А. Чижикова**¹

И. В. Журавлева¹

Р. Г. Чугунов¹

1 – ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет», г. Казань, Российская Федерация

Целью работы является установление закономерностей сезонного радиального прироста сосны обыкновенной, произрастающей на острове Средний Керетского архипелага Белого моря (N 66.1724 E 33.3876), в зависимости от погодных условий. Основой исследования послужили данные 2014 г.: микрокерны сезонного роста, измерения температуры и количества осадков даталоггерами и переносной погодной станцией. Исследованная экосистема была классифицирована как суходольный сосняк чернично-зеленомошной группы. Была принята следующая схема отбора микрокернов: 10 доминантных деревьев сосны возрастом до 100 лет, каждые семь дней, последовательно через 5 см, с вертикальным смещением по стволу. На поперечных микромированных срезах древесины микрокернов в трех повторностях были измерены число и размеры клеток. Динамика изменения размеров радиальных колец позволила установить сроки начала, кульминации и конца сезонного роста сосны: начало ростовых процессов пришлось на первую декаду июня (02-05 июня), кульминация роста наблюдалась во второй декаде июля (13-14 июля), конец деления клеток наблюдался 16-23 августа. Длительность периода радиального прироста сосны составила 75-80 дней. Полученные оценки несколько отличаются от таковых, опубликованных другими исследователями, что может быть связано с различиями как самих местообитаний, сезонных погодных условий и с различиями в методических подходах. Сравнение погодных особенностей 2014 года с многолетним рядом наблюдений по материалам метеостанции Умба показывает, что сезонный рост мог начаться раньше из-за аномально высоких температур второй половины мая и начала июня. Также показано, что в начале вегетационного сезона лимитирующим фактором начала ростовых процессов является температура воздуха, тогда как в середине сезона ключевую роль играют осадки и количество доступной для растения почвенной влаги. Данные собственной метеостанции, размещенной на острове Средний, позволили проследить связь осадков и скачков сезонного роста.

Ключевые слова: ксилогенез, сезонный прирост, сосна, островные экосистемы, температура, осадки

XYLOGENESIS OF PINUS SYLVESTRIS L. GROWING IN THE NORTHERN ISLAND ECOSYSTEMS

PhD in Biology **D. V. Tishin**¹

PhD in Biology **N.A. Chizhikova**¹

I. V. Zhuravleva¹

R. G. Chugunov¹

1 – Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, Russian Federation

Abstract

The goal of the study is to relate features of seasonal radial growth of *Pinus sylvestris* from the Sredniy island of the Keretsky archipelago (the White Sea, N 66.1724 E 33.3876), to the seasonal weather conditions. The measurement of air temperature and precipitation amount was performed by data loggers and by local weather station mounted in 2014. The ecosystem studied is classified as a dry pine forest with *Vaccinium myrtillus* and green mosses in the herb layer. The microcores of seasonal radial growth were extracted from 10 selected dominant trees in 2014 every 7 days with 5 cm shift. The cores were microtome sliced to measure count and size of growing cells. Dynamics of tree-ring enlargement permitted to estimate the dates of the seasonal growth stages in 2014: start of the growth was detected in the first decade of June (02.06-05.06), culmination of growth features the second decade of July (13.07-14.07), termination of growth was reached in the late August (16.08-23.08). The growing season lasted 75-80 days. The dates estimated differs from the ones published by another researchers which can be due to the differences in habitats, seasonal weather and methods of computation. Comparison of air temperature featuring the 2014 with long term observations provided by spatially close weather station Umba reveals anomaly high temperature of late May and early June that could have initiated early start of radial growth. The current study illustrates the limiting role of temperature in the beginning of growth, whereas precipitation and water amount available to the trees are the key factors affecting growth in the middle of the season. Data of on-site weather station permitted to show the link between precipitation and jumps of seasonal radial growth.

Keywords: xylogenes, seasonal radial growth, *Pinus sylvestris*, island ecosystems, temperature, precipitation.

Лесные экосистемы обладают значительной устойчивостью и способны поддерживать динамическое равновесие в широком диапазоне условий. Однако быстрые изменения климата могут приводить к изменению структуры и состава лесных сообществ, направления сукцессий и даже к смещению природных зон. Исследования радиального прироста деревьев позволяют получить ответ на большой спектр вопросов, связанных с динамикой леса, реконструкцией и прогнозированием будущих природно-климатических изменений, что становится особенно важным в период глобальных перестроек среды. Один из важных параметров исследования радиального прироста деревьев является изучение сезонного роста клеток в зависимости от температуры и количества доступной для использования растением влаги.

Анализ публикаций показал, что для островных экосистем данную работу можно назвать пионерной. Практически все существующие работы российских и зарубежных специалистов по исследованию сезонного роста относятся к материковой части суши. К немно-

гим исключениям можно отнести работу [1], описывающей закономерности сезонного роста шести бореальных видов для острова на территории материкового озера Канады (Lake Duparquet, Quebec).

Существующие работы по территориально близким объектам, например по Соловецким островам [2, 3], затрагивают исследования климатического сигнала ширины годичных колец хвойных деревьев. Результаты последних указанных работ могут быть использованы в качестве референтных при анализе долговременных изменений ключевых факторов ксилогенеза сосны, которые могут быть установлены лишь по материалам годичных колец.

Признанным в мировом научном сообществе подходом, связывающим сезонный и годовой прирост деревьев, является имитационная модель Ваганова-Шашкина [4]. Параметризация данной модели позволяет выделить основные факторы местообитания, влияющие на сезонный рост и, как следствие, на размер годовых колец, что позволяет сформулировать гипотезы об отклике радиального роста на климатиче-

скую составляющую. Существуют различные подходы по параметризации данной модели [5, 6], однако, как отмечают сами авторы данных работ, для верификации полученных оценок связи радиального прироста и условий среды необходимы наблюдения сезонного роста и сезонной динамики условий среды в течение нескольких лет.

Целью данной работы является изучение реакции ксилогенеза сосны северных островных экосистем на вариации погодных условий. Объектом исследования послужили коренные сосновые леса острова Средний Керетского архипелага Белого моря.

Полученные данные расширяют знания о возможных изменениях продуктивности сосновых насаждений, а также позволяют составить прогноз ее динамики в ответ на климатические изменения.

Район и методика исследования

В мае 2014 года была организована экспедиция на остров Средний (N 66.1724 E 33.3876) Керетского архипелага Белого моря (рис. 1) и проведены полевые исследования. Для этого острова характерны коренные сосновые леса, не затронутые вырубками и пожарами в прошлом.

На острове была заложена пробная площадь размером 20x20 м. По результатам геоботанического описания участок леса отнесен к суходольному сосняку чернично-зеленомошной группы. На участке были выбраны 10 доминантных деревьев сосны возрастом до 100 лет, произрастающие на расстоянии до 10 м друг от друга. С помощью бура Haglof были также отобраны керны для определения их возраста по методике, описанной в работе [7]. Для исследования сезонного роста с деревьев были отобраны микрокерны буром Треффор [8] <http://intra.tesaf.unipd.it/Sanvito/trephorEn.asp> (рис. 2А).

Указанный бур обладает достаточно малыми внешним диаметром (5 мм) и длиной отбирающей части (15 мм), и позволяет получить малые по размеру образцы, так называемые микрокерны (диаметр 2 мм), что наносит меньший вред стволу по сравнению с традиционными инструментами для отбора кернов годового прироста. Данная особенность бура позволяет выполнять многократный отбор образцов древесины с одного дерева в течение вегетационного сезона.

В работе была принята следующая схема отбора кернов: каждые семь дней, последовательно через 5 см, с вертикальным смещением по стволу (рис. 2Б). Всего с 10 деревьев было получено 176 образцов кернов сезонного прироста.

Параметры формирующихся годичных колец сосны измеряли на тонких (10-12 мкм) поперечных срезах древесины микрокернов, полученных с помощью микротомы GSL1 [9]. Срезы были окрашены красителями астра-голубого (2%-ный раствор) и сафранина (1%-ный раствор) для контрастного разграничения нелигнифицированных и лигнифицированных тканей соответственно [10, 11, 12]. Число и размеры клеток измерялись в трех повторностях с помощью системы анализа изображений (Image analysis system) и программного пакета AxioVision 4.8.3 [13].

Метеорологические наблюдения выполнены с помощью метеостанции Congrad WH2080 и даталоггеров ТРВ-2, которые были установлены в центре острова. Температуру воздуха, влажность и количество осадков измеряли с осреднением и частотой записи данных 120 минут. Для сравнения погодных условий изучаемого сезона с многолетним распределением были получены данные по суточным температурам и осадкам наиболее близкой метеостанции Умба (66°40' с.ш. 34°21' в.д.) российской сети гидрометеорологиче-

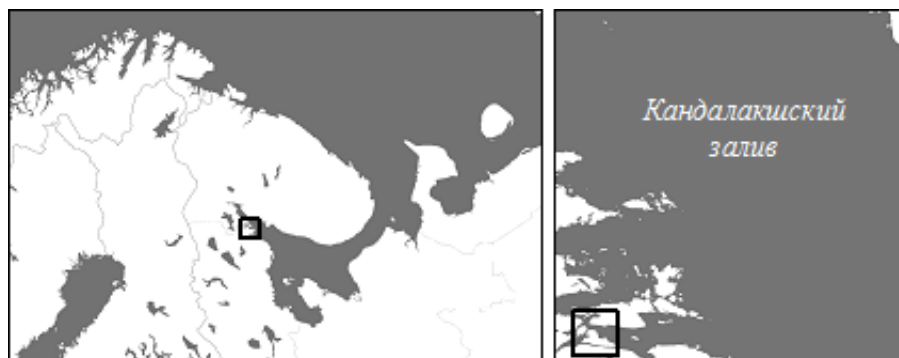


Рис. 1. Карта-схема расположения острова Средний Керетского архипелага Белого моря

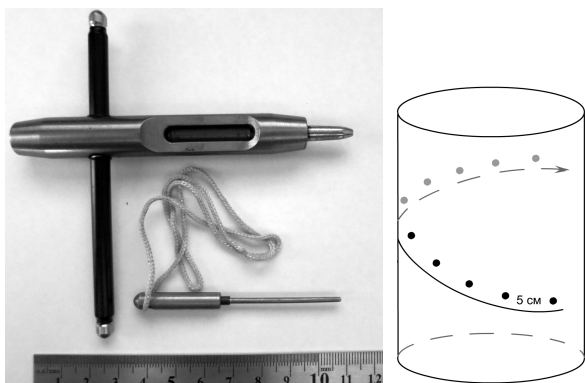


Рис. 2. Внешний вид бура Трефор (А) и схема отбора микрокернов с прямостоящих деревьев (Б)

ских станций с сайта Российского исследовательского института гидрометеорологической информации – Мирового центра данных (ВНИИГМИ-МЦД), точка доступа: <http://meteo.ru/english/climate/> [14].

Статистическая обработка полученных данных, визуализации и моделирование сезонного и годового прироста в его взаимосвязи с метеорологическими условиями проведена с помощью авторских скриптов и готовых пакетов программ в среде статистического анализа R [15].

Результаты исследования

По данным даталоггеров и локальной метеостанции средняя температура воздуха острова Средний за весь сезон наблюдений (01.06-25.08) составила 14.1°C. Середина и конец июня характеризовались достаточно прохладными температурными условиями, тогда как самые высокие температуры достигались в конце июля и в начале августа. Максимальное значение температуры наблюдалось 26 июля (27 °C) и 5 августа (29.5 °C), минимальное 19 июня (4 °C). Максимальная суточная сумма осадков наблюдалась 3 июля (25.3 мм), а сумма осадков за период сезонного роста (01.06-25.08) составила 165 мм.

Динамика сезонного нарастания слоя древесины показала классическую сигмоидную форму (рис. 3А).

Наблюдения показали, что появления первых клеток приходится на начало июня (02-05.06). Конец деления клеток наблюдался во второй половине августа (16-23.08). Кульминация роста наблюдалась 14 июля (рис. 3Б). Общее количество дней сезонного роста сосны составило 75-80 дней.

Общий ход сезонного радиального прироста (начало, кульминация, конец) соответствует ходу из-

менения температуры воздуха (рис. 4А). Начало роста клеток наблюдается, когда минимальная суточная температура воздуха достигает 7 °C, а среднесуточная 11°C. Кульминация роста наблюдалась в середине июля (14.07) при средней суточной температуре 20,3 °C, а конец роста клеток происходил на фоне снижения температуры до 14 °C (табл.).

В течение вегетационного периода рост клеток ксилемы шёл скачкообразно, что прямо связано с метеорологическими условиями текущего года. Визуальное сопоставление кривых радиального прироста и суточной суммы осадков делает очевидным тот факт, что пикам сезонного роста клеток сосны предшествуют выпадения осадков (рис. 4Б).

Обсуждение результатов

Сигмоидная динамика нарастания древесины сосны является классической и отмечается во многих работах по изучению ксилогенеза сосны обыкновенной и других древесных видов местообитаний с холодным климатом [16, 17, 18, 19, 20, 21]. Для деревьев характерно медленное начало, быстрый рост в середине и снижение активности ксилогенеза к концу вегетационного периода.

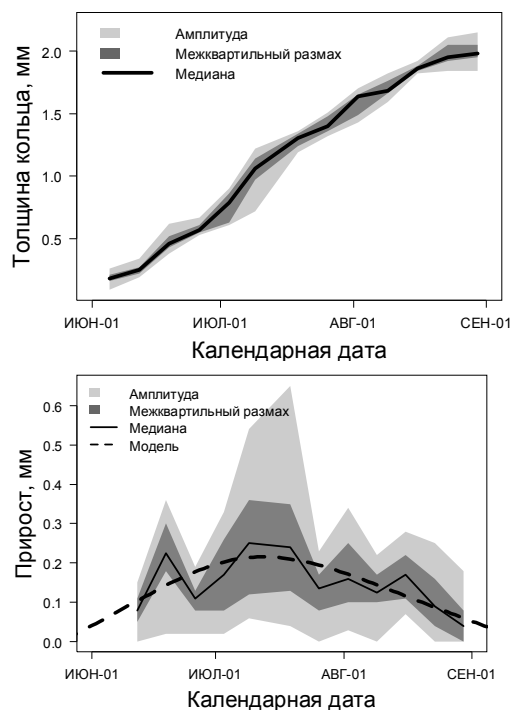


Рис. 3. Иллюстрация сезонного прироста (А) Толщина кольца прироста, мм. (Б) Скорость радиального прироста, мм. Регрессионная модель (пунктирная линия) получена на основе сплайна

Стадии ксилогенеза и температурный режим

Стадия ксилогенеза	Календарная дата	Суточная температура воздуха, °С	
		минимальная	средняя
Начало	02.06-05.06	7.0	11.0
Кульминация	14.07	17.0	20.3
Завершение	16.08-23.08	11.5	14.0

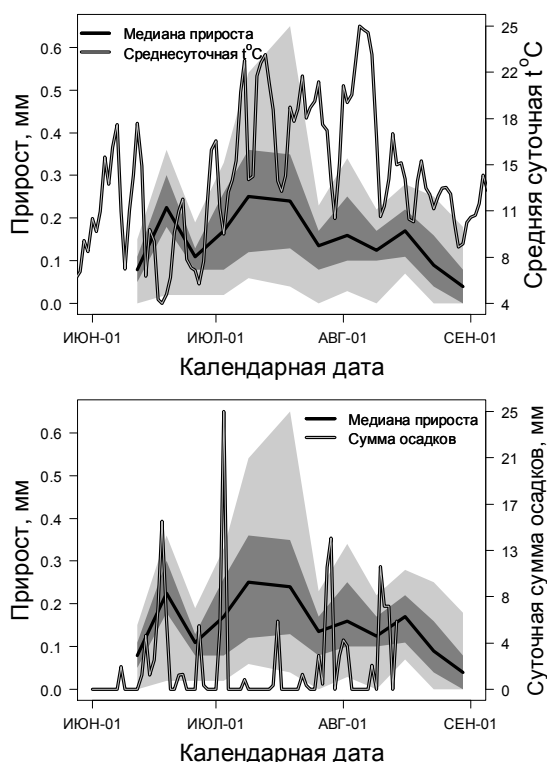


Рис. 4. Скорость роста радиального слоя и метеопараметры. (А) Сопоставлен сезонный радиальный прирост и средняя суточная температура. (Б) Сопоставлен сезонный радиальный прирост и суммарное суточное количество осадков

На основании натурных измерений числа клеток и ширины сезонного прироста 2014 года, выполненных в данной работе, были получены оценки фенологических дат ксилогенеза: начало ростовых процессов сосны обыкновенной острова Средний (66° с.ш.) пришлось на первую декаду июня (02-05 июня), кульминация роста наблюдалась во второй декаде июля (13-14 июля), конец деления клеток наблюдался (16-23 августа); при этом общее количество дней сезонного роста сосны составило 75-80 дней. Полученные оценки начала и конца ксилогенеза, отличаются от таковых, указанных в работе [16] для сосны обыкновенной, произрастающей на различных участках в Финляндии по

данным за период 2000-2004 гг. Так, в исследовании [16] было показано, что на южных участках (66° и 67° с.ш.) формирование древесины начинается в течение второй недели июня, а на северных участках (68° и 69° с.ш.) только в последнюю неделю июня. Также по данным [16] формирование древесины закончилось в первой половине августа и длилось около семи недель на южных участках и около шести недель на северных, тогда как длительность периода сезонного прироста, установленная в текущем проекте, отличается до нескольких недель в большую сторону.

Кульминация прироста сосны обыкновенной на различных участках Финляндии [16, 17, 18] отмечалась в июле до наступления самого теплого периода вегетационного сезона, который наблюдается в конце июля, что совпадает с текущими результатами проекта (13-14 июля). В работе [17] утверждается, что наиболее интенсивный радиальный рост наблюдается в течение четырех недель во второй половине июня/первой половине июля, когда формируется две трети кольца. Эта особенность соблюдается вне зависимости от погодных условий сезона, сдвигов фенологического цикла ксилогенеза, и ширины формируемого годичного кольца прироста. Как также показано в работе [20], данная закономерность является общим поведением, характерным для различных хвойных видов, произрастающих в условиях холодного климата.

По данным наблюдений установлено, что начало роста клеток сосны острова Средний наблюдается когда минимальная суточная температура воздуха достигает 7 °С, а среднесуточная 11 °С. Полученные температурные оценки могут быть сравнены с таковыми, приведенными в работах Rossi et al. [20, 21, 22], где указано, что несмотря на широкий охват рассмотренных местообитаний (Европа, Канада) и хвойных видов, старт ксилогенеза начинается, когда минимальная суточная температура воздуха находится в интервале 4-5 °С, а среднесуточная в интервале 8-9 °С. Температурные оценки старта радиального прироста, полученные в текущем исследовании,

выше указанных в работах Rossi et al., что вероятно связано с разницей в методических подходах для установления времени наступления данного фенологического события. В работах Rossi et al. для преодоления проблемы временной дискретности отбора микрокернов оценка даты начала ксилогенеза получена с помощью логистической регрессии как дата, соответствующая 50 % вероятности проявления активности клетками камбия.

Полученная в нашей работе оценка температурного порога начала формирования клеток древесины (средняя суточная температура воздуха 11 °С) попадает в интервал оценок средней дневной температуры начала генерации трахеид от 3.7 °С до 14 °С., приведенный в работе [18] для сосны обыкновенной на территории Финляндии. Авторы Jyske et al. отмечают, что наблюдается довольно сильная вариация температурных порогов вдоль широтного градиента (от 60° с.ш. до 67.5° с.ш.), однако отсутствует их очевидный пространственный тренд. Календарные сроки начала ростовых процессов могут сдвигаться на более поздние в северных местообитаниях, однако кумулятивная сумма эффективных температур данного фенологического события сохраняется постоянной, что подчеркивает определяющую роль температуры в определении сроков начала ксилогенеза в бореальных местообита-

ниях.

Как было показано в текущей работе, рост клеток ксилемы в течение вегетационного периода идет скачкообразно, что прямо связано с выпадениями жидких осадков в течение вегетационного периода. Выявлено, что каждый пик сезонного роста предваряется выпадением осадков. Эта закономерность совместного влияния температурных условий и осадков также отражена в работах, посвященных хвойным видам местообитаний холодного климата (6, 17, 23). В начале вегетационного сезона лимитирующим фактором начала ростовых процессов является температура окружающей среды и ствола, тогда как в середине сезона ключевую роль начинает играть влажность почвы.

Расхождение оценок фенологических сроков и длительности периода сезонного роста, полученных в различных исследованиях, может быть в дальнейшем использовано как ключ для понимания влияния погодных условий на ксилогенез сосны. Также представляется перспективным использовать полученные результаты по изучению сезонного роста сосны в рамках модели Ваганова-Шашкина для оценки влияния климата на ксилогенез сосны.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 15-04-99512.

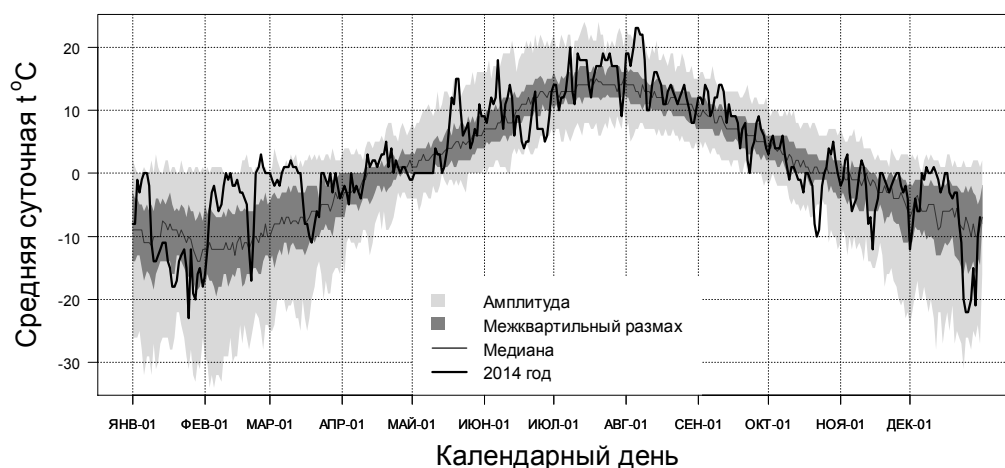


Рис. 5. Характеристика температурного режима 2014 г. относительно годового распределения среднесуточной температуры за период 1936-2015 гг (по данным метеостанции Умба)

Библиографический список

1. Heinrichs, D. Xylem production in six tree species growing on an island in the boreal forest region of western Quebec, Canada [Text] / D. Heinrichs, J. Tardif, Y. Bergeron // Canadian Journal of Botany, 2007. – no. 85. – pp. 518-525.
2. Мацковский, В. В. Климатический сигнал в ширине годичных колец хвойных деревьев на севере и в центре Европейской территории России [Текст] / В. В. Мацковский, О. Н. Соломина // Проблемы экологическо-

го мониторинга и моделирования экосистем. – 2011. – № 24. – С. 261-275.

3. Matskovsky, V. V. Climatic signal in tree-ring width chronologies of conifers in European Russia [Text] / V. V. Matskovsky // International journal of climatology, 2015. – no. 36. – pp. 3398–3406.

4. Vaganov, E. A. Growth dynamics of conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments [Text] / E. A. Vaganov, M. K. Hughes, A. V. Shashkin. – Springer, Berlin-Heidelberg, 2006. – 358 p.

5. Tolwinski-Ward, S. E. Bayesian parameter estimation and interpretation for an intermediate model of tree-ring width [Text] / S. E. Tolwinski-Ward, K. J. Anchukaitis, M. N. Evans // Climate of the Past, 2013. – no. 9. – pp. 1-13.

6. VS-oscilloscope: A new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions [Text] / V. V. Shishov, I.I. Tuchkov, M.I. Popkova, V.A. Ilyin, M.V. Bryukhanova, A.V. Kirdeyanov // Dendrochronologia, 2016. – Vol. 39. – pp. 42-50.

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

8. Rossi, S. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems [Text] / S. Rossi, T. Anfodillo, R. Menardi // IAWA Journal, 2006. – Vol. 27 (1). – pp. 89–97.

9. Gartner, H. New perspectives for wood anatomical analysis in dendrosciences: The GSL1-microscope [Text] / H. Gartner, S. Lucchinetti, F. H. Schweingruber // Dendrochronologia, 2014. – Vol. 32. – pp. 47-51.

10. Особенности ксилогенеза лиственницы Гмелина в условиях криолитозоны Средней Сибири [Текст] / М. В. Брюханова, А. В. Кирдянов, А. С. Прокушкин, П. П. Силкин // Экология. – 2013. – №5. – С. 323-329.

11. Schweingruber, F. H. Atlas of woody plant stems: evolution, structure, and environmental modifications [Text] / F. H. Schweingruber, A. Borner, E. Schulze. – Berlin: Springer, 2006. – 229 p.

12. Gartner, H. Microscopic preparation techniques for plant stem analysis. [Text] / H. Gartner, F. H. Schweingruber. – Kessel Publishing House, Remagen, 2013. – 78 p.

13. Carl Zeiss. AxioVision, release 4.8.3 [Computer program] / Carl Zeiss, Oberkochen, Germany. 2012. URL: http://www.zeiss.com/microscopy/en_de/products/microscope-software/axiovision.html.

14. Bulygina, O. N. Daily Temperature and Precipitation Data for 518 Russian Meteorological Stations [Text] / O. N. Bulygina, V.N. Razuvaev. – Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee, 2012. doi: 10.3334/CDIAC/cli.100.

15. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing [Computer program] / R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012. URL: <http://www.R-project.org>.

16. Schmitt, U. Cambium dynamics of Pinus sylvestris and Betula sp. in the northern boreal forest in Finland [Text] / U. Schmitt, R. Jalkanen, D. Eckstein // Silva Fennica, 2004. – no. 38. – pp. 167-178.

17. Climatic control of intra- and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland [Text] / J. W. Seo, D. Eckstein, R. Jalkanen, U. Schmitt // Environmental and Experimental Botany, 2011. – no. 72. – pp. 422-431.

18. Jyske, T. Intra-annual tracheid production of Norway spruce and Scots pine across a latitudinal gradient in Finland [Text] / T. Jyske, H. Makinen, T. Kalliokoski // Agricultural and Forest Meteorology, 2014. – no. 194. – pp. 241-254.

19. Rossi, S. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development [Text] / S. Rossi, A. Deslauriers, H. Morin // Dendrochronologia, 2003. – no. 21. – pp. 33-39.

20. Rossi, S. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates [Text] / S. Rossi, A. Deslauriers, J. Griar et al. // Global Ecology and Biogeography, 2008. – no. 17. – pp. 696–707.

21. Rossi, S. A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere [Text] / S. Rossi, T. Anfodillo, C. Cufar, et al. // Annals of Botany, 2013. – no. 112. – pp. 1911-1920.

22. Rossi, S. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high latitudes [Text] / S. Rossi, A. Deslauriers, T. Anfodillo, V. Carraro // Oecologia, 2007. – no. 152. – pp. 1-12.

23. Kujansuu, J. Responses of ring widths and maximum densities of Larix gmelinii to climate on contrasting

north- and south-facing slopes in Central Siberia [Text] / J. Kujansuu, K. Yasue, T. Koike, A.P. Abaimov, T. Kajimoto, T. Takeda, M. Tokumoto, Y. Matsuura // Ecological research, 2007. – no. 22. – pp. 582-592.

24. Kirilyanov, A. V. Tree-ring growth of Gmelin larch under contrasting local conditions in the north of Central Siberia [Text] / A. V. Kirilyanov, A. S. Prokushkin, M. A. Tabakova // Denrochronologia, 2013. - no. 31. - pp. 114-119.

References

1. Heinrichs D., Tardif J., Bergeron Y. Xylem production in six tree species growing on an island in the boreal forest region of western Quebec, Canada. Canadian Journal of Botany, 2007, no. 85, pp. 518-525. doi: 10.1139/B07-041.

2. Matskovsky V.V., Solomina O.N. *Klimaticheskiy signal v shirine godichnykh kolets khvoynykh derev'ev na severe i v tsentre Evropeyskoy territorii Rossii* [Climatic signal in tree-ring width chronologies of conifers in northern and southern European Russia] *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem* [Problems of ecological monitoring and ecosystems modeling] 2011, Vol. 24, pp. 261-275. (In Russian).

3. Matskovsky V.V. Climatic signal in tree-ring width chronologies of conifers in European Russia. International journal of climatology, 2015, no. 36, pp. 3398-3406. doi:10.1002/joc.4563.

4. Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. Growth dynamics of conifer Tree Rings: Images of Past and Future Environments. Springer, Berlin-Heidelberg, 2006, 358 p.

5. Tolwinski-Ward S.E., Anchukaitis K.J., Evans M.N. Bayesian parameter estimation and interpretation for an intermediate model of tree-ring width. Climate of the Past, 2013, no. 9, pp. 1-13. doi:10.5194/cp-9-1481-2013.

6. Shishov V.V., Tuchkov I.I., Popkova M.I., Ilyin V.A., Bryukhanova M.V., Kirilyanov A.V. VS-oscilloscope: A new tool to parameterize tree radial growth based on climate conditions. Dendrochronologia, 2016, vol. 39, pp. 42-50. doi: 10.1016/j.dendro.2015.10.001.

7. Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirilyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepa V.S., Naurzbaev M.M., Khantemirov R.M. *Metody dendrokronologii. Chast' I. Osnovy dendrokronologii. Sbor i poluchenie drevesno-kol'tsevoy informatsii*. [Methods of dendrochronology. Part I. Basics of dendrochronology. Sampling and interpretation of tree-ring data] – Krasnoyarsk, 2000, 80 p. (In Russian).

8. Rossi S., Anfodillo T., Menardi R. Trephor: a new tool for sampling microcores from tree stems. IAWA Journal, 2006, Vol. 27 (1), pp. 89-97. doi: 10.1163/22941932-90000139.

9. Gartner H., Lucchinetti S., Schweingruber F.H. New perspectives for wood anatomical analysis in dendrosciences: The GSL1-microscope. Dendrochronologia, 2014, Vol. 32, pp. 47-51. doi: 10.1016/j.dendro.2013.07.002.

10. Bryukhanova, M.V., Kirilyanov, A.V., Prokushkin, A.S., Silkin P.P. Specific features of xylogenesis in daurian larch *Larix gmelinii* Rupr., growing on permafrost soils in middle Siberia. Russian Journal of Ecology, 2013, Vol. 44 (5), pp. 361-366. doi: 10.1134/S1067413613050044. (In Russian).

11. Schweingruber F.H., Borner A., Schulze E.. Atlas of woody plant stems: evolution, structure, and environmental modifications. Berlin: Springer, 2006, 229 p.

12. Gartner H., Schweingruber F.H. Microscopic preparation techniques for plant stem analysis. Kessel Publishing House, Remagen, 2013, 78 p.

13. Carl Zeiss. AxioVision, release 4.8.3. Oberkochen, Germany, 2012. URL: http://www.zeiss.com/microscopy/en_de/products/microscope-software/axiovision.html.

14. Bulygina O. N. and Razuvaev V. N. Daily Temperature and Precipitation Data for 518 Russian Meteorological Stations. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee, 2012. doi: 10.3334/CDIAC/cli.100.

15. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012. Available at: <http://www.R-project.org>.

16. Schmitt U., Jalkanen R., Eckstein D. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* sp. in the northern boreal forest in Finland. Silva Fennica, 2004, no. 38, pp. 167-178. doi: 10.14214/sf.426.

17. Seo J.W., Eckstein D., Jalkanen R., Schmitt U. Climatic control of intra- and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland. Environmental and Experimental Botany, 2011, no.72, pp. 422-431. doi:

10.1016/j.envexpbot.2011.01.003.

18. Jyske T., Makinen H., Kalliokoski T. Intra-annual tracheid production of Norway spruce and Scots pine across a latitudinal gradient in Finland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, no. 194, pp. 241-254. doi: 10.1016/j.agrformet.2014.04.015.

19. Rossi S., Deslauriers A., Morin H. Application of the Gompertz equation for the study of xylem cell development. *Dendrochronologia*, 2003, no. 21, pp. 33-39. doi: 10.1078/1125-7865-00034.

20. Rossi S., Deslauriers A., Griçar J., Seo J.-W., Rathgeber C. B., Anfodillo T., Morin H., Levanic T., Oven P. and Jalkanen R. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, no. 17, pp. 696-707. doi: 10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x.

21. Rossi S., Anfodillo T., Cufar C., Cuny H.E., Deslauriers A., Fonti P., Frank D., Griçar J., Gruber A., King G.M., Krause K., Morin H., Oberhuber M., Prislan P., Rathgeber C.B.K. A meta-analysis of cambium phenology and growth: linear and non-linear patterns in conifers of the northern hemisphere. *Annals of Botany*, 2013, no. 112, pp. 1911-1920. doi: 10.1093/aob/mct243.

22. Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Carraro V. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high latitudes. *Oecologia*, 2007, no. 152, pp. 1-12. doi: 10.1007/s00442-006-0625-7.

23. Kujansuu J., Yasue K., Koike T., Abaimov A.P., Kajimoto T., Takeda T., Tokumoto M., Matsuura Y. Responses of ring widths and maximum densities of *Larix gmelinii* to climate on contrasting north- and south-facing slopes in Central Siberia. *Ecological research*, 2007, no. 22, pp. 582-592. doi: 10.1007/s11284-006-0062-4.

24. Kirdeyanov A.V., Prokushkin A.S., Tabakova M.A. Tree-ring growth of Gmelin larch under contrasting local conditions in the north of Central Siberia. *Dendrochronologia*, 2013, no. 31, pp. 114-119. doi: 10.1016/j.dendro.2012.10.003.

Сведения об авторах

Тишин Денис Владимирович – доцент кафедры общей экологии Института экологии и природопользования Казанского федерального университета, кандидат биологических наук, г. Казань, Российская Федерация; e-mail: dtishin@kpfu.ru

Чижикова Нелли Александровна – доцент кафедры моделирования экосистем Института экологии и природопользования Казанского федерального университета, кандидат биологических наук, г. Казань, Российская Федерация; e-mail: lnychizhi@kpfu.ru

Журавлева Ирина Владиславовна – аспирант кафедры общей экологии Института экологии и природопользования Казанского федерального университета, г. Казань, Российская Федерация; e-mail: irag93@yandex.ru

Чугунов Роман Геннадьевич – аспирант кафедры общей экологии Института экологии и природопользования Казанского федерального университета, г. Казань, Российская Федерация; e-mail: ecoramon@mail.ru

Information about authors

Tishin Denis Vladimirovich – Associate professor of General Ecology Department of Institute of ecology and nature management, Kazan Federal University, PhD in Biology, Kazan, Russian Federation; e-mail: dtishin@kpfu.ru

Chizhikova Nelli Aleksandrovna – Associate professor of Ecological Modelling Department of Institute of ecology and nature management, Kazan Federal university, PhD in biology, Kazan, Russian Federation; e-mail: lnychizhi@kpfu.ru

Zhuravleva Irina Vladislavovna – Post-graduate student of General Ecology department of Institute of ecology and nature management, Kazan Federal University, Kazan, Russian Federation; e-mail: irag93@yandex.ru

Chugunov Roman Gennadievitch – Post-graduate student of General Ecology Department of Institute of ecology and nature management, Kazan Federal University, Kazan, Russian Federation; e-mail: ecoramon@mail.ru.