

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт Фундаментальной биологии и биотехнологии
институт
Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

_____ _____
подпись инициалы, фамилия
«_____» _____ 2020г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Особенности формирования ранней и поздней древесины у *Larix cajanderi*
и *Pinus sylvestris* в зоне вечной мерзлоты
тема

06.04.01 Биология
код и наименование направления
06.04.01.02 Физиология растений
код и наименование магистерской программы

Научный руководитель _____ проф., д.т.н. В.В.Шишов
подпись, дата должность, ученая степень инициалы, фамилия
Выпускник _____ А.А. Анарбекова
подпись, дата _____ инициалы, фамилия
Рецензент _____ д.б.н А.В.Кирдянов
подпись, дата должность, ученая степень инициалы, фамилия

Красноярск 2020

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа по теме «Особенности формирования ранней и поздней древесины у *Larix cajanderi* и *Pinus sylvestris* в зоне вечной мерзлоты» содержит 60 страниц текстового документа, 42 иллюстраций, 1 таблицу и 38 использованных источников.

Ключевые слова: РАННЯЯ ДРЕВЕСИНА, ПОЗДНЯЯ ДРЕВЕСИНА, КЛИМАТ.

Цель работы: исследование реакции древесных растений на меняющиеся условия окружающей среды на основе особенностей формирования ранней и поздней древесины в зоне вечной мерзлоты.

Задачи работы:

1. Подготовить древесный материал для анализа: измерить ширину годичного кольца (RW), а также раннюю (EW) и позднюю (LW) древесину для каждого из выбранных участков.
2. Изучить структуру годичного кольца как индикатора изменений окружающей среды;
3. Проверить наличие сдвига в климатическом отклике ширины годичного кольца, ранней и поздней древесины вдоль градиента по долготе;
4. Построить временные тренды для ранней и поздней древесины и оценить их связь с климатическими изменениями.

В результате проведенного исследования была выявлена тенденция к росту коэффициента поздней древесины на больших высотах.

СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ	2
ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	7
1.1 Древесина как источник дендрохронологической информации.....	7
1.2 Ранняя и поздняя древесина	11
1.3 Влияние на прирост внешних и внутренних факторов.....	12
2.1 Характеристика исследуемого района. Сбор образцов	15
2.2 Описание участков	16
2.3.Описание деревьев, используемые в работе.....	24
2.4 Обработка данных для последующего анализа с использованием специализированного ПО	25
2.6. Корреляционный анализ	27
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ	28
Результаты	28
3. 1. Климатический отклик.....	28
3.2 Тренды ранней и поздней древесины	46
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	Ошибка! Закладка не определена.
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	55
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	58

ВВЕДЕНИЕ

Дендрохронология – это научная дисциплина, раздел экологической науки, занимающийся анализом влияния факторов внешней среды на рост древесных растений в пространственном и временном масштабах.

Актуальность работы: Проблема слежения за состоянием лесных экосистем на рубеже XX и XXI столетий приобретает особую значимость. Для решения задач предвидения направленных изменений в лесных экосистемах возникает потребность в получении информации об их состоянии и изменчивости за возможно более длительные отрезки времени. Такие сведения можно получить по приросту годичных колец древесных растений. В настоящее время накоплено большое количество информации по годичным кольцам деревьев, произрастающих в различных естественных зонах и уже используемых при решении широкого спектра научных и прикладных задач. (Ловелиус Н.В. и др., 1997)

Деревья служат природными резервуарами CO₂ в наземной экосистеме путем секвестрации углерода во время фотосинтеза (Falkowski et al., 2010), фиксируя около 80% углерода в качестве растительной биомассы и прочных соединений в качестве клеток ксилемы (Dixon et al., 1994). Однако ожидаемые изменения температуры и осадков могут серьезно повлиять на важный физиологический процесс дерева (Raven and Karley, 2006, Andreu et al., 2007; Frank et al., 2015), потенциально подвергая риску модели накопления углерода и роль деревьев в динамике CO₂ и водно-углеродные взаимодействия.

Климатическая изменчивость приводит к изменениям вторичного роста деревьев, определяя клеточную структуру и функцию вдоль древесного кольца (Vaganov et al., 2011), кодируя климатические сигналы при внутригодовой разрешающей способности в структурах ксилемы на разных стадиях образования древесины (Rossi et al., 2006). Понимание экологических механизмов, контролирующих вторичный рост на внутригодовой шкале,

необходимо для оценки реакции деревьев на изменение климата. Анализ по климатическим градиентам может отражать корректировки, позволяющие видам произрастать в широком диапазоне условий окружающей среды. Кроме того, реакция роста на определенный климатический фактор (например, количество осадков) может варьироваться вдоль высотных градиентов для одного и того же вида (Sohar et al., 2016).

Кольца деревьев в значительной степени подвержены влиянию климатических условий (Fonti et al., 2010; Vaganov et al., 2011), а ширина годичного кольца широко используется в качестве данных для анализа внешнего воздействия на вторичный рост деревьев, отражающий климатические сигналы в годовом кольце (Buntgen et al., 2011). Однако кольца деревьев хранят больше информации помимо показателя ширины кольца. Размер клетки, толщина клеточной стенки, ширина ранней и поздней древесины имеют большой потенциал для анализа, обеспечивая дополнительную экологическую информацию (Arzac et al., 2018a, 2018b, Fonti и др., 2010; Vaganov, 1990), которая может выявлять климатические сигналы во внутригодовом разрешении..

Внутригодовой рост определяет клеточную структуру кольца. У хвойных видов трахеиды составляют более 90% древесины (Vaganov et al., 2006). Условия окружающей среды, контролирующие рост, выявляют кратковременные эффекты в течение вегетационного периода (Olano et al., 2012; Zweifel et al., 2006), что приводит к дифференциации широких и тонкостенных ранних клеток (связанных с гидравлическими свойствами), сформированных в начале сезона роста, и к узким и толстостенным клеткам поздней древесины (связанных со структурными свойствами), сформированным в конце сезона.

Баланс между клетками ранней и поздней древесины связан с гидравлической эффективностью (т. е. количеством сока, которое может перемещаться через ксилему) и гидравлической безопасностью (т. е. резистентность к экструзии). Таким образом, размер просвета трахеид

коррелирует с проводимостью, а толщина клеточных стенок связана с сопротивлением клеточной имплозии (Hacke et al., 2001).

В этой работе мы проанализировали климатические факторы, контролирующие вторичный рост *Larix cajanderi* Mayr и *Pinus sylvestris* и долю ранней и поздней древесины вдоль климатического градиента 1015 км, близкого к восточному распределению обоих видов. Мы предположили, что экологический контроль за вторичным ростом и отношением ранней и поздней древесины будет отличаться по градиенту из-за климатических условий. Кроме того, мы ожидаем получить дифференциальные отклики по видам.

Цель работы: исследование реакции древесных растений на меняющиеся условия окружающей среды на основе особенностей формирования ранней и поздней древесины годичного кольца.

Задачи работы:

1. Подготовить древесный материал для анализа: измерить ширину годичного кольца (RW), а также раннюю (EW) и позднюю (LW) древесину для каждого из выбранных участков;
2. Изучить структуру годичного кольца как индикатора изменений окружающей среды;
3. Проверить наличие сдвига в климатическом отклике ширины годичного кольца, ранней и поздней (LW) древесины вдоль градиента по долготе;
4. Построить временные тренды в отношении ширины годичного кольца, ранней и поздней древесины и оценить их связь с климатическими изменениями.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Древесина как источник дендрохронологической информации

В живой природе встречается большое количество различных объектов, содержащих в себе регистрирующие структуры, под которыми понимаются твердые слоистые образования в различных частях тела растений и животных, характеризующиеся неоднородными анатомо-морфологическими характеристиками, возникшие в разные годы, сезоны года и даже в течение суток и сохраняющие такое строение в течение длительного интервала времени, что способствует исследованиям в различных областях науки. Типичными примерами таких структур являются слоистость в чешуе рыб, раковинах моллюсков, известковых скелетах кораллов, костях и зубах птиц и млекопитающих, ледовые керны, морские донные отложения.

Классическим и наиболее широко распространенным примером этих регистрирующих структур служат годовые слои прироста древесины в стволах, ветвях и корнях деревьев и кустарников, которые произрастают по всей планете в районах, где выражены климатические сезоны года. Календарное время формирования каждого годового слоя древесины можно точно установить различными методами, что дает возможность определять и выявлять время появления и отмирания отдельных особей и изучать динамику возрастной структуры древостоев в прошлом и проанализировать условия его роста в течении многих лет (Бенькова, 2004, Ваганов, Шашкин, 2000).

В настоящее время годовые слои прироста древесины (или годовые кольца) у многолетних деревянистых растений изучают специалисты многих научных дисциплин: лесоводы, лесоустроители, анатомы, экологи, биологи, математики, экономисты, специалисты информационных технологий и другие. Научные исследования в области дендрохронологии в последнее десятилетие развивались по нескольким направлениям и достигли значительных успехов. Широта и многоплановость сделанных на сегодняшний день

дендрохронологических работ привели к внедрению данных дендрохронологии во многие разделы естественных и гуманитарных наук. Значение дендрохронологии особенно возрастает сейчас, когда в науке стала преобладать тенденция динамического подхода к явлениям биосферы. Дендрохронология приносит в естественные науки четвертое измерение – время (Колчин, Черных, 1977; Ваганов, Шашкин, 2000).

Дендрохронология – это научная дисциплина, раздел экологической науки, занимающийся анализом влияния факторов внешней среды на рост древесных растений в пространственном и во временном масштабе, которая занимается датировкой годовых колец деревьев и связанных с ними событий, изучением влияния экологических факторов на величину прироста древесины, анатомическую структуру годовых слоев и их химический состав, а также анализом содержащейся в годовых слоях информации для целей реконструкции условий окружающей среды (Богданов, 1974).

К ее основным положениям относятся следующие: закон лимитирующих факторов; принцип отбора районов и место обитаний; принцип чувствительности; принцип перекрестного датирования; принцип повторности; принцип униформизма (актуализма) (Бенькова, 2004; Ваганов, 1998; Наурзбаев, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000; Розенберг, 2005).

Методы сбора древесно-кольцевого материала и подготовка древесно-кольцевого материала к проведению измерений подробно и доступно описаны Шиятовым С.Г. и другими специалистами в учебно-методическом пособии о методах дендрохронологии «Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации» часть I, так же в книге Усольцева «Фитомасса лесов Северной Евразии» (Шиятов, 2000; Усольцев, 2001).

Датирование годовых колец возможно с помощью метода перекрестной датировки (crossdating method), основанного на использовании неповторимого во времени рисунка годовых колец древесины. Этот метод был впервые использован Д.Кюхлером (Kuechler, 1859), а окончательно разработан и широко

внедрен в практику дендрохронологических работ А. Дугласом в 1911 г. (Douglass, 1919).

Применение метода перекрестной датировки позволяет не только датировать кольца деревьев, но и строить древесно-кольцевые хронологии различной протяженности, продлевая их далеко вглубь веков, использовать древесину давно усохших или срубленных деревьев, сохранившуюся на поверхности, и древесину, погребенную в природных отложениях и в культурных слоях археологических памятников (Шиятов, 2000).

В настоящее время для выполнения относительных и абсолютных датировок используют специальные программы. Наиболее широко используемым и известным является бесплатный пакет DPL (Holmes, 1983). Входящая в этот пакет программа COFESHA, представленная в виде кода на языке Fortran, является наиболее надежной программой, как для осуществления перекрестной датировки, так и для выполнения контроля качества выполненной датировки. Для выполнения операций по графическому контролю датировки, выявления ложных и выпавших колец и прочего очень удобна программа TSAP с точностью 0,1 мм (Rinn, 1996).

Древесно-кольцевая хронология (ДКХ) представляет собой дискретный временной ряд длительностью от нескольких лет до многих тысячелетий, характеризующий тот или другой показатель годичного прироста, физико-механические свойства, анатомическую структуру и химический состав древесины. Хронологии также могут быть подразделены на локальные, региональные и глобальные, которые характеризуют прирост деревьев и условия внешней среды на территориях различного масштаба.

Широкое использование годичных колец для решения многообразных научных и практических задач связано с тем, что древесные растения являются самыми долгоживущими на суше организмами. Основные достоинства метода следующие:

- высокая разрешающая способность ДКХ (до года и сезона) благодаря наличию хорошо различимых регистрирующих структур (годовых колец);
- возможность абсолютной и относительной датировки годовых колец как у живых, так и давно отмерших деревьев;
- возможность получения как прямой (величина прироста, структура и состав древесины), так и косвенной информации (реконструированные параметры условий внешней среды);
- возможность получения длительных и непрерывных хронологий (сотни и тысячи лет);
- наличие в ДКХ сильных сигналов, объясняемых изменчивостью внешней среды;
- возможность выявления колебаний различной длительности (годовичные, внутривековые, вековые) в изменчивости различных характеристик прироста деревьев и факторов внешней среды;
- возможность получения информации для огромных территорий суши;
- возможность получения массовых материалов и широкого использования математико-статистических методов для оценки и анализа ДКХ.

К основным недостаткам метода относятся:

- невозможность выявления колебаний и трендов в хронологиях, длительность которых превышает возраст использованных деревьев;
- невозможность датировки годовых колец и надежной реконструкции параметров внешней среды в случае получения информации с одного или небольшого числа деревьев;
- различия в реакции прироста дерева на разных этапах онтогенеза на одни и те же факторы внешней среды и в случае резкого и быстрого изменения климатических и почвенно-грунтовых условий (Шиятов, 2000).

Особую практическую значимость древесно-кольцевая информация имеет для решения глобальных, региональных и локальных проблем, связанных с многообразным воздействием человека на наземные экосистемы. Уникальность

дендрохронологических методов состоит в том, что они позволяют оценивать относительный вклад различных факторов, как естественных, так и антропогенных, которые оказывают влияние на изменение и трансформацию лесных экосистем и условий окружающей среды (Шиятов, 2000).

1.2 Ранняя и поздняя древесина

В начале сезона роста камбиальные клетки группируются в клетки с большими радиальными размерами и тонкими стенками, создавая слой ранней древесины. Со временем, в продолжении сезона, клетка переходит к стадии дифференциации клеток с уже с меньшими радиальными размерами трахеид и более толстыми стенками, так называемую позднюю древесину.

Образование крупных клеток с тонкими стенками в начале сезона роста связано с тем, что увеличение годичного кольца в данный период происходит наиболее высокими темпами, чем при образовании клеток с маленьким радиальным размером и толстыми стенками в конце сезона. Переход между ранней и поздней древесиной постепенен, в то время как между соседними кольцами – резкий (Ваганов, Терсков, 1977). Если наблюдается постепенный переход, то выделяют переходную зону. Клетки этой зоны имеют радиальные размеры, у которых толстые стенки и по размерам клетки чуть больше клеток поздней древесины.

В соответствии с основным строением годичных колец хвойных рассмотрим поперечный срез древесины с разделением на раннюю и позднюю (Рисунок 1):

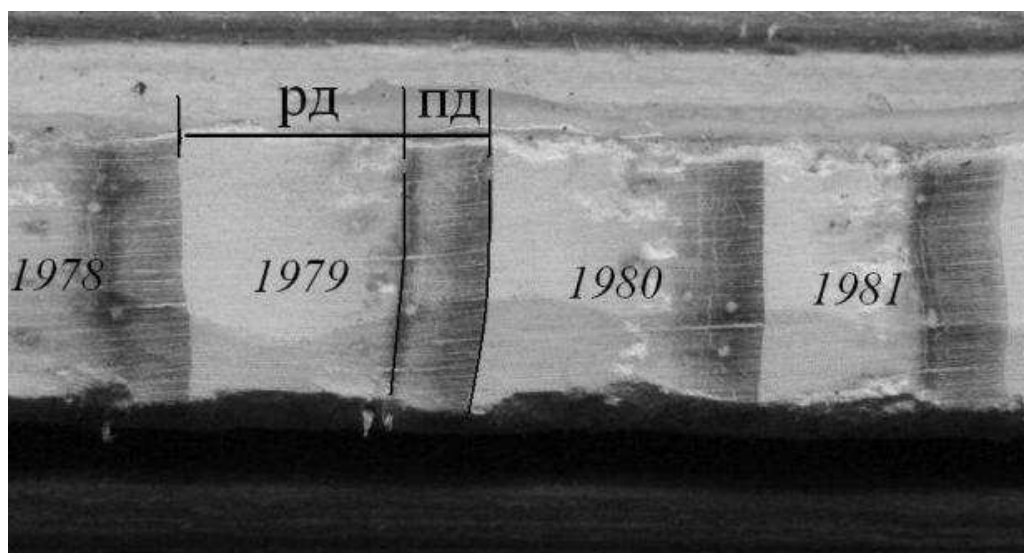


Рисунок 1. Поперечный срез древесины. Годичные кольца сосны обыкновенной, рд – ранняя, пд – поздняя древесина (увеличение $\times 7$). (Тишин, 2011)

1.3 Влияние на прирост внешних и внутренних факторов

Формирование годичного кольца деревьев происходит в результате сложного процесса, в котором клетки проходят различные фазы развития (Rathgeber et al., 2016) под контролем внешних и внутренних факторов в период ксилогенеза (De Micco et al., 2019; Hsiao and Acevedo, 1974; Růžička et al., 2015).

Как следствие, анатомические характеристики трахеид изменяются в течение вегетационного периода от широких и тонкостенных клеток ранней древесины, более ориентированных на эффективный транспорт клеточного сока, до узких и толстостенных клеток поздней древесины, которые обеспечивают механическую стабильность и медленный, но безопасный транспорт воды (Björklund et al., 2017; Cuny et al., 2014).

Кроме того, признаки ксилемы кодируют высоко распространённую разрешенную климатическую информацию во время формирования трахеиды (Брюханова и др., 2013; Кирдянов и др., 2003; Ваганов и др., 1999). Поэтому понимание того, как климатические факторы влияют на формирование

различных секторов колец деревьев (то есть ранней древесины и поздней древесины), важно для определения воздействия продолжающегося изменения климата на структуру и функционирование деревьев, обеспечивая лучшее понимание роста лесов.

Из внутренних факторов наибольшее влияние на величину прироста оказывают порода, наследственная индивидуальная изменчивость, возраст и плодоношение (Крамер, Козловский, 1983; Ваганов, Шашкин, 2000). Среди внешних факторов на величину прироста влияют климатические и почвенно-грунтовые условия, фитоценотические взаимоотношения, разного рода катастрофы (пожары, буреломы, нападения насекомых вредителей), а также хозяйственная деятельность человека. Радиальный прирост деревьев (ширина годового кольца) находится под контролем внутренних факторов и модифицируется внешними (Комин, 1990).

В благоприятные по метеорологическим условиям годы формируются более широкие кольца, в неблагоприятные – узкие. В связи с этим у большей части деревьев синхронно изменяется ширина годовых колец во времени и в пространстве в пределах однородного в климатическом отношении района (Douglass, 1919). На прирост дерева оказывают влияние также его возраст, положение в древостое, локальное окружение и микроэкологические условия произрастания, т. е. комплекс фитоценотических факторов (Комин, 1990). Показано, что в пределах одного древостоя господствующие деревья в меньшей степени, чем остальные, меняют категорию своего положения в течение жизни, поэтому они наиболее пригодны для построения кривых изменения ширины годовых колец во времени (Дмитриева, 1959; Комин, 1990).

Г. Фриттс, обобщив данные измерений ширины годовых колец у деревьев, растущих в зоне, переходной между лесной и полупустынной, с разным ежегодным количеством осадков в названных зонах, выявил следующие закономерности изменения ширины колец в зависимости от градиента

увлажнения и увеличения длительности периода в сезоне, когда влажность лимитирует рост (Ваганов, Шашкин, 2000):

1) с уменьшением количества осадков пропорционально уменьшается ширина годичных колец;

2) с уменьшением количества осадков до границы с полупустыней увеличивается корреляция в изменчивости ширины годичных колец в разных частях одного дерева и между разными деревьями;

3) с уменьшением количества осадков возрастает дисперсия и чувствительность древесно-кольцевых хронологий;

4) с ростом дефицита влаги увеличивается количество выпадающих колец в стволах деревьев.

Все наблюдаемые признаки любого древесного растения есть результат «вмешательства» факторов внешней среды в реализацию внутренней генетической программы роста и развития растения. В разных частях области допустимых значений экологических факторов отклик растений на изменения факторов выражен по-разному. Если некоторый экологический фактор принимает значения рядом с границей области его допустимых значений, то, как правило, в этом случае коэффициент вариации значений признака будет больше коэффициента вариации значений признака, соответствующих случаю, когда фактор принимает значения в области его оптимальности. Такая связь изменений фактора и соответствующих изменений признака лежит в основе содержания принципа отбора районов и местообитаний и принципа чувствительности, потому что именно такая связь объясняет существование чувствительных серий годичных колец.

Другие элементы внешней среды: свет, минеральное питание, концентрация углекислого газа и др. – оказывают как специфическое, так и неспецифическое воздействие на рост деревьев(Ваганов, Шашкин, 2000).

Например, эффект влияния интенсивности света можно учесть, сравнивая рост господствующих и угнетенных деревьев в древостое. Известно, что фотопериод значительно влияет на объемный вес древесины, определяя пропорции крупных клеток ранней древесины и толстостенных поздней в годичном кольце. Отмечено, что при длительном освещении увеличивается продолжительность роста хвои и образуются трахеиды большого диаметра (Zelawski, 1957; Larson, 1964). Внесение минеральных удобрений, как правило, резко увеличивает общий прирост древесины и рост ствола в высоту, однако часто возрастание прироста отстает от времени внесения удобрений.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Характеристика исследуемого района. Сбор образцов

Сбор образцов проводился вдоль Енисейско-Ленского трансекта в период с июля по август 2015 года на разных участках, которые отличаются по своим климатическим и географическим характеристикам. Длина Енисейско-Ленского трансекта с Востока на Запад составила 3330 км.

Строение поверхности района исследования характеризуется постепенным ее повышением с севера на юг: Центрально-Якутская низменность переходит в более высокое Лено-Алданское плато, сменяющееся горным рельефом Алданского и Олемо-Чарского нагорий. Климат резко континентальный в северной и континентальный в южной частях, характеризуется большим колебанием годовой температуры воздуха, малым количеством атмосферных осадков, сухостью воздуха. Важным природным фактором, во многом определяющим характер растительности, является многолетняя мерзлота. С ее

наличием связаны и особенности почвообразования. Преобладают мерзлотные палевые почвы, не имеющие аналогов вне криолита зоны.

Основу растительного покрова составляют леса (лесистость 71,7 %). Породный состав: лиственница (79,0 % лесопокрытой площади), сосна (10,7%), кедровый стланик, ели сибирская и аланская, кедр сибирский, пихта сибирская, виды берез, тополь, осина, ивы.

2.2 Описание участков

Десять участков *L. cajanderi* и три участка *P. sylvestris* были отобраны вдоль 1015 км восточно-западного градиента с увеличением высоты в зоне вечной мерзлоты в Республике Саха (Россия), от Якутска до Оймякона (Рисунок 3). Первый участок, самый западный, находится на высоте 231 м со средней годовой температурой воздуха $-9,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ и общим годовым количеством осадков 269,9 мм.

Второй участок (S2), находится на высоте 206 м над уровнем моря Якутска со средней годовой температурой воздуха $-9,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ и общим годовым количеством осадков 269,9 мм.

Третий участок (S3) расположен на высоте 245 м над уровнем моря и над населенным местом Крест-Халджай с годовой температурой воздуха $-11,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ и общим годовым количеством осадков 281,4 мм. Четвертый участок (S4) расположен на высоте 191 м над уровнем моря, со средней годовой температурой $-11,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ воздуха $-11,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ и общим годовым количеством осадков 281,4 мм. Пятый участок (S5) расположен на высоте 245 м над уровнем моря, со средней годовой температурой $-13,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ и общим годовым количеством осадков 377,5 мм. Шестой участок (S6) расположен на высоте 429 м над уровнем моря, со средней годовой температурой $-13,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ и общим годовым количеством осадков 347,3 мм. Седьмой участок (S7) расположен на высоте 465 м над уровнем моря, со средней годовой температурой $-13,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ и общим годовым количеством осадков 377,5 мм. Восьмой участок (S8) расположен на высоте 878

м, со средней годовой температурой $-19,5$ и общим годовым количеством осадков $403,2$ мм. Девятый участок (S9) расположен на высоте 1327 м над уровнем моря, со средней годовой температурой $-19,6$ и общим годовым количеством осадков $398,8$ мм. Десятый участок (S11) расположен на высоте 1119 м, со средней годовой температурой $-18,6$ и общим годовым количеством осадков $346,8$. Одиннадцатый участок (S11) расположен на высоте 617 м, со средней годовой температурой $-19,4$ м и общим годовым количеством осадков $56,3$ мм. Двенадцатый участок (S12) расположен на высоте 626 м над уровнем моря, со средней годовой температурой $-18,6$ и общим годовым количеством осадков 278 мм. Тринадцатый участок (S13) расположен на высоте 457 м, со средней годовой температурой $-10,1$ и общим годовым количеством осадков $275,2$ мм (Рисунок 15).

Климатические данные были получены из набора данных CRU с высоким разрешением ($0,5^\circ$) (Таблица1). Анализ климатических тенденций показал, что за период 1966-2015 гг. средняя годовая температура повысилась на $0,21$ °C, и месяц июнь с более высокой тенденцией потепления.

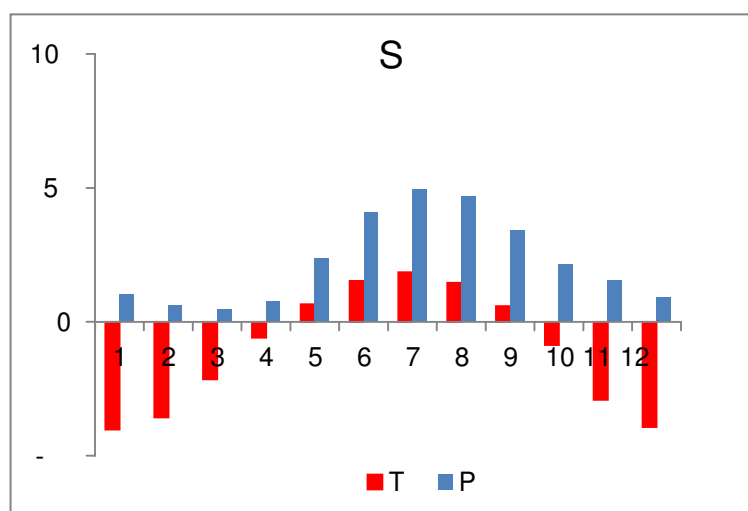


Рисунок 2. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S1. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из $0,5$ разрешений решетки CRU.

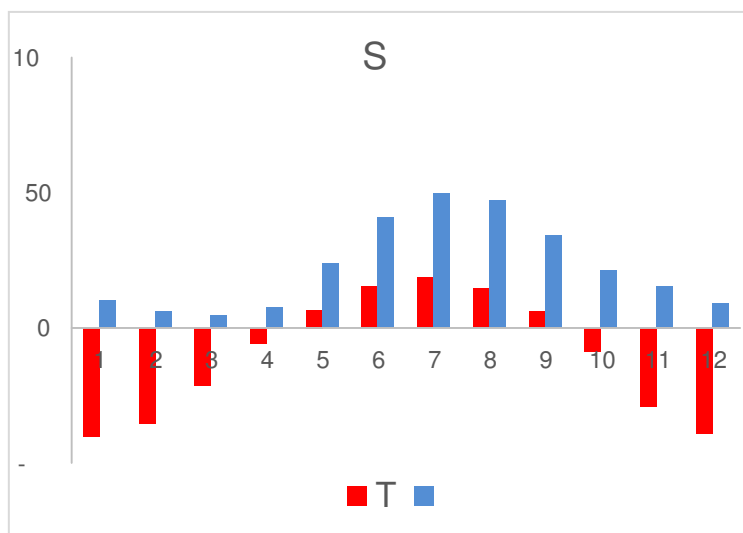


Рисунок 3. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S2. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

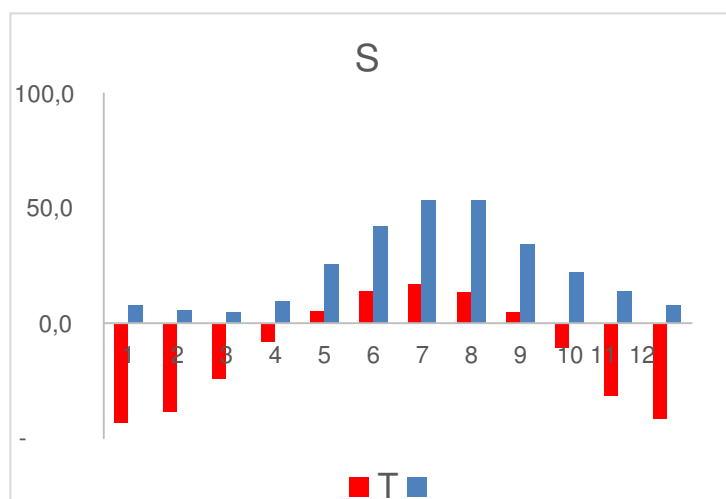


Рисунок 4. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S3. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

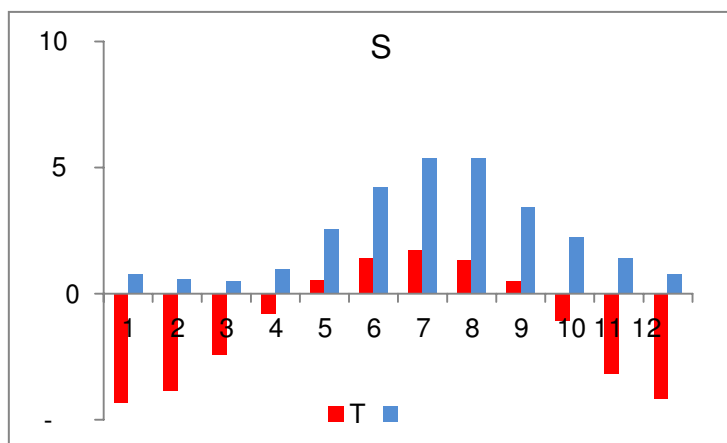


Рисунок 5. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S4. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

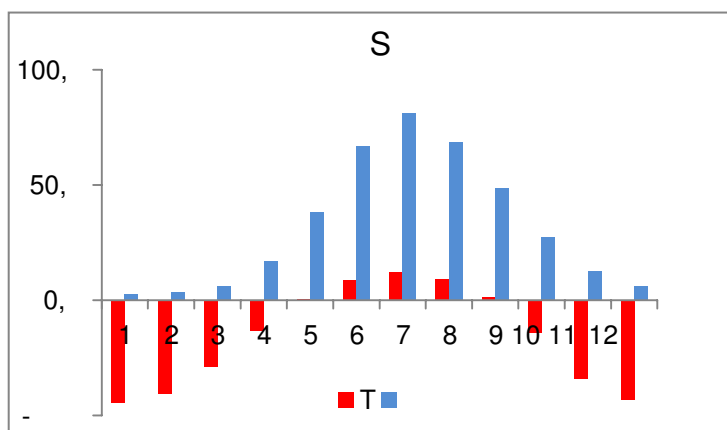


Рисунок 6. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S5. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

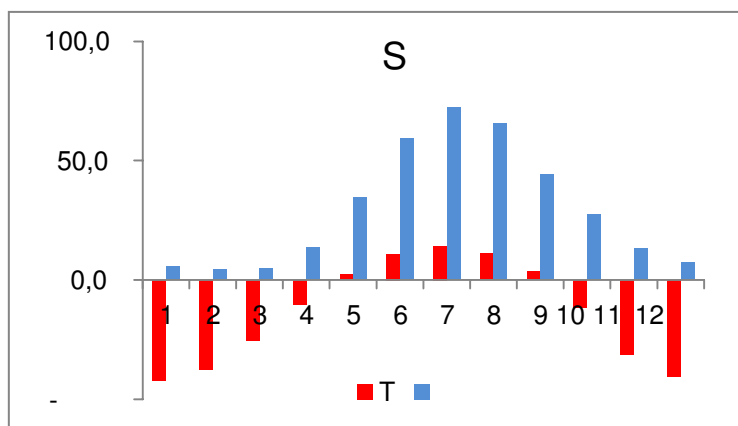


Рисунок 7. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S6. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

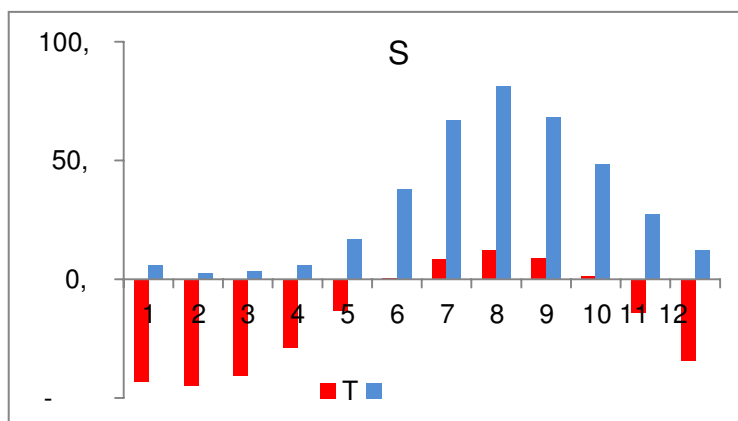


Рисунок 8. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S7. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

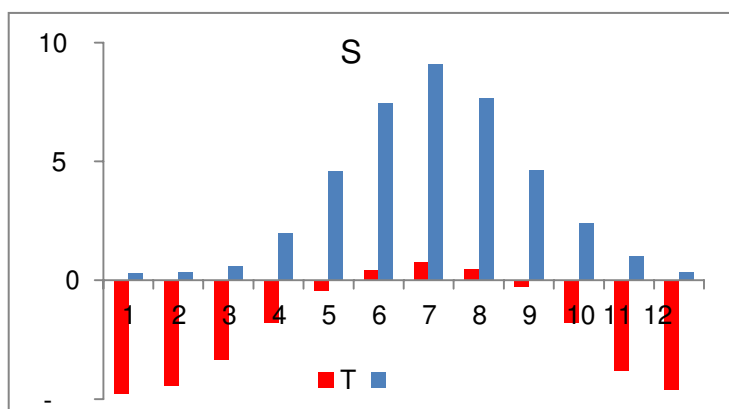


Рисунок 9. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S8. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

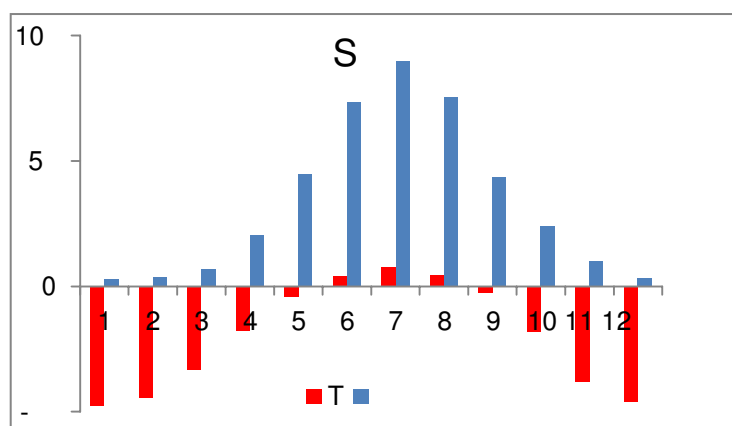


Рисунок 10. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S9. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

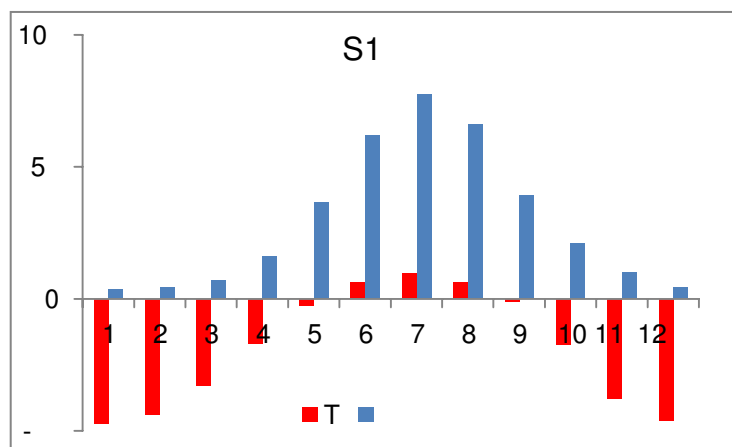


Рисунок 11. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S10. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

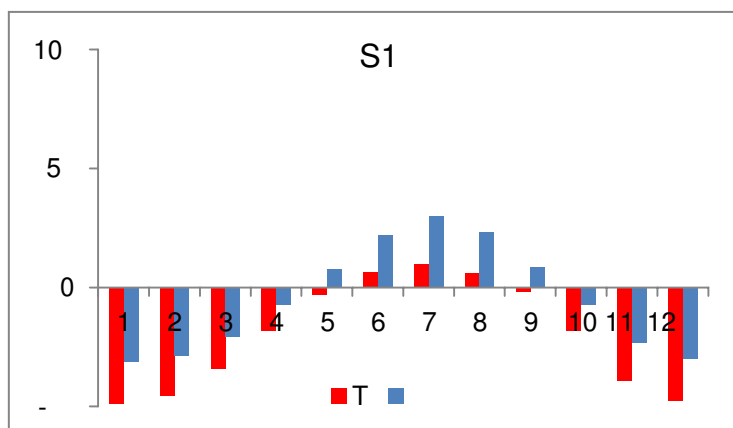


Рисунок 12. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S11. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

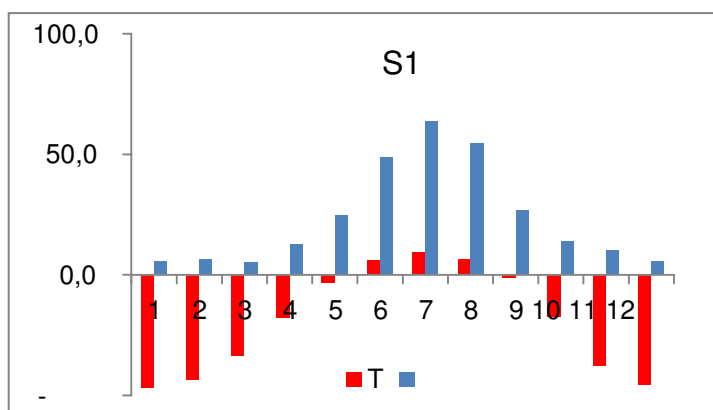


Рисунок 13. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S12. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

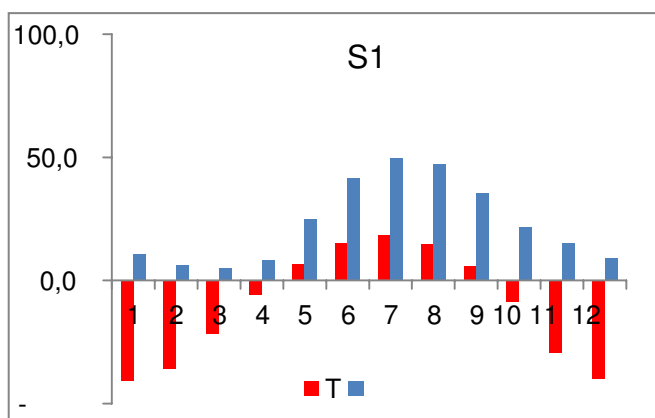


Рисунок 14. Сравнение средней годовой температуры и общего годового количества осадков для участка S13. Метрологические данные охватывают общий период 1966-2015 гг. взяты из 0,5 разрешений решетки CRU.

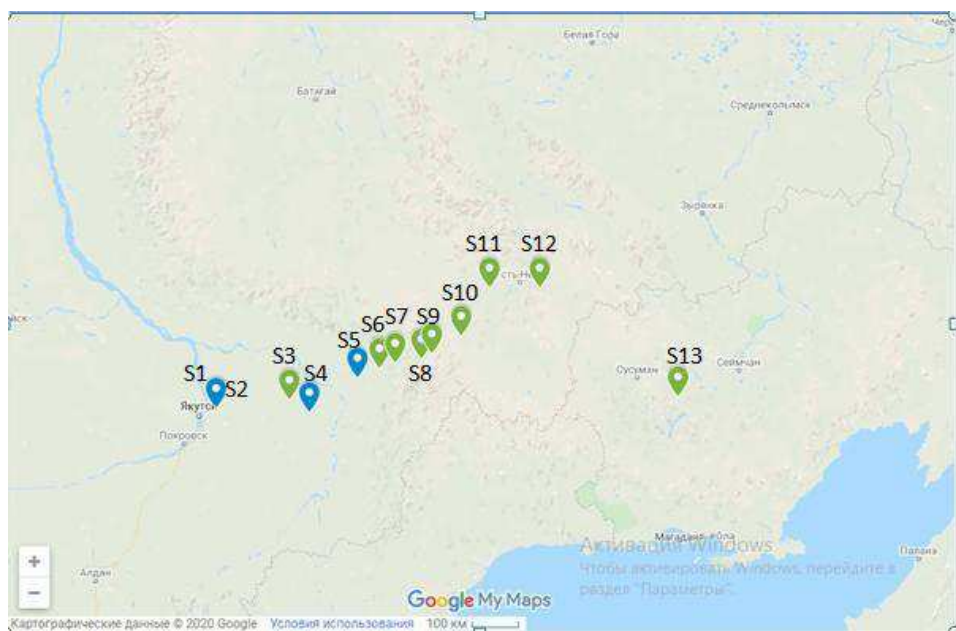


Рисунок 15. Участки исследования

Таблица 1. Характеристика участков выборки. Метеорологические данные были получены сетями CRU с разрешением 0,5° для общего периода 1966-2015 гг. Lc, *Larixcajanderi*; Ps, *Pinussylvestris*.

Участки	Количество деревьев участка	Широта	Долгота	Высота над уровнем моря (м)	Средняя годовая T (°C)	Общее количество осадков (мм)
S1(P2)	21	62.16	130.49	231	-9.9	269.9
S2 (L1)	21	62.15	130.52	206	-9.9	269.9
S3(L3)	19	62.32	133.53	245	-11.9	281.4
S4(P3)	15	62.09	134.40	191	-11.9	281.4
S5(P4)	15	62.75	136.42	245	-13.2	377.5
S6(L4)	19	62.94	137.33	429	-13.6	347.3
S7(L5)	14	63.04	137.97	465	-13.2	377.5
S8 (L6)	15	63.11	139.08	878	-19.5	403.2
S9(L7)	21	63.21	139.51	1327	-19.6	398.8
S10(L8)	20	63.54	140.74	1119	-18.6	346.7

S11(L10)	20	64.44	141.93	617	-19.4	56.3
S12(L12)	20	64.43	144.05	626	-18.6	278
S13(L16)	15	62.40	149.84	457	-10.1	275.2

2.3. Описание деревьев

P. sylvestris и *L. cajanderi* являются двумя основными видами хвойных пород в бореальных лесах России, обитающими в широком диапазоне условий окружающей среды.

Лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mair) – одна из основных лесообразующих пород в бореальной зоне материковой части российского Дальнего Востока (РДВ), характеризуется широким эдафическим ареалом, произрастая как в благоприятных почвенных условиях, так и на почвах мерзлотных, переувлажнённых и сухих, торфянистых и каменистых, а также бедных элементами минерального питания (Бенькова, Некрасова, 2000; Бенькова, Шашкин, 2000; Takahashi et al., 2001; Бенькова, Бенькова, 2004, 2006; и др.).

Высокая экологическая пластичность и широкие адаптационные возможности *L. cajanderi* нашли отражение в строении ее древесины, поскольку вторичная ксилема выполняет важные физиологические и механические функции. Большинство работ, связанных с исследованием древесины *L. cajanderi*, посвящено изучению адаптационных изменений в строении древесины, происходящих под влиянием климата, и выполнено на основе анализа годичных колец. Изучены погодичная динамика ширины годичных колец и радиальный прирост ствола, параметры внутренней структуры и плотность годичных колец и т.д. (Бенькова, Некрасова, 2000; Бенькова, Шашкин, 2000; Takahashi et al., 2001; Бенькова, Бенькова, 2004, 2006; и др.).

Сосна обыкновенная (*P. sylvestris*) – это суббореальное вечнозеленое хвойное дерево. Является одним из самых больших распространений в мире, от южной Испании до северо-восточной Азии (Nikolov and Helmisaari, 1992), с широкой высотной амплитудой, варьирующей от уровня моря до 2600 м над уровнем моря (Houston Durrant et al., 2016). В пределах своего распространения

сосна образует сплошные леса, так называемые боры, преимущественно на песчаных почвах; в смеси с елью и пр. она встречается и на подзолистых почвах в смешанных и хвойных лесах почти всюду. В степной полосе рост ее ограничен приречными песками; на водоразделы она не выходит; на севере особенно охотно селится сосна на развееванных ледниковых песках и по склонам неровностей. В Сибири в горах предпочитает сухие солнечные склоны. Кроме того, сосна может встречаться при любых условиях, но уже в состоянии большего или меньшего угнетения. Живет до 400 лет. (Комаров В.Л., 1934)

2.4 Обработка данных для последующего анализа с использованием специализированного ПО

Керны были отшлифованы с помощью ленточной шлифовальной машины с разными видами наждачной бумаги (до 600 зернистости) до получения гладкой и плоской поверхности, позволяющей четко наблюдать ксилемные структуры при увеличении.

В научной работе был использован метод планшетного сканера как устройства, способного дать полноразмерные и высококонтрастные изображения годовичных колец у образцов.

Сканер Epson Perfection V800 (Epson, Япония) с интерфейсом программного обеспечения Silverfast версии 8 (Laser Soft Images, США) использовался для сканирования образцов (кернов) с разрешением 3200 точек на дюйм (Рисунок 16).

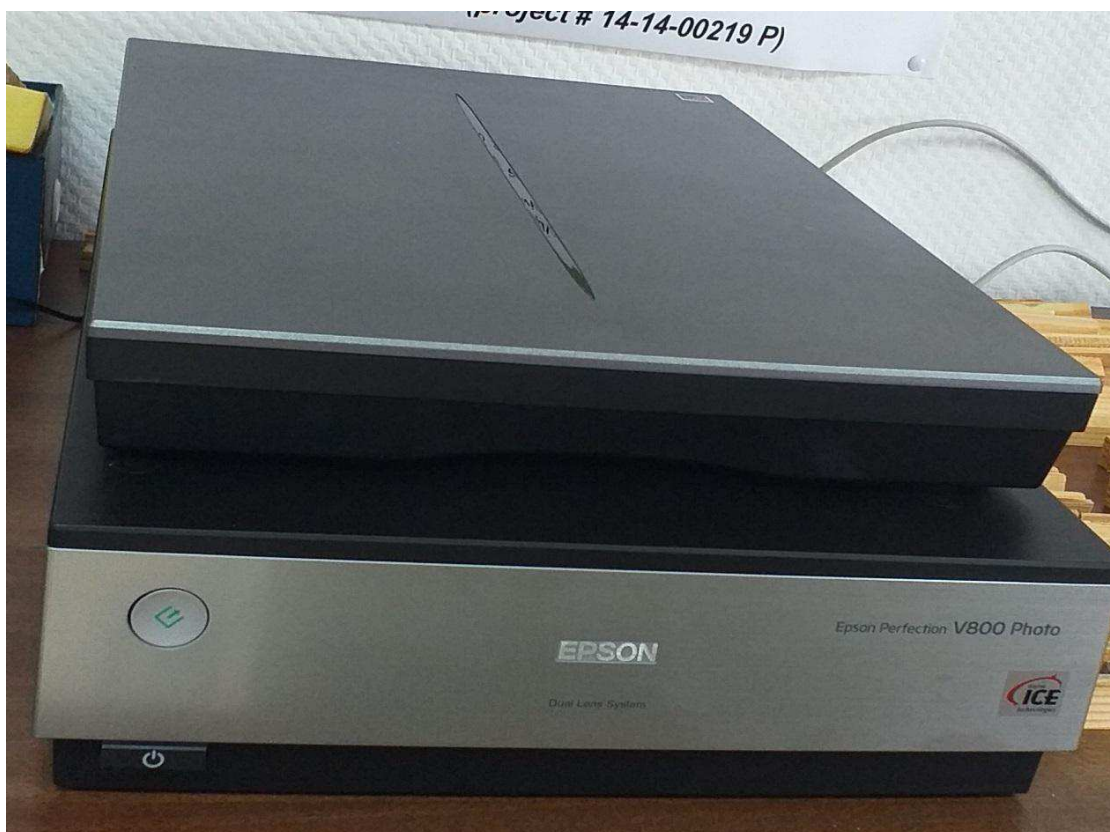


Рисунок 16. Сканер Epson Perfection V800

Ширина годичного кольца (RW), ширина ранней древесины (EW) и ширина поздней древесины (LW) были измерены в оцифрованных образцах с использованием CooRecorder версии 9.3 (Cybis Elektronik & Data AB, Швеция) (Рисунок 5).



Рисунок 17. Оцифрованные образцы

Далее результаты измерений конвертировались в формат .rvl при помощи программы Cdendro. Точность перекрестного датирования была проверена с использованием программного обеспечения COFECNA (Grissino-Mayer, 2001). Каждый отдельный исходный ряд для измеряемой ширины был стандартизован с использованием программного обеспечения ARSTAN (Cook, Holmes, 1996). К серии была применена сплайн-функция с 50% -ной частотной характеристикой на периоде 32 года, которая уменьшила неклиматическую дисперсию при сохранении высокочастотной климатической информации (Cook, Peters, 1981), однако долгосрочные климатические эффекты удаляются. Из-за высокой корреляции между хронологиями ранней и поздней древесины линейная регрессия была использована для устранения зависимости поздней от ранней древесины (Babst et al., 2016), с использованием скорректированного индекса (LWadj) (Meko and Baisan, 2001), коррелированного с хронологией ранней древесины (Stahle et al., 2009).

2.6. Корреляционный анализ

Мы использовали корреляции Пирсона для определения взаимосвязи между остаточными хронологиями ширины годичного кольца, ранней древесины и месячными климатическими факторами за общий период (1966-2015) для каждого участка. Климатические временные ряды (общее количество месячных осадков и среднемесячная температура) охватывали временной ряд, состоящее из предыдущего года с июля по сентябрь текущего года.

Заключение

Исследование факторов окружающей среды , контролирующих рост деревьев и образование ранней и поздней древесины у хвойных, растущих в зоне вечной мерзлоты в Центральной Якутии, показали увеличения роста по участкам у двух видов с разными жизненными стратегиями.

Температура была критическим фактором роста в обоих хвойных.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ПД – поздняя древесина

РД – ранняя древесина

ШГК – ширина годичного кольца

АС1 – автокорреляция

CRU- Climatic Research Unit

Lc – *Larix cajanderi*

Ps – *Pinus sylvestris*

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Бенькова, А.В., Шашкин А.В. Моделирование сезонной динамики и погодичного фотосинтеза хвойных и связь с радиальным приростом (на примере сосны и лиственницы) // Строение, свойства и качество древесины_2000: Мат-лы III междуна. симп. Петрозаводск: Изд-во ИЛ КарНЦ РАН, 2000. -с. 35–37.
2. Бенькова, В.Е., Некрасова А.А. Структурные изменения в древесине сибирских видов *Larix* в связи с климатическими условиями // Строение, свойства и качество древесины 2000: Мат-лы III междуна. симп. Петрозаводск: Изд-во ИЛ КарНЦ РАН, 2000. -с. 32–35.
3. Ваганов,Е. А. Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, Сиб. Отделение. - 2000.
4. Ваганов, Е.А., Круглов В. Б. Васильев В.Г. Дендрохронология. – Учебное пособие – Красноярск. - 2008. - с. 65-73.
5. Ваганов, Е.А., Терсков, И.А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец / Е.А. Ваганов, И.А. Терсков // Наука. – Новосибирск. - 1977. - с. 94.
6. Дмитриева, Е.В. Опыт анализа влияния климата на прирост деревьев различных местообитаний на Карельском перешейке.- Ботан. журн. -1959. - т. 44, № 2 - с. 162-176.
7. Комаров В.Л. Сосна – *Pinus* (Tourn.) L. // Флора СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934, Т. 1. — с. 167—170
8. Комин, Г.Е. Применение дендрохронологических методов в экологическом мониторинге лесов // Лесоведение. – 1990. – № 2. – с. 3–11.
9. Крамер, П.Д. Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. – М.: Лесная промышленность. – 1983. – с. 464.
- 10.Ловелиус Н.В., Тищенко В.В., Кожухарь Н.С., Скачков Б.И., Ахтямов А.Г., Тунякин В.Д. Радиальный прирост *Pinus sylvestris* в Каменной Степи как показатель изменений лесорастительных условий//Международный

- симпозиум. Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем. Май (19-23, 1997 г.). Оренбург. Материалы конференции. 1997. -с. 73-74.
- 11.Тишин, Д.В. Дендрозкология (методика древесно-кольцевого анализа) / Д.В. Тишин. – Казань: Казанский университет. - 2011. – с. 5.
- 12.Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., Camarero, J. Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Glob. Chang. Biol.* 13, - 2007.804–815. doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01322.x
- 13.Arzac A., Rozas V., Rozenberg Ph., Olano M. J. Water availability controls *Pinus pinaster* xylem growth and density: A multi-proxy approach along its environmental range. – *Agriculture and forest meteorology* 250-251. – 2018. – p. 171-180.
- 14.Arzac, A., Babushkina, E.A., Fonti, P., Slobodchikova, V., Sviderskaya, I.V., Vaganov, E.A.,. Evidences of wider latewood in *Pinus sylvestris* from a forest-steppe of Southern Siberia. *Dendrochronologia* 49. – 2018. doi:10.1016/j.dendro.2018.02.007
- 15.Buntgen, U., Tegel, W., Nicolussi, K., McCormick, M., Frank, D., Trouet, V., Kaplan, J.O., Herzig, F., Heussner, K.U., Wanner, H., Luterbacher, J., Esper, J.,. 2500 Years of European Climate Variability and Human Susceptibility. *Science* (80-.). 331, - 2011.- p.578–582. doi:DOI 10.1126/science.1197175
- 16.Cook, E.R., Holmes, R. Guide for computer program ARSTAN. , in: Grissino-Mayer, H.D., Holmes, R.L., Fritts, H.C. (Eds.), *The International Tree-Ring Data Bank Program Library Version 2.0 User’s Manual*. . Laboratory of Tree-Ring Research , University of Arizona, Tucson, USA, - 1996. - p. 75–87
- 17.Cook, E.R., Peters, K. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-ring Bull.* 41, -1981. - p.45–53

18. Denne, M.P. Temperature and tracheid development in *Pinus silvestris* seedlings / M.P. Denne // *J. Exp. Bot.* vol. 21. - 1971. - № 71. – p. 362–370.
19. Dixon, R.K., Brown, S., Houghton, R., Solomon, A., Trexler, M., Wisniewski, J., Carbon Pools and Flux of Global Forest Ecosystems. *Science* (80-.). 263, - 1994. – p.185–190.
20. Douglass, A. E. Climatic cycles and tree-growth. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. – Washington: Carnegie Inst. - 1919. – vol. 1. – p. 127.
21. Falkowski, P., Scholes, R., Boyle, E., Canadell, J., Canfield, D., Elser, J., Gruber, N., Hibbard, K., Hogberg, P., Linder, S., Mackenzie, F., Moore, I., Pedersen, T., Rosenthal, Y., Seitzinger, S., Smetacek, V., Steffen, W. The Global Carbon Cycle: A Test of Our Knowledge of Earth as a System. *Science* (80-.). 290, - 2010. – p. 291–296. doi:10.1126/science.290.5490.291
22. Fonti, P., Von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klassen, U., Gärtner, H., Eckstein, D., Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytol.* 185, - 2010. – p. 42–53.
23. Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D., Mahecha, M.D., Smith, P., van der Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavala, M.A., Zscheischler, J. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: Concepts, processes and potential future impacts. *Glob. Chang. Biol.* 21, - 2015. – p.2861–2880. doi:10.1111/gcb.12916
24. Grissino-Mayer, H.D. Evaluating crossdating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree—Ring Res.* 57. - 2001. - p. 205–221.
25. Hacke, U., Sperry, J.J.S., Pockman, W.T.W., Davis, S.D.S., McCulloh, K.A.,

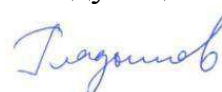
- Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126,- 2001. – p. 457–461. doi:10.1007/s004420100628
- 26.Larson, P.R. Some indirect effects of environment on wood formation. In: Zimmermann M(ed) *The formation of wood in forest trees*. Academic, New York. - 1964. - p. 345–366.
- 27.Meko, D.M., Baisan, C.H., Pilot study of latewood-width of conifers as an indicator of variability of summer rainfall in the North American monsoonregion. *Int. J. Climatol.* 21, 2001. - p. 697–708. doi:10.1002/joc.646
- 28.Olano, J.M., Eugenio, M., García-Cervigón, A.I., Folch, M., Rozas, V., Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure in continental Mediterranean climate. *Int. J. Plant Sci.* 173, - 2012. – p. 137–149. doi:10.1086/663165
- 29.Raven, J.A., Karley, A.J. Carbon sequestration: Photosynthesis and subsequent processes. *Curr. Biol.* 16. - 2006. doi:10.1016/j.cub.2006.02.041
- 30.Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: An example at the Alpine timberline. *IAWA J.* 27, - 2006. –p. 383–394. doi:10.1163/22941932-90000161
- 31.Sohar, K., Altman, J., Lehečková, E., Doležal, J., Growth-climate relationships of Himalayan conifers along elevational and latitudinal gradients. *Int. J. Climatol.* - 2016. doi:10.1002/joc.4867
- 32.Stahle, D.W., Cleaveland, M.K., Grissino-Mayer, H.D., Griffin, R.D., Fye, F.K., Therrell, M.D., Burnette, D.J., Meko, D.M., Villanueva Diaz, J., Cool- and warm-season precipitation reconstructions over western New Mexico. *J. Clim.* 22, - 2009.- p. 3729–3750. doi:10.1175/2008JCLI2752.1
- 33.Takahashi, K., Homma K., Shiraiwa T., et al. Climatic Factors Affecting the Growth of *Larix cajanderi* in the Kamchatka Peninsula, Russia // *Eurasian J. of Forest Research.* – 2001. – v. 3. p. 1–9.

34. Vaganov, E., Anchukaitis, K., Evans, M. How well understood are the processes that create dendroclimatic records? A mechanistic model of the climatic control on conifer tree-ring growth dynamics, in: Hughes, M., Swetnam, T., Diaz, H. (Eds.), *Dendroclimatology: Progress and Prospects*. Springer, - 2011. pp. 36–76. doi:10.1007/978-1-4020-5725-0
35. Vaganov, E.A. The Tracheidogram Method in Tree-Ring Analysis and Its Application, in: Cook, E., Kairiukstis, L. (Eds.), *Methods of Dendrochronology*. Springer Netherlands, - 1990. - p. 63–76. doi:10.1007/978-94-015-7879-0
36. Vaganov, E.A., Hughes, M.K., Shashkin, A. V. *Growth Dynamics of Conifer Tree Rings Images of Past and Future Environments*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. - 2006. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
37. Zelawski, W. Environmental effects on wood formation.-*Acta Soc. Bot. Pol.* 26. - 1957. - p. 79-103
38. Zweifel, R., Zimmermann, L., Zeugin, F., Newbery, D.M., Intra-annual radial growth and water relations of trees: Implications towards a growth mechanism. *J. Exp. Bot.* 57, - 2006.- p.1145–1459. doi:10.1093/jxb/erj125

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт Фундаментальной биологии и биотехнологии
институт
Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой

 _____

подпись инициалы, фамилия
« 6 » июля 2020г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ


Особенности формирования ранней и поздней древесины у *Larix
cajanderi* и *Pinus sylvestris* в зоне вечной мерзлоты
тема

06.04.01 Биология


код и наименование направления

06.04.01.02 Физиология растений

код и наименование магистерской программы

Научный руководитель  _____ проф., д.т.н. В.В.Шишов
подпись, дата должность, ученая степень инициалы, фамилия

Выпускник  _____ А.А. Анарбекова
подпись, дата инициалы, фамилия

Рецензент  _____ д.б.н. А.В.Кирдянов
подпись, дата должность, ученая степень инициалы, фамилия

Красноярск 2020