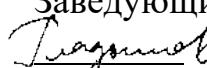


Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
институт

Кафедра водных и наземных экосистем
кафедра

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
 М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия

« _____ » _____ 2020 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Построение древесно-кольцевой хронологии для *Pinus sylvestris*,
произрастающей в условиях Минусинской котловины
тема

06.04.01 «Биология»

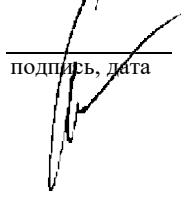
код и наименование направления

06.04.01.02 «Физиология растений»

код и наименование магистерской программы

Научный руководитель  проф. д-р биол. наук Н. А. Гаевский
подпись, дата должность, ученая степень
инициалы, фамилия

Выпускник 
подпись, дата Д. Р. Дергунов
инициалы, фамилия

Рецензент 
подпись, дата А. Б. Сарангова
инициалы, фамилия

Красноярск 2020

СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ	3
ВВЕДЕНИЕ.....	4
1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	6
1.1 Теоретические сведения о строении годичных колец хвойных	9
1.2 Основные принципы дендрохронологии.....	16
1.3 Примеры воздействий	19
1.4 Методические рекомендации по выбору объекта исследования	21
2 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	22
2.1 Климатическое и географическое описание района исследований.....	22
2.2 Объекты и методы.....	24
2.3 Получение кернов при помощи возрастного бура	28
2.4 Подготовка кернов	30
2.5 Измерение ширины годичных колец	32
2.6 Получение данных средствами пакета программ DPL00	36
2.7 Статистическая обработка данных.....	37
Из текста выпускной квалификационной работы изъяты страницы 38-46, а так же 60-72 как результаты интеллектуальной деятельности, которые имеют потенциальную коммерческую научную ценность в силу неизвестности их третьим лицам.	38
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	39
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ:	40
ПРИЛОЖЕНИЕ А	51

РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа по теме «Построение древесно-кольцевой хронологии для *Pinus sylvestris*, произрастающей в условиях Минусинской котловины» содержит 69 страниц текстового документа, 1 таблица, 23 рисунка, 1 приложение, 106 источников.

МИНУСИНСКАЯ КОТЛОВИНА, ПРОБНЫЕ ПЛОЩАДИ, КЛИМАТ, ДЕНДРОХРОНОЛОГИЯ, ГОДИЧНЫЕ КОЛЬЦА, КЕРНЫ, ШИРИНА ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ, ДРЕВЕСНО-КОЛЬЦЕВАЯ ХРОНОЛОГИЯ, РЕПЕРНЫЕ КОЛЬЦА.

Объект исследования: сосна обыкновенная. Цель работы: получение древесно-кольцевой хронологии сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в различных климатологических условиях Минусинской котловины. Задачи:

- Получение кернов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в различных климатологических условиях;
- Измерение кернов аппаратно-программными средствами;
- Построение древесно-кольцевой хронологии;
- Обработка полученных результатов методами математической статистики.

В результате проведённых исследований была получена хронология сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), проведен анализ ширин годичных колец этой хронологии, выявлены реперные кольца.

ВВЕДЕНИЕ

Текущая ситуация с потеплением климата по всему земному шару все накаляется, что ставит под угрозу само существование многих типов экосистем. Одними из самых уязвимых в сложившихся условиях являются, по-видимому, экосистемы с недостаточным увлажнением (Bindi, Olesen, 2011; Dulamsuren et al., 2013; Peltonen-Sainio et al., 2016; Booth, 2017). Проведенный исследователями мониторинг динамики климатических моделей констатирует, что подобные экосистемы могут понести невосполнимый урон вследствие увеличения длительности и частоты засух. (Easterling et al., 2000; Rosenzweig et al., 2002, 2014; Шмакин, Попова, 2006; Davi et al., 2006; Евдокименко, 2011; Залибеков, 2011; Мохов, 2011; Mueller, Seneviratne, 2012; Sun, Liu, 2014; Porter et al., 2014; Yadav et al., 2015; Balducci et al., 2016; Lyu et al., 2017; Ren et al., 2018). В зону риска попадают так же регионы, расположенные на юге Сибири, одной из которых является Минусинская котловина, характеризующаяся весьма низким количеством годовых осадков (порядка 300мм) на фоне достаточно высоких летних температур.

Для того, чтобы оценить ежегодные колебания показателей влажности и температур в данном или в других регионах, целесообразно использовать арсенал дендрохронологических методов, которые, помимо классического метода изучения радиального прироста, к сегодняшнему дню включают в себя так же современные методики, такие как: денситометрия, гистометрические методы, радиоизотопный анализ, изучение элементного состава колец (Шиятов и др., 2000; Силкин, Екимова, 2009; Dendroclimatology..., 2011; Ваганов и др., 2013). Несмотря на массу преимуществ дендрохронологических методов, а также на востребованность получаемых ими результатов, на территории юга Сибири подобные изыскания проводятся лишь эпизодически, и их смысл сводится преимущественно к измерению прироста и построению хронологий по ширине годичных колец применительно к локальным местообитаниям (Андреев и др., 1999, 2001а, 2001б; Магда, Ваганов, 2006;

Агафонов, Кукарских, 2008; Knorre et al., 2010; Магда и др., 2011; Малышева и др., 2013; Рыгалова, Быков, 2015).

В связи с этим, целью выпускной квалификационной работы является получение древесно-кольцевой хронологии сосны обыкновенной (*Pinus*), произрастающей в различных климатологических условиях Минусинской котловины.

Определены следующие задачи:

- Получение кернов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в различных климатологических условиях;
- Измерение кернов аппаратно-программными средствами;
- Построение древесно-кольцевой хронологии;
- Обработка полученных результатов методами математической статистики.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Первые упоминания об интересе к реконструкции климата посредством изучения годичных колец, содержат работы таких выдающихся ученых, как Леонардо да Винчи, и Карл Линней (Glock, 1941, 1955; Studhalter, 1955). Формирование дендрохронологии как самостоятельной научной дисциплины началось в начале XX столетия, когда человечество всерьез заинтересовалось общими и частными вопросами гелиофизики, климатологии, археологии. Кроме того, в этот период исследователи начали обстоятельное изучение солнечно-земных связей и изменения климата. Бурное развитие дендрохронологических исследований было обосновано потребностью в точной датировке исторических и археологических памятников (Жарников, 2012), содержащих древесину, получении длительных и достоверных данных о колебаниях гидрологического режима отдельных территорий.

Дендрохронологический метод был впервые применен на юго-западе США американским астрономом А. Дугласом, который стремился установить зависимость ширины прироста годичных колец от солнечной активности (Шиятов, 2000).

В дальнейшем, его опыт переняли европейские коллеги, в первую очередь из скандинавских стран (Erlandsson, 1936; Ording, 1941; Eidem, 1942-1943, 1953, 1955; Hustich, 1944, 1956; Hustich, Jones 1947; Mikola, 1950, 1952, 1956) и Германии (Walter, 1940; Huber, 1941, 1948, 1952, 1954; Huber, Holdheide, 1942; Huber, Jazewitsch, 1952, 1956, 1958; Brehme, 1951; Muller-Stoll, 1951; Jazewitsch, 1952, 1953), а позднее и учёные из Англии (Lowther, 1949; Salisbury, Jane, 1940; Schove, 1950, 1954, 1959; Dobbs, 1951, 1952, 1953). В России же интерес к дендрохронологическим методам возник несколько позже, однако отдельные работы эпизодически появлялись и ранее (Тольский, 1904, 1913, 1936; Заозерский, 1934; Костн, 1940; Рудаков, 1951, 1952, 1958; Гурский, Каневская, Остапович, 1953; Галазий, 1954; Дмитриева, 1959; Замоторин, 1959).

Самым важным, основным постулатом метода дендро-кольцевого анализа, принято считать зависимость ряда показателей (радиального прироста, плотности древесины, соотношения ранней и поздней древесины, и некоторых других характеристик), от изменений одного или нескольких факторов окружающей среды. В случае необходимости выделения из экологического или климатологического спектра условий конкретного фактора, влияющего на ежегодичный прирост годовых колец, необходимо с особой тщательностью подходить к вопросу выбора местообитаний и даже модельных деревьев (Бабушкина, 2010). Для проведения подобных работ нужно достаточно хорошо понимать, в каком именно местообитании исследуемой породы будет сполна проявляться интересующий фактор (Шиятов, 1986; Panushkina, 1996; Ловелиус, Ретеюм, 2010; Герасимова, 2010; Малышева, 2011; Малышева и др., 2013; Рыгалова, 2014). В ксилеме древесных организмов можно найти отклик (реакцию дерева на внешний фактор) на практически любое достаточно долговременное, или мощное, но единовременное событие – от падения метеорита или катастрофического нашествия насекомых-вредителей, и до засухи и глобального понижения или повышения температуры (Герасимова, 2010).

Регулярное, ежегодное образование нового ксилемного слоя у пород, демонстрирующих сходные физиологические ответы на изменение спектра условий в месте произрастания, характеризуется наличием относительно синхронных колебаний, закладывающих уникальные, легко различимые невооруженным взглядом сочетания толщины годичных колец. Основываясь на этих показателях, исследователь получает возможность избежать проведения сложных и дорогостоящих процедур радиоуглеродного анализа для установления промежутков жизни ископаемых деревьев или археологических находок с данной территории. Дендрохронологические методы позволяют заменить аналогичные по целям и задачам методики, не потеряв при этом, однако, ни точности абсолютной датировки, ни надежности получаемых данных. Проведя сперва относительную датировку ископаемых

деревьев, и выявив на полученных дендрохронологических шкалах характерные положительные или отрицательные всплески ширины годичных колец, не составит труда установить аналогичные точки на интересующих исследователя объектах, будь то ископаемое дерево, или хорошо сохранившийся археологический артефакт (Назаров, Мыглан, 2012; Мыглан, 2012). Наиболее важными факторами, ограничивающими ежегодный радиальный прирост, являются режим увлажнения, и температурные показатели – именно на них основываются подавляющее большинство ныне полученных древесно-кольцевых хронологий.

Дендрохронологические методы применяются так же в археологии – с их помощью датируются погребальные или наземные постройки, содержащие деревянные элементы достаточной степени сохранности. Геоморфология привлекает специалистов-дендрохронологов для установления дат камнепадов, селей, лавин, наступления горных ледников. Однако, для получения наиболее достоверных выводов и заключений, дендрохронологические методы рекомендуется комбинировать с аналогичными по задачам методиками других направлений (Силкин, 2010).

Возможность применения методов дендрохронологии основана на следующих фактах:

1. Клетки ксилемы у многих видов растений (включая хвойные) организованы в строго линейные ряды, клетки которых являются клонами, возникшими из одной инициали;
2. Образование годичных колец в древесине позволяет получать календарные отметки времени по мере роста ткани (Румянцев, 2011);
3. Неоднородность зрелых клеток предоставляет возможность проводить анализ особенностей роста. Функции трахеид во многом определяются их размерами, а значит, простые анатомические признаки клеток позволяют изучать рост как в качественном, так и в количественном отношении;

4. Клетки ксилемы сохраняются на протяжении всей жизни растения, что позволяет проводить анализ динамики роста растения;

5. Процесс изучения клеток древесных растений предоставляет исследователю уникальные методические преимущества. В первую очередь – в связи со строгой линейной упорядоченностью клеточной структуры, появляется возможность конструировать и успешно применять на практике автоматизированные системы для получения и обработки данных. Немаловажной так же является возможность многократного изъятия материала без существенного травмирования изучаемого растения;

6. Количественный анализ анатомических измерений клеток дает возможность проследить влияние основных внешних и внутренних факторов, влияющих на рост и дифференцировку ксилемы и, используя выявленные количественные закономерности, реконструировать динамику внешних условий за большие промежутки времени. Это особенно важно для оценки как фоновой изменчивости среды обитания, так и антропогенных воздействий на отдельные растения и фитоценоз в целом (Ваганов, 1985).

7. В случае корректного проведения древесно-кольцевого анализа, исследователь получает относительно длительный прогноз о состоянии среды в будущем в целом, отдельных ее показателях в частности. Кроме того, проявляется цельная картина об экологических условиях прошлого, устанавливаются текущие показатели климата (Скомаркова, 2009).

1.1 Теоретические сведения о строении годичных колец хвойных

Ежегодно нарастающие слои древесины, хорошо видные на поперечных спилах, являются продуктом деятельности камбимальных клеток в течении периода вегетации (Силкин, 2009). Камбимальные клетки организованы в тонкие слои образовательной ткани, которая располагается между ксилемой и лубом. Первые письменные свидетельства об установлении роли камбимальных клеток в жизнедеятельности растений содержатся в работе англичанина Н. Грю

«Анатомия растений» за 1682. Автор так описывает камбимальную ткань: «Каждый год кора дерева разделяется на две части и распространяется по двум противоположным путям. Наружная часть откладывается по направлению к коре, и со временем сама становится корой. Внутренняя же часть коры ежегодно разрастается, и присоединяется к древесине». Очевидно, уже тогда Н. Грю верно понимал принцип работы камбия, хоть он и не выделял его в самостоятельную ткань. В благоприятные для роста и развития времена года, которыми обычно являются промежутки конца весны-начала лета, то есть периоды вегетации, растением формируются крупные тонкостенные клетки, в случае хвойных, и крупные, часто многочисленные сосуды у лиственных деревьев. Позже, приблизительно в середине и конце лета, организуются мелкие тонкостенные клетки у хвойных, и мелкие сосуды у некоторых лиственных. В соответствии с современными научными данными, принято считать, что древесина, образующаяся в начале вегетационного периода (носящая название ранней), хорошо приспособлена для транспорта воды и питательных веществ по стволу дерева, в то время как поздняя (образующаяся ближе к концу вегетационного периода), отвечает за прочность и плотность ствола дерева (Чавчадзе, 1979).

В результате подобной зависимости геометрических и физиологических показателей клеток от времени вегетационного периода, в годичном кольце образуются различающиеся по размерам, форме, плотности, и цвету цвету клеток, слои ранней и поздней древесины, которые при определенных условиях могут сформировать хорошо заметный невооруженным взглядом рисунок, на который в дальнейшем можно ориентироваться при проведении некоторых этапов дендрохронологических изысканий. На величину ежегодного прироста древесины (или, иначе говоря, на активность камбимальных клеток) оказывают влияние масса как внутренних, так и внешних факторов, действующих комплексно, или по отдельности возраст, величина которого обычно крайне отрицательно сказывается на ШГК

(молодые деревья формируют значительно более широкие кольца, нежели старовозрастные), порода дерева (ярким примером будет секвойя, с её титаническими размерами), наследственная индивидуальная изменчивость, плодоношение, отнимающее у растения значительное количество полезных веществ и энергии. К самым влиятельным внешним факторам относят: климатические показатели региона, состояние и плодородность почвы, иерархическое положение дерева в ценозах, вмешательство в жизнедеятельность растения случайных или катастрофических факторов. Отдельно стоит упомянуть вмешательство человека, которое в подавляющем количестве случаев носит сугубо негативный характер.

Резюмируя все вышеописанное: радиальный прирост деревьев находится под контролем внутренних факторов, но в значительной степени модифицируется внешними (Ваганов, 1985).

Камбиональная ткань характеризуется чертами, которые в той или иной мере присущи всем меристематическим тканям, однако имеет так же ряд уникальных особенностей: это самоподдерживающаяся клеточная система, сохраняющая свои функции в течении крайне длительного времени, зачастую вплоть до самой смерти растения; за счёт роста ствола у древесных растений так же растёт и размер камбия, что обычно происходит путём деления самих камбиональных клеток, или в результате дифференцировки клеток апикальной меристемы; сформированные камбием клетки способны дифференцироваться в различные типы клеток флоэмы и ксилемы; камбий строго упорядочен в пространстве, образуя непрерывный слой, который равномерно выстилает ствол, корни, и ветви, что с одной стороны, распределяет его в пространстве, а с другой, позволяет ему организовывать связную систему, осуществляя непосредственный контакт между соседними клетками (Wilson et al, 1966).

С точки зрения регуляции активности, крайне важна пространственная организация камбия, поскольку подобная пространственная разобщённость выдвигает к механизмам регуляции ряд специфичных требований. Говоря об организации камбия, так же нужно упомянуть тот факт, что камбий является

основой пространственной организации ксилемы и флоэмы. Примером можно привести формирование камбием упорядоченных радиальных рядов трахеид в стволах хвойных растений, или слои сосудов в ранней древесине кольцесосудистых пород (Бабушкина, 2015).

Обобщая и резюмируя факты, можно сделать следующий вывод: древесина хвойных пород деревьев состоит из ограниченного числа анатомических составляющих, которые организуются в весьма упорядоченную систему (Тишин, 2011).

Механические и проводящие функции возлагаются на прозенхимные клетки с отмершим протопластом, называемые трахеидами, которые составляют вплоть до 90% всего объёма древесины. Трахеиды в стволах деревьев расположены главным образом вертикально, образуя своего рода плотное плетение, обеспечивающее высокую механическую прочность на излом и растяжение. Запасающая функция отведена паренхиме.

Трахеиды хвойных пород представляют собой собранные в продолжительные радиальные ряды, сильно вытянутые и лигнифицированные волокна, с поперечным сечением в форме прямоугольника или квадрата (сосна), или пяти-шестиугольника (лиственница). Толщина стенки и люмена (полости) постепенно изменяются от ранней древесины, к поздней (Яценко-Хмелевский, 1954).

Ранняя древесина (образующаяся в начале периода вегетации) легко различима – её основу составляют ажурные, крупные клетки, характерными чертами которых являются крайне большой просвет люмена, и очень тонкие клеточные стенки. Вполне очевидно, что подобная конструкция предназначена для активного транспорта питательных веществ и воды. С наступлением неблагоприятных условий, и завершением периода вегетации, камбий начинает продуцировать клетки, диаметрально противоположные как по назначению, так и по соотношению клеточная стенка/просвет люмена. Такая древесина получила название поздней, и её основная роль – обеспечение прочности и формирование механического каркаса.

Приступив к изучению радиальных размеров трахеид различных пород, исследователи установили: эти показатели индивидуальны для каждого вида растительных организмов. Подобная вариативность связана, скорее всего, с процессами приспособления для конкретных условий окружающей среды. Таким образом, имеет смысл описать размерные характеристики для нескольких видов хвойных деревьев отдельно. Трахеиды сосны в радиальном сечении имеют размеры в 40 мкм для ранней древесины, 20 мкм для поздней; тангенциальные размеры – 30 мкм, длина трахеида 3 мм. Лиственница демонстрирует более широкий разброс аналогичных показателей – радиальное сечение выявляет размеры ранних трахеидов в 52 мкм, поздние ограничиваются 22 мкм; тангенциальные показатели аналогичны сосне – 30 мкм; длина трахеида 2,6 мм.

Проведение питательных веществ и водных растворов осуществляется при участии окаймлённых пор, расположенных на стенках и кончиках ранних трахеидов, что отличает их от поздних собратьев, которые так же могут иметь поры на тангенциальных стенках клеток. Размеры пор в значительной степени разнятся от вида к виду.

Кроме размеров, поры также имеют механизм блокирования проникновения жидкостей – в этом участвует мембрана, отклонение которой регулирует водоток. Это утверждение является справедливым только для живой древесины. Исследования ядра и заболони сухостоев не выявили существенных различий в положении мембранны (Чавчадзе, 1979).

Помимо омертвевшей ксилемы, хвойные так же содержат паренхиму, которая расположена в осевой древесинной паренхиме, сердцевинных лучах, и смоляных ходах. Процент данного типа клеток – 8-10%. Сердцевинная паренхима состоит из одного ряда клеток в поперечном сечении, и нескольких рядов в радиальном. Наиболее высокоорганизованные хвойные отличаются сложным строением сердцевинных лучей, их более примитивные представители довольствуются более простым, однородным составом

В растущем дереве сердцевинные лучи помимо хранения запасных питательных веществ во время периода покоя, так же проводят питательные растворы (Чавчадзе, 1979).

Система транспорта смолы по стволу дерева разделена на два типа ходов – горизонтальные, и вертикальные. Горизонтальные смоляные ходы заложены по большей части в сердцевинных лучах, и имеют наиболее простое строение: ряд выстилающего эпителия, и ряд омертвевших клеток. Вертикальные ходы отличаются более сложным строением, включающим в себя так же слой паренхимы, облегающей Смолоносная система хвойных состоит из пересекающихся горизонтальных и вертикальных ходов, которые несколько отличаются по своему строению. У вертикальных смоляных ходов внутренний слой представляет собой клетки эпителия, выделяющие смолу. За этими клетками, выстилающими полость хода, следует слой пустых мертвых клеток, а снаружи находится слой живых клеток сопровождающей паренхимы. Горизонтальные же смоляные ходы проходят преимущественно в сердцевинных лучах, и поэтому состоят только из клеток эпителия и слоя мертвых клеток. Клетки эпителия имеют тонкие оболочки и напоминают пузыри, вдающиеся в канал хода. Если ход заполнен смолой, выстилающие клетки вследствие большого давления становятся плоскими и прижимаются к стенкам канала (Чавчадзе, 1979).

Размеры полостей вертикального и горизонтальных ходов в тангенциальном направлении несколько варьируют, и составляют примерно четыре трахеида в вертикальном варианте, и в среднем в 3 раза меньше в горизонтальном, что связано с наличием в последнем более мелких эпителиальных клеток. Древесина хвойных пород (за исключением сосны и тиса) содержит очень небольшое количество осевой паренхимы, представленной одиночными клетками, или сильно растянутых вдоль оси ствола тяжей паренхимных клеток. На продольных разрезах клеток древесинной паренхимы видна их правильная прямоугольная форма, а также длина, которая составляет 3-4 ширины.

Рост годичного кольца обеспечивают периклинальные деления клеток камбиональной зоны, а также их последующая дифференцировка. Скорость роста находится в прямой зависимости от количества клеток в камбиональной зоне и скорости их деления. Хвойные породы во время сезонного роста годичного кольца демонстрируют значительное изменение численности клеток камбиональной зоны, причем изменение численности имеет общую, характерную для всех видов динамику (Kutsch et al., 1975; Ваганов и др., 1985; В состояния покоя численность клеток камбиональной зоны находится на минимуме, и составляет обычно 2-4 ряда клеток. После активации камбия в начале вегетационного периода, количество камбиональных клеток резко увеличивается, в связи с чем растет и размер самой камбиональной зоны. Если условия достаточно благоприятные, увеличившееся количество клеток может сохраняться достаточно продолжительное время, за которое и формируется основное количество трахеид. После ухудшения условий, или в конце вегетационного периода, размеры камбиональной зоны (следовательно, и количество клеток в ней) постепенно возвращается к исходным показаниям.

Помимо образования новых трахеид, весомую часть процесса роста годичного кольца так же составляет этап растяжения клеток. Путём осмоса вакуоль насыщается водой, и увеличивается в размерах, в результате чего нарастает тургорное давление протопласта на клеточную стенку. Под влиянием вырабатываемого растущими клетками ауксина, индуцируется активный выход ионов H^+ из цитоплазмы в апопласт, что приводит к размягчению клеточной стенки, и повышению её пластичности. Параллельно с этим процессом, путем экзоцитоза, из протопласта поступают фрагменты микрофибрил целлюлозы, гемицеллюлоз, пектиновых веществ, а также структурных белков, из которых впоследствии формируется многослойная вторичная клеточная стенка. Под конец фазы растяжения клеточные стенки укрепляются благодаря лигнификации. Первичная же клеточная стенка формируется в процессе деления, и сохраняется на протяжении всего времени

роста клетки. Вторичная клеточная стенка формируется с внутренней стороны от первичной, и связана с окончанием роста и дифференцировкой клеток растения. В конце фазы растяжения усиливается лигнификация клеточных стенок, что ещё больше снижает ее упругость и проницаемость, начинают накапливаться ингибиторы роста, повышается активность оксидазы ИУК, снижающей содержание ауксина в клетке (Чавчадзе, 1979).

1.2 Основные принципы дендрохронологии

В связи с тем, что основные принципы дендрохронологии, по сути, заимствованы из общей экологии, правильнее будет рассматривать ее в качестве обособленной дисциплины экологического профиля, в частности, раздела "Биоиндикация", выделившийся в отдельную научную дисциплину в связи со способностью почти всех деревьев и некоторых кустарников формировать годичные слои прироста древесины, и возможности производить абсолютную и относительную датировку этих регистрирующих структур. Ниже представлены основные принципы, которым следует дендрохронология:

Закон лимитирующих факторов: рост древесных растений ограничен внешним или внутренним фактором, находящимся в минимуме. В случае перехода этого фактора в разряд оптимальных, скорость роста начнёт расти до тех пор, пока какой-либо иной фактор не станет лимитирующей для неё. Согласно этому закону, для дендрохронологического анализа наиболее пригодны те деревья, на прирост которых оказывает влияние тот или иной лимитирующий фактор, в предельном случае - только один;

Принцип отбора районов и местообитаний: в процессе проведения дендрохронологических изысканий, образцы древесины необходимо собирать с деревьев, произрастающих в очевидно неблагоприятных или даже экстремальных климатических условиях, где лимитирующие факторы раскрываются наиболее полно;

Принцип чувствительности: в благоприятных для роста деревьев районах и местообитаниях формируются широкие годичные кольца. В связи с этим, у таких деревьев хорошо выражены изменения прироста с возрастом, а величина прироста между соседними годами колеблется в незначительных пределах. Подобная последовательность называется «благодушной», получение информации дендрохронологического толка с неё затруднено. В неблагоприятных для произрастания деревьев условиях кольца прироста узкие, их ширина значительно колеблется от года к году, возрастная кривая роста выражена весьма слабо, так же часто наблюдается выпадение колец. Такие серии колец принято называть «чувствительными». Они свидетельствуют о том, что на рост деревьев большое влияние оказывают факторы внешней среды;

Принцип перекрестного датирования: деревья, произрастающие в пределах схожего в климатическом отношении района, величиной прироста сходно реагируют на изменения лимитирующих климатических факторов. В благоприятные по климатическим условиям годы у большей части деревьев формируются широкие кольца, а в неблагоприятные - узкие. В связи с этим у таких деревьев наблюдается синхронная изменчивость величины прироста во времени. Особое внимание следует уделять узким кольцам, так как прирост в наибольшей степени лимитируется тем или иным климатическим фактором. Метод перекрестного датирования позволяет выявлять местонахождение ложных и выпавших колец и производить абсолютную и относительную датировку каждого кольца с точностью до года у сравниваемых индивидуальных древесно-кольцевых хронологий, а также продлевать хронологии далеко вглубь веков на основе использования древесины давно отмерших деревьев;

Принцип повторности: использование информации с некоторого числа модельных деревьев (чем больше, тем лучше), является фундаментальным условием достоверной датировки колец, построения надежных древесно-

кольцевых хронологий и производства более точной реконструкции условий среды в настоящем и будущем;

Принцип **униформизма** (актуализма): физические и биологические процессы, обусловливающие изменения в росте дерева под воздействием факторов окружающей среды в настоящее время, вызывали подобные же изменения в прошлом. Этот принцип является обоснованием широкого использования древесно-кольцевых хронологий для реконструкции прошлых условий окружающей среды (Myglan, 2012)

Достоинства дендрохронологических методов:

- Высокая разрешающая способность древесно-кольцевых хронологий (год и сезон года) (Современная наука..., 2015);
- Возможность абсолютной и относительной датировки времени формирования годичных колец, как у живых, так и давно отмерших деревьев (Жарников, 2012);
- Возможность получения длительных и непрерывных хронологий (сотни и тысячи лет) (Сердобов, 2012; Myglan, 2012);
- Возможность выявлять колебания различной длительности в изменчивости различных характеристик прироста деревьев и определяющих прирост факторов внешней среды;
- Возможность получения информации для огромных территорий суши, где растут или росли в прошлом древесные растения (Жарников, 2012).

Недостатки дендрохронологических методов:

- Невозможность выявления колебаний и трендов в хронологиях, длительность которых превышает возраст использованных деревьев (Кайрюкштис, Галазий 1986);
- Сильная зависимость числа исследуемых деревьев на точность датировки годичных колец и надежность реконструкции параметров внешней среды;

- Различия в реакции прироста дерева на одни и те же факторы внешней среды и в случае резкого и быстрого изменения климатических и почвенно-грунтовых условий;
- Сходная реакция прироста древесины на различные факторы среды.

Процесс дендрохронологических исследований включает в себя ряд последовательных действий: в первую очередь необходимо выбрать объект исследования и отобрать древесину, затем подготовить образцы для анализа, а после провести саму датировку и измерение характеристик древесных колец.

На объекты исследования могут оказывать влияние несколько факторов окружающей среды и воздействий (Николаев, 2011).

1.3 Примеры воздействий

В связи с прикрепленным образом жизни, все растения в общем, и древесные виды в частности, переносят неблагоприятные воздействия исключительно за счет своих физиологических резервов и возможностей. В результате воздействия разнообразных факторов естественного и искусственного происхождения, в древесине откладываются патологические структуры, включающие в себя в том числе и характерные ряды колец, визуально различимые при проведении первичной датировки. Ниже перечислены примеры воздействий, способные оставить в древесине отклик, иначе именуемый «реперной точкой», относительно которой в дальнейшем возможно проведение относительной, или даже абсолютной датировки.

Температурное воздействие (рис. 1), под которым понимают в большинстве случаев низовые пожары, приводящие к нагревам ствола дерева, что вызывает гибель камбиальных клеток и клеток формирующегося кольца текущего года. На спилах деревьев эти пожарные отметины хорошо визуально различимы, что позволяет проводить датировку каждого пожара и получать

хронологию интенсивности возникновения пожаров на исследуемой территории (Евдокименко, 2011).

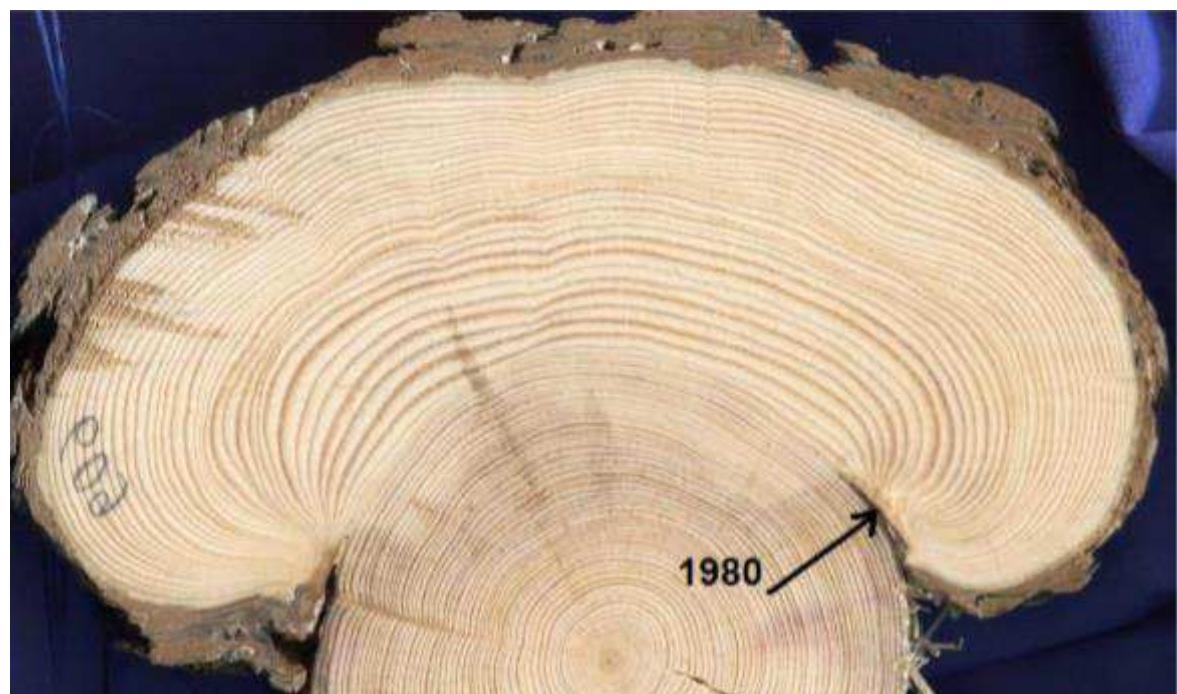


Рисунок 1 – Огневое поражение в стволе дерева, датируемое 1980 годом
(Тишин, 2011)

Прямое механическое воздействие, которое обычно оползнем, камнепадом, или лавиной. Уничтожает камбиальные клетки, и значительным образом деформирует клетки формирующегося кольца. Аналогично пожарным отметинам, данное воздействие легко распознается, и позволяет получать точную дату подобного события.

Радиационное воздействие, напрямую связанное с развитием атомной энергетики в последние десятилетия. При длительном или высокомощном облучении, в древесине возникают анатомические нарушения структуры годичных колец, связанные с гибелью инициалей и изменением режима делений инициалей и ксилемных материнских клеток.

Безусловно, есть масса и других воздействий, влияние которых носит косвенный характер. Не менее важны так же характеристики географическое

расположение, почвенно-грунтовые показатели, увлажненность почвы и воздуха, а также некоторые другие (Силкин, 2011).

1.4 Методические рекомендации по выбору объекта исследования

Выбор пробных площадок для дендрохронологических изысканий необходимо проводить, опираясь на знание особенностей лесных массивов исследуемого региона. Необходимо помнить, что наиболее чувствительными к изменениям климата являются высокоширотные и горные экосистемы, где влияние лимитирующего фактора проявляется во всей силе (Тишин, 2011):

1. Выбираются участки леса естественного или искусственного происхождения, находящиеся на водоразделах рек.
2. Повышенное внимание уделяется лесорастительным условиям участка. У сосны обыкновенной отбор модельных деревьев проводится с привязкой к типам местообитаний: сухие, свежие и заболоченные.
3. Выбор модельных деревьев на конкретных участках осуществляется по общепринятой методике (Шиятов и др., 2000).
4. Отбираются лишь такие модельные деревья, на прирост которых не климатические факторы оказывают наименьшее влияние. Не должны рассматриваться деревья на тех участках где: (а) значительно выражено влияние фитоценотических факторов, (б) происходили существенные изменения почвенно-грунтовых условий.
5. Предпочтение отдается старовозрастным деревьям, для того чтобы получить более длительные древесно-кольцевые хронологии (Тишин, 2011).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Климатическое и географическое описание района исследований

Минусинская котловина — это обширная межгорная впадина, расположенная в горах Южной Сибири, между Кузнецким Алатау, Западным Саяном и Восточным Саяном. Общая площадь котловины составляет 19 000 км², максимальная длина — 210 км, ширина — 100 км. Рельеф — от слaboхолмистого до среднегорного; по долинам крупных рек: Енисея, Абакана, Тубы — равнинный. Высоты от 240 до 600—700 м над уровнем моря. Отрогами Восточного Саяна и Кузнецкого Алатау Минусинская котловина разделяется на достаточно чётко обособленные части: Чулымо-Енисейскую котловину на севере, Сыдо-Ербинскую в центре, и собственно Минусинскую (Абакано-Минусинскую или Хакасско-Минусинскую) на юге, которая является одним из важнейших сельскохозяйственных районов Южной Сибири (Поликарпов, 1986).

Климатологи относят данный регион к Алтае-Саянской климатической области умеренного пояса с умеренно холодным континентальным климатом, который гораздо ярче проявляется в самой котловине, нежели в горных областях (Алисов, 1956). Климат описывается как резко-континентальный, засушливый, на востоке — более влажный; средняя температура января находится у отметки —18°, июля до +21,1° (рис. 2); вегетационный период составляет около 160 дней; осадков в центральной части котловины в среднем 300 мм в год (рис. 3). Много озёр, включая солёные (Шира и др.).



Рисунок 2 – График средних температур Минусинской котловины в течении года



Рисунок 3 – График, демонстрирующий распределение осадков в течении года

Отличительными чертами этого района так же являются внутренконтинентальное, близкое к центральному расположение на материке, высокая разнородность рельефа, и относительная однородность радиационного режима. Немалую роль в климате района исследований так же сыграли горные хребты, окружающие Минусинскую котловину, в особенности Кузнецкий Алатау, субширотное направление хребта которого носит определяющий характер в климате данного региона.

2.2 Объекты и методы

В качестве объектов для построения древесно-кольцевой хронологии использовались керны сосны обыкновенной (*Pinus Sylvestris* L., 1753), собранные с модельных деревьев на тестовых площадках Минусинской котловины.

Pinus Sylvestris L. принадлежит к семейству Pinaceae, класса Pinopsida, отдела Pinophyta, и представляет собой вечнозелёное, хвойное дерево высотой 25—40 м и диаметром ствола 0,5—1,2 м. Этот вид отлично приспособлен для экологических и климатических условий Минусинской котловины — это светолюбивый и быстрорастущий ксерофит, способный сохранять жизнедеятельность более 500 лет, очень неприхотливый к грунту и почве, что позволяет ей одной из первых захватывать новые районы для местообитания, и создавать на них устойчивые и долговечные лесные экосистемы, обходя по жизнестойкости такие породы как ель, пихта, и кедр. (Коропачинский, 1975; Коропачинский, Встовская, 2002)

Несмотря на то, что область обитания сосны в вертикальной плоскости ограничена приблизительно 1600 м над уровнем моря, и то, что она плохо переносит условия резко континентального климата, данная порода относительно хорошо чувствует себя в Минусинской котловине, занимая широкие площади в районах с годовой амплитудой среднемесячных температур не выше 40°C, (Поликарпов, Чебакова, и др., 1986) а также в районах, соответствующих климатическим поясам с гидротермическим коэффициентом 1.0-1.6, с количеством осадков не менее 350-450 мм в год, и сумме активных температур не менее 1200°C. В районе исследования именно сосна является самым стабильным видом-эдификатором, образуя чистые сосновки на песчаных или болотистых почвах, которые не в силах освоить иные виды деревьев. Ещё одной немаловажной отличительной чертой сосны является отличная устойчивость к низкой влажности воздуха, благодаря чему

сосна занимает обширные степные территории, гораздо легче перенося засушливые годы, в сравнении с другими породами.

Исходя из задач, в качестве тестовых полигонов были выбраны три участка типичного соснового леса, отличающихся некоторыми экологическими факторами.

Все тестовые полигоны – сосняки, с минимальными включениями берёз, однако экологические условия несколько отличаются. Так, ММ, расположенный близ села Малая Минуса (рисунки 3 и 4), представляет собой типичную светлохвойную тайгу, в которой практически исключено предполагаемое влияние крупного водоёма, что противопоставляет его полигону ЧМ (рисунки 6 и 7), который расположен на берегу одной из крупнейших рек Сибири – Енисее. В то же время полигон ММ(О) (рисунки 3 и 5) находится в непосредственной близости к полигону ММ, однако, в отличие от ММ 1, расположен прямо на границе леса, что исключает влияние конкуренции за свет.

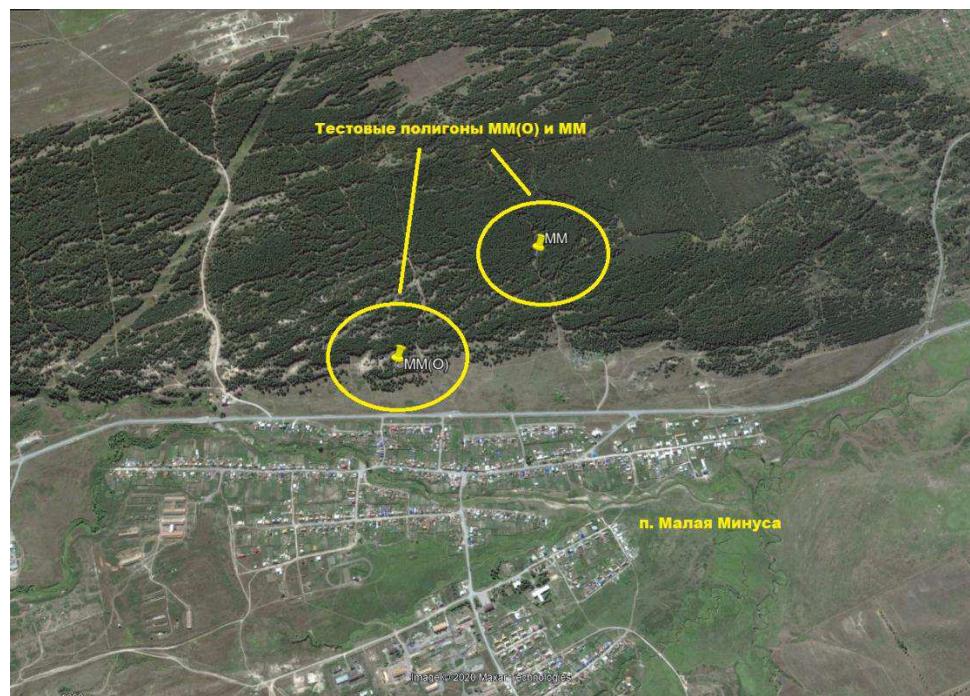


Рисунок 3 – Спутниковый снимок местоположения тестовых полигонов ММ1 и ММ(О), расположенного вблизи села Малая Минуса, координаты 53°43'15.39"С, 91°46'28.07"В, масштаб 1:100000



Рисунок 4 –Экспозиция тестового полигона ММ, Инский бор (фото автора)



Рисунок 5 –Экспозиция тестового полигона ММ (О), участок Инского бора, расположенного близи села Малая Минуса, координаты 53°43'17.95"C, 91°46'34.18"B (фото автора)

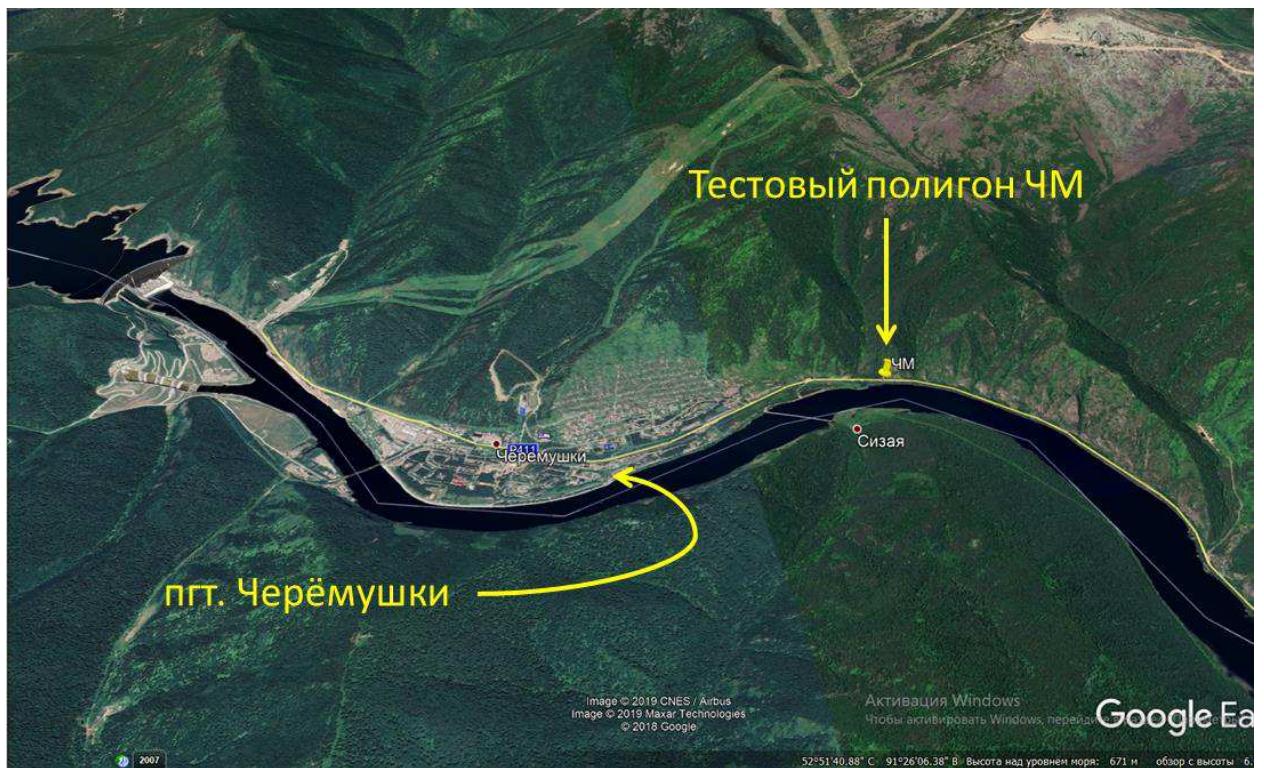


Рисунок 6 – Спутниковый снимок местоположения тестового полигона ЧМ, расположенного вблизи Саяно-Шушенской ГЭС, координаты $52^{\circ}52'42.38''\text{C}$, $91^{\circ}25'3.84''\text{B}$, масштаб 1:100000

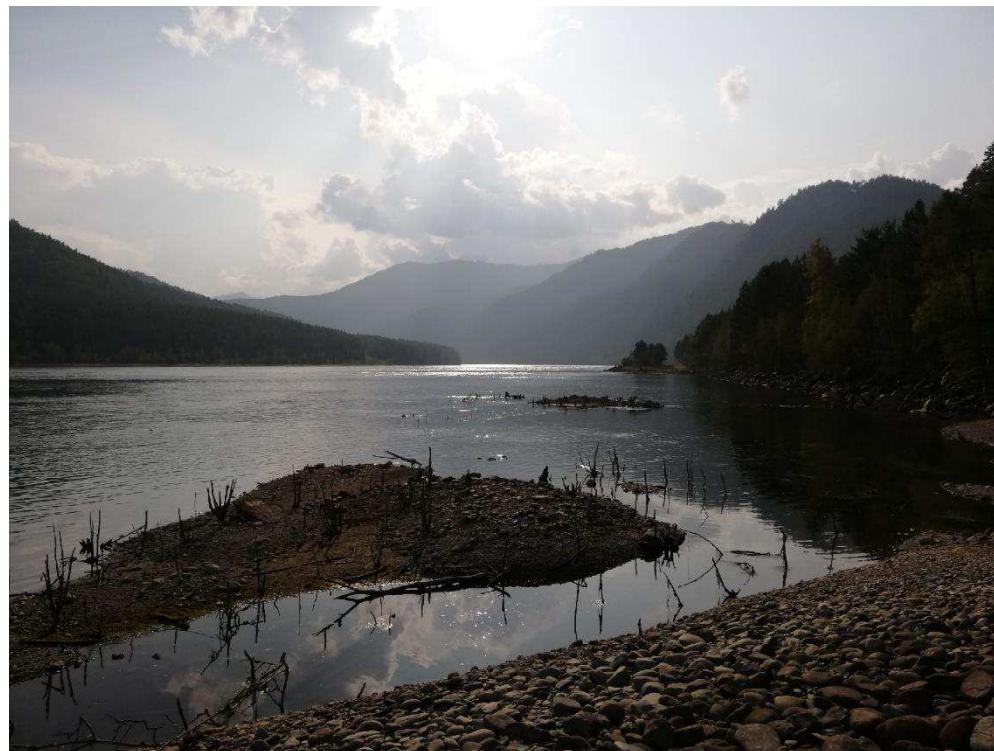


Рисунок 7 – Экспозиция тестового полигона ЧМ (фото автора)

Получение кернов при помощи возрастного бура

Инструментом для получения кернов использовали возрастной бур шведской компании «Haglof» (рис. 8).



Рисунок 8 – Возрастной бурав («Haglof», Швеция) 1 – режущая кромка бура, 2 – возрастной бурав в готовом к работе состоянии, 3 – ручка-пенал, 4 – экстрактор, 5 – сверло

Непосредственно перед бурением, дерево тщательно осматривалось на наличие повреждений естественного или искусственного происхождения, таких как гнилостей, подсушин от пожаров, зарубок, следов массивного повреждения насекомыми. В случае удовлетворительного качества исследуемого объекта, на поверхности ствола выбирали место для бурения, которое аккуратно зачищали ножом (при необходимости, топором) –

удалялись верхние слои коры, которые являются помехой для процесса получения образца. Бурение производили на высоте приблизительно 1,3 метра, выбор конкретной высоты в данных рамках зависел от удобства исследователя.

После того, как бур достигал сердцевины, готовый керн извлекали из полости бура при помощи экстрактора (рис. 9), осматривали на наличие повреждений, и в случае их отсутствия, немедленно упаковывался в бумажный конверт, свернутый из офисной бумаги формата А4, на который наносили маркировка, отражающую место сбора, номер модельного дерева, дату, и иные пометки, которые в будущем помогут идентифицировать образец (рис. 10). При наличии повреждений керна, полученных в момент изъятия (сломы, выкрашивание отдельных колец), на место повреждения при помощи простого графитного карандаша наносились пометки, на основании которых в дальнейшем производилась реконструкция керна. С каждого дерева получали один керн, при необходимости (полное раскрошение образца, попадание в сучки или гниль) проводили повторное бурение.



Рисунок 9 – Свежесобранный керн на экстракторе (фото автора)



Рисунок 10 – Керн и конверт, с промаркованной датой сбора, и кодом тестового полигона (фото автора)

С каждого тестового полигона было собрано как минимум 15 кернов, общим количеством с трех полигонов в 45 штук, а также некоторое количество запасного материала, который предполагалось использовать как тренировочные образцы для получения навыков закрепления и подрезания керна на подложках.

Подготовка кернов

Дальнейшим шагом в приготовлении керна к исследованию является закрепление его на подложке – деревянной рейке с прямоугольным сечением, и с углублением вдоль одной плоскости глубиной 1 мм, и шириной 4 мм, в который вкладывается, и приклеивается керн (рис. 11).

Процесс подклейивания в целом производили согласно методическим пособиям, с некоторыми модификациями: отказались от выдерживания керна в теплой воде с целью его выпрямления, поскольку в связи с механическими характеристиками древесины на исследуемом участке, создавалась серьезная опасность утери керна вследствие раскрошения. Вместо этого шага увеличение контрастности достигали путём тщательной обработки уже готового образца мелкой наждачной бумагой.

Кроме этого, в связи с нехваткой готовых подложек, было решено изготовить их самостоятельно. Для изготовления самодельных подложек применялись тонкие деревянные рейки квадратного сечения, у которых при помощи ножа и напильника зачищалась одна угловая грань. Рейки склеивались таким образом, чтобы отсутствующие углы образовывали углубление, в которое в дальнейшем приклеивался собственно керн при помощи клея ПВА (рис. 11). Самодельные подложки склеивались kleem «Момент». Вся конструкция туго обматывалась малярным скотчем, и сохла в течении суток.



Рисунок 11 – Подложки собственного производства (слева), и подложки, изготовленные в Институте Леса имени В.Н. Сукачева СО РАН (справа) (фото автора)

После высыхания подложки с приклейными кернами закреплялись в тисках, с поверхности образцов удалялся малярный скотч, производился визуальный осмотр на наличие повреждений, искривлений, и прочих дефектов, способных оказать значимое влияние на конечный результат исследования. Последующий контроль не выявил серьёзных изъянов, что позволило перейти к процессу подрезания кернов – удаления приблизительно трети верхней части плоскости керна, для получения контрастной картинки годовых колец.

Непосредственно перед зачисткой подрезаемая часть керна смачивали теплой водой, для размягчения древесины - это позволяло добиться максимально плавного хода лезвия, что, в свою очередь, значительно повышало качество получаемого образца. Подрезка производилась при помощи одноразовых медицинских лезвий № 21 и № 24 фирмы Swann-Morton/Paragon, по направлению к центру ствола. После удаления необходимого количества древесины с боковой части керна, полученная в результате плоскость тщательно зашлифовали наждачной бумагой с самой мелкой зернистостью, после чего в керн аккуратно втирали небольшое количество белого зубного порошка или меловой пыли (Фильрозе, Гладушко, 1986). Применение этих веществ значительно повысило контрастность, и позволило выявить даже самые узкие кольца толщиной в несколько рядов клеток.

Измерение ширины годичных колец

Классическая методика построения древесно-кольцевой хронологии использует специализированный программно-аппаратный комплекс «LINTAB-5» (ИЛ СО РАН), состоящего из предметного столика на санных салазках, закрепленного над ним бинокулярного микроскопа, а также персонального компьютера с установленным специализированным программным обеспечением «TsapWin».

Однако, в связи с карантинными мерами 2020 года, доступ к комплексу LINTAB-5 был закрыт. Был использован альтернативный метод, в котором первоначальной операцией было сканирование керна при помощи МФУ со встроенным планшетным сканером фирмы HP, модели LaserJet MFP 135r, с разрешающей способностью сканирования 600x600 точек на дюйм. Данный приём используется в дендрохронологии наряду с «LINTAB-5», и кроме того, возможность его применения и сопутствующего ему программного обеспечения освещена в методической статье (Марченко, 2008). В случае

использования сканера возрастают требования к качеству камеральной обработки керна, но точность получаемых данных остается на необходимом уровне (Марченко, 2016). Процесс получения информации о ширине годичных колец с керна при использовании планшетного сканера достаточно тривиален – керны, полученные с одной тестовой площади (10-15 штук), помещались на сканирующую плоскость поперек луча сканера, в настройках выбиралось разрешение сканирования 600x600 dpi, изображение сохранялось в формате BMP (рисунок 12).



Рисунок 12 – Изображение группы кернов с пробной площади «ММ», полученное при помощи планшетного сканера HP Laser MFP 135r

Дальнейшим шагом в технологической цепочке являлось собственно измерение ширины годичного кольца непосредственно с полученного изображения. Для решения этой задачи была использована триал-версия специализированной программы «CooRecorder» версии 9.4 (рис. 13), представляющая собой программный дигитайзер со множеством узкоспециализированных функций. Триал версия данного ПО имеет ряд ограничений: невозможность сохранять хронологию длительностью свыше 80 календарных лет, невозможность ручной калибровки по dpi, ограничение по времени использования в 30 календарных дней с момента первого запуска программы. Тем не менее, функционала даже пробной версии CooRecorder 9.4 достаточно для решения задач и достижения целей, установленных в данной работе.

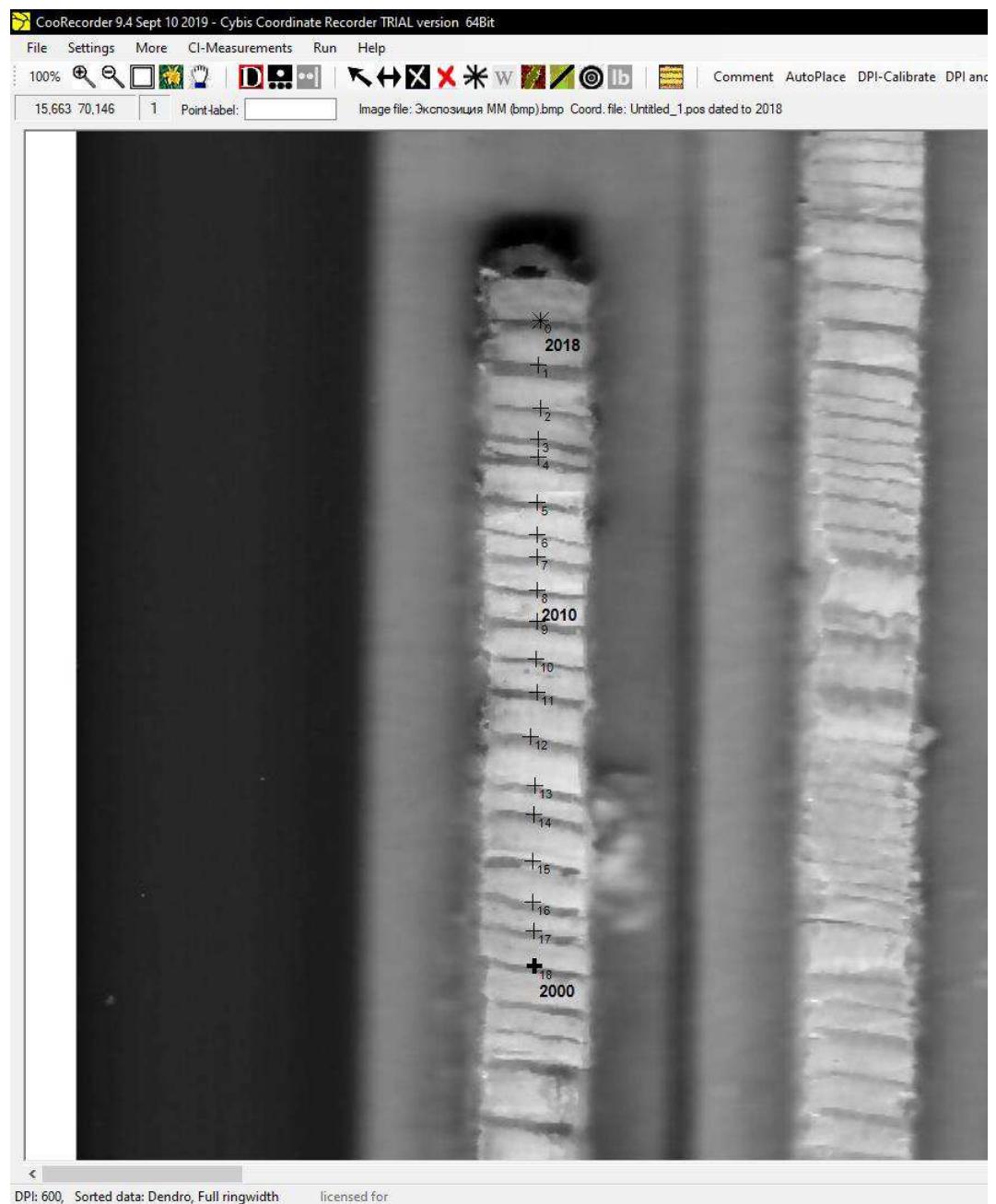


Рисунок 13 – Измерение ширины годичных колец посредством программного дигитайзера CooRecorder v9.4

Получение данных средствами пакета программ DPL00

После проведения измерений полученные файлы конвертировали из расширения .pos в расширение .rwl с использованием триал-версии программы CDendro, входящей в пакет программы CooRecorder. Необходимость конвертирования объясняется дальнейшим применением программного

пакета DPL00 (Holmes, 1983, 1998), представляющий собой комплект программ, специально разработанных для проведения дендрохронологических исследований практически любой направленности.

Применены следующие программы из пакета DPL00:

1. Программа TsapX, позволяет обнаружить и вручную исключить ошибки, произвести относительную и абсолютную датировку хронологий относительно друг друга, построить мастер-хронологию.
2. Программа COFECHA12K производит автоматический контроль качества исправленных оператором хронологий, указывает на предполагаемые ошибки в них.
3. Программа ARSTAN исключает влияние возрастного тренда на конечные данные и получаемый результат.
4. Программы FMT и YUX, производят автоматический сбор данных в ряды и колонки, а также формирует и преобразует массивы данных в формат, который в дальнейшем позволит применить пакет программ Microsoft Office.

Статистическая обработка данных

Данные, полученные при помощи пакета программ DPL00, обрабатывали статистически: вычислялись средние по возрасту и ШГК для каждой пробной площади, устанавливалась ошибка среднего для ШГК, вычислялись минимальные и максимальные значения возраста на каждой пробной площадке. Связи хронологий между собой определялись путём проведения регрессионного анализа. Проводили перекрестное визуальное сравнение хронологий.

Из текста выпускной квалификационной работы изъяты страницы 38-46, а также 60-72 как результаты интеллектуальной деятельности, которые имеют потенциальную коммерческую научную ценность в силу неизвестности их третьим лицам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Собран и обработан согласно методическим требованиям 41 керн сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей на территории Минусинской котловины. Модельные деревья произрастили в различных климатологических условиях, и относятся к 5 возрастным классам (II-VI).
2. Проведена подготовка кернов, позволившая проводить дендрохронологические исследования с применением программно-аппаратных комплексов. Показана возможность использования планшетного сканера с разрешением 600x600 для получения данных.
3. В результате применения программного пакета DPL00 удалось провести относительную и абсолютную датировки, устраниТЬ возникшие в процессе датировок ошибки, исключить влияние возрастного тренда, сформировать массивы данных.
4. Установлено сходство физиологической реакции на спектр условий окружающей среды деревьев, имеющих сходный возраст, вне зависимости от пробной площади. Не обнаружено значительного сходства между сильно различимися по возрасту деревьями, даже в случае произрастания на одной тестовой площади.
5. В кернах сосны, возраст которых превышал 50 лет, установлено наличие парных реперных колец, датированных 2014-2015 годами, по которым возможно проведение относительной и абсолютной датировки.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ:

1. Агафонов, Л. И. Изменение климата прошлого столетия и радиальный прирост сосны в степи Южного Урала / Л. И. Агафонов, В. В. Кукарских // Экология. – 2008. – № 3. – С. 173-180.
2. Алисов, Б. П. Климат СССР. – М. : Изд-во МГУ, 1956. – 128 с.
3. Андреев, С. Г. Радиальный прирост деревьев как индикатор длительных изменений гидрологического режима в бассейне озера Байкал / С. Г. Андреев, Е. А. Ваганов, М. М. Наурзбаев, А. К. Тулохонов // География и природные ресурсы. – 2001а. – № 4. – С. 49-54.
4. Андреев, С. Г. Регистрация годичными кольцами сосны многолетних колебаний атмосферных осадков, стока реки Селенги и уровня озера Байкал / С. Г. Андреев, Е. А. Ваганов, М. М. Наурзбаев, А. К. Тулохонов // Доклады Академии Наук. – 1999. – Т. 368. – № 3. – С. 400-403.
5. Андреев, С. Г. Региональные закономерности изменчивости прироста сосны в степной зоне Бурятии / С. Г. Андреев, А. К. Тулохонов, М. М. Наурзбаев // География и природные ресурсы. – 2001б. – № 1. – С. 73-78.
6. Бабушкина Е.А., Белокопытова Л.В. Камбиальная зона - основная мишень влияния внешних факторов на формирование годичных колец хвойных // Известия ВУЗов. Лесной журнал. 2015. №6 (348)
7. Бабушкина, Е. А. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев в зависимости от топоэкологических условий их произрастания / Е.А. Бабушкина [и др.] // – Красноярск, 2010. - №3 - С. 159-166.
8. Ваганов, Е. А. Гистометрический анализ роста древесных растений / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин, И. В. Свидерская, Л. Г. Высоцкая. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1985. – 100 с.
9. Ваганов, Е. А. Дендрохронология элементного состава как перспективное направление биогеохимии / Е. А. Ваганов, А. М. Грачев, В. В.

Шишов, И. П. Панюшкина, С. У. Левитт, А. А. Кнорре, Е. П. Чебыкин, О. В. Меняйло // Доклады академии наук. – 2013. – Т. 453. – № 6. – С. 1-5

10. Галазий Г. И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика //Труды Ботанического института АН СССР. Серия геоботаника. – 1954. – Т. 9. – С. 210-329.

11. Герасимова, О.В. [и др.] Климатически обусловленная динамика радиального прироста кедра и пихты в горно-таежном поясе природного парка «Ергаки» / О.В. Герасимова [и др.] // Journal of Siberian Federal University. – Красноярск, 2010. - №3. – С. 18-29.

12. Гистометрический анализ роста древесных растений: монография / Е.А. Ваганов [и др.] ; отв. ред. И.А. Терсов ; Академия Наук СССР, Институт Биофизики. – Новосибирск, 1985. – 101с.

13. Гурский А. В., Каневская И. Б., Остапович Л. Ф. Основные итоги интродукции растений в Памирском ботаническом саду //Сталинабад: Изд-во АН ТаджССР. – 1953.

14. Дендрохронологический анализ природных процессов в криолитозоне (на примере Центральной Якутии) [Текст] : автореферат дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08 : защищена 28.10.2011 / А. Н. Николаев ; науч. конс. Е. А. Ваганов; Рос. акад. наук, Ин-т мерзлотоведения им. П. И. Мельникова. - Якутск, 2011. - 40 с. Булыгина, О.Н., Разуваев, В.Н., Александрова, Т.М.

15. Дмитриева Е. В. Опыт анализа влияния климата на прирост деревьев различных местообитаний на Карельском перешейке //Бот. журн. – 1959. – Т. 44. – №. 2. – С. 162-176.

16. Евдокименко, М. Д. Лесоэкологические последствия пожаров в светлохвойных лесах Забайкалья / М. Д. Евдокименко // Экология. – 2011. – № 3. – С. 191-196.

17. Залибеков, З. Г. Аридные земли мира и их динамика в условиях современного климатического потепления / З. Г. Залибеков // Аридные экосистемы. – 2011. – Т. 17. – № 1(46). – С. 5-13

18. Замоторин И. М. Относительная хронология Пазырыкских курганов //Советская археология. – 1959. – №. 1. – С. 21.
19. Заозерский С. Г. К методике ретроспективного выявления климатических условий путем исследования хода роста деревьев //Вопросы ирригации. Самарканд. – 1934. – №. 1. – С. 75.
20. Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. – Наука. Сиб. отд-ние, 1975.
21. Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск:«Гео», 707 с. – 2002.
22. Костин С. И. Повторяемость засух в Воронежской области (по данным анализа годичного прироста ясеня) //Записки Воронежского лесотехнического ин-та. – 1940. – Т. 19. – №. 1.
23. Ловелиус, Н.В., Ретеюм, А.Ю. Колебания роста лиственницы в редколесье северной тайги в самом северном лесном острове «Ары-Мас» / Н.В. Ловелиус, А.Ю. Ретеюм // Общество. Среда. Развитие (Terra Humana). – 2011. -№1. – С.239-243.
24. Магда, В. Н. Выделение климатического сигнала на увлажнение из древеснокольцевых хронологий в горных лесостепях Алтая-Саянского региона / В. Н. Магда, Й. Блок, О. Ч. Ойдупаа, Е. А. Ваганов // Лесоведение. – 2011. – № 1. – С. 28-37.
25. Магда, В. Н. Климатический отклик прироста деревьев в горных лесостепях Алтая - Саянского региона / В. Н. Магда, Е. А. Ваганов // Изв. РАН. Серия географич. – 2006. – № 5. – С. 92-100.
26. Малышева, Н. В. Изучение ленточных боров Алтайского края методами дендрохронологии и дистанционного зондирования / Н. В. Малышева, Е. В. Рыгалов, Т. Г. Плуталова // Известия Алтайского государственного университета. – 2013. – Т. 1. – № 3(79). – С. 134-137.
27. Малышева, Н.В. [и др.] Изучение ленточных боров Алтайского края методами дендрохронологии и дистанционного зондирования / Н.В.

Малышева [и др.] // Известия Алтайского государственного университета. – 2013. - №3. – С. 134-137.

28. Марченко, С.И. Техника выполнения измерительных работ с использованием компьютера: учеб. пособие [Текст] / С.И. Марченко.- Брянск: БГИТА, 2008.- 20 с.

29. Мохов, И. И. Особенности формирования летней жары 2010 г. на европейской территории России в контексте общих изменений климата и его аномалий. Известия Российской академии наук / И. И. Мохов // Физика атмосферы и океана. – 2011. – Т. 47. – № 6. – С. 709-709.

30. Мыглан, В.С. [и др.] Построение древесно-кольцевой хронологии и реконструкция летней температуры воздуха юга Алтая за последние 1500 лет / В.С. Мыглан [и др.] // География и природные ресурсы. – 2012. - №3. - С. 22–30.

31. Назаров, А.Н., Мыглан, В.С. Перспективы построения 6000-летней хронологии по сосне сибирской для территории Центрального Алтая. / А.Н. Назаров и В.С Мыглан // Journal of Siberian Federal University. – Красноярск, 2012. - №5. – С. 70-88.

32. Марченко С. И., Балухта Л. П. Особенности измерения радиальных приростов древесины с использованием компьютерных технологий //Актуальные проблемы лесного комплекса. – 2016. – №. 46.

33. Поликарпов Н. П. Климат и горные леса Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986.

34. Рудаков В. Е. Метод изучения влияния колебаний климата на толщину годичных колец деревьев //ՀԱՅՈՒԹ ԳՎ ԶԵԿՈՎՈՅՆԵՐ. – 1951. – Т. 13. – №. 3. – С. 75-80.

35. Рудаков В. Е. Метод обработки годичных колец деревьев для выявления влияния колебаний климата на их толщину //Докл. АН СССР. – 1952. – Т. 84. – №. 1. – С. 169-171.

36. Рудаков В. Е. О методике изучения влияния колебаний климата на ширину годичных колец деревьев //Ботан. журн. – 1958. – Т. 43. – №. 12. – С. 1709-1712.
37. Рыгалова, Н. В. Пространственно-временная изменчивость климатического сигнала древесно-кольцевых хронологий ленточных и Приобских боров / Н. В. Рыгалова, Н. И. Быков // Журнал СФУ. Биология. – 2015. – Т. 8. – №. 4. – С. 394-409.
38. Рыгалова, Н.В. Изучение локальных особенностей радиального прироста сосны обыкновенной Касмалинского и Барнаульского ленточных боров методом пунктирной трансекты / Н.В. Рыгалова // Известия Алтайского государственного университета. – 2014. - №1. – С.78-83.
39. Связь дендрохронологии с крупными биосферными явлениями (на примере изменений ширины годичных древесных колец хвойных растений после извержений вулканов) [Электронный ресурс]: VIP-studio – Журнал «Современная наука» / Серия «Естественные и Технические науки» - 2015, №07-08. – Режим доступа: <http://www.vipstd.ru/nauteh/index.php/ru/>
40. Сердобов, В.Н. Построение длительной древесно-кольцевой хронологии для Алтае-Саянского региона / В.Н. Сердобов // Журнал Сибирского Федерального Университета. – Красноярск, 2012. - № 2. - С. 138-141.
41. Силкин П. П., Екимова Н. В. Теоретическая оценка влияния содержания кальция в клеточных стенках годичных колец хвойных на результаты рентгеновской денситометрии //Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2012. – №. 3.
42. Силкин, П.П. Методы многопараметрического анализа годичных колец хвойных: монография / П.П. Силкин. – Красноярск: СФУ, 2010. - 335с.
43. Силкин, П.П. Многопараметрический анализ структуры годичных колец в дендроэкологических исследованиях: дис. ...д-ра биол. наук : 03.00.02 / Силкин Павел Павлович. - Красноярск, 2009. - 506с.

44. Скомаркова, М.В. [и др.] Климатическая обусловленность радиального прироста хвойных и лиственных пород деревьев в подзоне средней тайги Центральной Сибири. / М.В. Скомаркова [и др.] // География и природные ресурсы. – Новосибирск, 2009. - №2. – С. 80-85.
45. Судьев Н. Г., Новиков Б. Н., Рожий Л. Н. Лесохозяйственный справочник для лесозаготовителя. 2-е изд., перераб. и доп //М.: Лесная промышленность. – 1989.
46. Тишин, Д. В. Дендроэкология (методика древесно-кольцевого анализа): учебно-методическое пособие / Д.В. Тишин. – Казань: Казанский университет, 2011. – 33 с.
47. Тольский А. П. К вопросу о влиянии метеорологических условий на развитие сосны в Бузулукском бору //Труды по лесному опытному делу в России. – 1913. – Т. 10. – №. 47.
48. Тольский А. П. К вопросу о влиянии температуры и осадков на прирост сосны в толщину //Лесной журнал. – 1904. – №. 5. – С. 858.
49. Тольский А. П. К вопросу о выявлении колебаний климата по анализам хода роста деревьев //Тр. по с.-х. метеорологии.-Вып. XXIV.-Л.: Ред.-изд. отдел ЦУЕГМЕ. – 1936. – С. 117-123.
50. Фильрозе Е. М., Гладушко Г. М. Способ проявления границ и структуры годичных слоев //Дендрохронология и дендроклиматология. – 1986. – С. 68-71.
51. Чавчавадзе, Е.С. Древесина хвойных / Е.С. Чавчавадзе // Ленинград: Наука, 1979. – 190 с.
52. Шиятов, С. Г. Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебнометодическое пособие / С. Г. Шиятов, Е. А. Ваганов, А. В. Кирдянов, В. Б. Круглов, В. С. Мазепа, М. М. Наурзбаев, Р. М. Хантемиров – Красноярск : КрасГУ, 2000. – 80 с.
53. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов // Москва: Наука, 1986. – 136 с.

54. Шмакин, А. Б. Динамика климатических экстремумов в Северной Евразии в конце XX века / А. Б. Шмакин, В. В. Попова // Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана. – 2006. – Т. 42. – № 2. – С. 157-166.
55. Яценко-Хмелевский, А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины / А.А. Яценко-Хмелевский // Москва: Изд-во АН СССР, 1954. – 337 с.
56. Balducci, L. Compensatory mechanisms mitigate the effect of warming and drought on wood formation / L. Balducci, H. E. Cuny, C. B. Rathgeber, A. Deslauriers, A. Giovannelli, S. Rossi // Plant, Cell & Environment. – 2016. – Vol. 39. – No. 6. – P. 1338-1352.
57. Bindi, M. The responses of agriculture in Europe to climate change / M. Bindi, J. E. Olesen // Regional Environmental Change. –2011. – Vol. 11. – No. 1. – P. 151-158
58. Booth, T.H. Assessing species climatic requirements beyond the realized niche: some lessons mainly from tree species distribution modeling / T. H. Booth // Climatic Change. – 2017. – Vol. 145. – No. 3-4. – P. 259-271.
59. Brehme K. Jahrringchronologische und-klimatologische Untersuchungen an Hochgebirgslärchen des Berchtesgadener Landes : дис. – Verlag nicht ermittelbar, 1951.
60. Davi N. K. Extension of drought records for central Asia using tree rings: westcentral Mongolia / N. K. Davi, G. C. Jacoby, A. E. Curtis, N. Baatarbileg // Journal of Climate. – 2006. – Vol. 19 – No. 2. – P. 288-299.
61. Dendroclimatology: Progress and Prospects / Eds. M. K. Hughes, H. F. Diaz, T. W. Swetnam. – Springer Verlag, 2011. – 368 p.
62. Dobbs C. G. A study of growth rings in trees //Forestry: An International Journal of Forest Research. – 1953. – Т. 26. – №. 2. – С. 97-110.
63. Dobbs C. G. A STUDY OF GROWTH RINGS IN TREES: PART I. Review and Discussion of Recent Work //Forestry: An International Journal of Forest Research. – 1951. – Т. 24. – №. 1. – С. 22-35.

64. Dobbs C. G. A STUDY OF GROWTH RINGS IN TREES: PART II. A Ring Pattern in European Larch //Forestry: An International Journal of Forest Research. – 1952. – T. 25. – №. 2. – C. 104-125.
65. Dulamsuren, C. Response of tree-ring width to climate warming and selective logging in larch forests of the Mongolian Altai / C. Dulamsuren, M. Khishigjargal, C. Leuschner, M. Hauck // Journal of Plant Ecology. – 2013. – Vol. 7. – No. 1. – P. 24-38.
66. Easterling, D. R. Climate extremes: observations, modeling, and impacts / D. R. Easterling, G. A. Meehl, C. Parmesan, S. A. Changnon, T. R. Karl, L. O. Mearns // Science. – 2000. – Vol. 289. – No. 5487. – P. 2068-2074.
67. Eidem P. Badstua fra Istad i Slidre: en dendrokronologisk tidfesting. – 1955.
68. Eidem P. Om svingninger i tykkelsestilveksten hos gran (*Picea abies*) og furu (*Pinus silvestris*) i Trøndelag : дис. – Grieg, 1953.
69. Erlandsson S. Dendrochronological studies, report 23 //Stockholms Högskolas Geokronological Institute, Uppsala. – 1936.
70. Google карты [Электронный ресурс]. – Режим доступа : <https://www.google.ru/maps> (дата обращения: 28.07.19).
71. Gregory R. A., Wilson B. F. A comparison of cambial activity of white spruce in Alaska and New England //Canadian Journal of Botany. – 1968. – T. 46. – №. 6. – C. 733-734.
72. Holmes, R. L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement / R. L. Holmes // Tree-Ring Bulletin. – 1983. – No. 43. – P. 68-78.
73. Holmes, R. L. Dendrochronology Program Library – Users Manual [Электронный ресурс] / R. L. Holmes. – Tucson : Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona. – Updated September 1998
74. Huber B., Holdheide W. Jahrringchronologische Untersuchungen an Hölzern der bronzezeitlichen Wasserburg Buchau am Federsee //Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. – 1942. – T. 60. – №. 5. – C. 261-83.

75. Huber B., Jazewitsch W. Jahrringuntersuchungen an Pfahlbauholzern //Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung. – 1958. – T. 146. – №. 3. – C. 445-471.
76. Huber B., von Jazewitsch W. Tree-ring studies of the forestry-botany institutes of Tharandt and Munich. – 1956.
77. Hustich I. Correlation of the Tree-ring Chronologies of Alaska, Labrador and Northern Europe. – Verlag nicht ermittelbar, 1956.
78. Hustich I. The radial growth of the pine at the forest limit and its dependence on the climate. – Societas scientiarum fennica, 1945.
79. Jones E. W. Comment on I. Hustich //Nature. – 1947. – T. 160. – C. 479.
80. Knorre, A. A. Twentieth century trends in tree ring stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) of Larix sibirica under dry conditions in the forest steppe in Siberia / A. A. Knorre, R. T. W. Siegwolf, M. Saurer, O. V. Sidorova, E. A. Vaganov, A. V. Kirdyanov // Journal of Geophysical Research: Biogeosciences. – 2010. Vol. 115. – No. G3. – Article 002.
81. Kutscha N. P., Hyland F., Schwarzmann J. M. Certain seasonal changes in balsam fir cambium and its derivatives //Wood science and technology. – 1975. – T. 9. – №. 3. – C. 175-188.
82. Lyu, S. Different responses of Korean pine (*Pinus koraiensis*) and Mongolia oak (*Quercus mongolica*) growth to recent climate warming in northeast China / S. Lyu, X. Wang, Y. Zhang, Z. Li // Dendrochronologia. – 2017. – No. 45. – P. 113-122.
83. Mikola P. et al. On variations in tree growth and their significance to growth studies //Cammun. Inst. for. Fenn. – 1950. – T. 38. – №. 5.
84. Mikola P. Havumetsien viimeaikaisesta kehityksestä metsänrajaseudulla. – Metsätieteellinen tutkimuslaitos, 1952.
85. Mikola P. Tree-ring research in Finland. – 1956.
86. Mueller, B. Hot days induced by precipitation deficits at the global scale / B. Mueller, S. I. Seneviratne // PNAS. – 2012. – Vol. 109. – No. 31. – P. 12398-12403

87. Müller-Stoll H. Vergleichende Untersuchungen über die Abhängigkeit der-Jahrringfolge von Holzart, Standort und Klima. – 1951.
88. Myglan, V.S. and etc. A 2367- year tree-ring chronology for the Altai-Sayan region (Mongun-Taiga Mountain Massif) / V.S. Myglanand etc. // Archaeology Ethnology & Anthropology of Eurasia. – 2012. - №40. – p. 76-83.
89. Ording A. Studies on annual growth zones in spruce and pine //Rept. Norweg. Inst. Forestry. – 1941. – T. 25. – C. 7.
90. Panushkina, Irina P. and etc. Spatial-temporal variation of radial tree growth in relation to climate in the north of Middle Siberia / Irina P. Panushkina and etc // Dendrochronologia. – 1996. - №14. - P. 115-126.
91. Peltonen-Sainio, P. Rainfed crop production challenges under European highlatitude conditions / P. Peltonen-Sainio, L. Jauhiainen, T. Palosuo, K. Hakala, K. Ruosteenoja // Regional Environmental Change. – 2016. – Vol. 16. – No. 5. – P. 1521-1533.
92. Porter, J. R. Food security and food production systems / J. R. Porter, L. Xie, A. J. Challinor, K. Cochrane, S. M. Howden, M. M. Iqbal, D. B. Lobell, M. I. Travasso // IPCC. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. PartA: Global and Sectoral Aspects. – New York : Cambridge University Press, 2014. – P. 485-533.
93. Ren, P. Critical temperature and precipitation thresholds for the onset of xylogenesis of *Juniperus przewalskii* in a semi-arid area of the north-eastern Tibetan Plateau / P. Ren, S. Rossi, J. J. Camarero, A. M. Ellison, E. Liang, J. Peñuelas // Annals of Botany. – 2018. – Vol. 121. – No. 4. – P. 617-624.
94. Rosenzweig, C. Assessing agricultural risks of climate change in the 21st century in a global gridded crop model intercomparison / C. Rosenzweig, J. Elliott, D. Deryng, A. C. Ruane, C. Müller, A. Arneth, K. J. Boote, C. Folberth, M. Glotter, N. Khabarov, K. Neumann // PNAS. – 2014. – Vol. 111. – No. 9. – P. 3268-3273.
95. Rosenzweig, C. Increased crop damage in the US from excess precipitation under climate change / C. Rosenzweig, F. N. Tubiello, R. Goldberg, E.

Mills, J. Bloomfield // Global Environmental Change. – 2002. – Vol. 12. – No. 3. – P. 197-202.

96. Salisbury E. J., Jane F. W. Charcoals from Maiden Castle and their significance in relation to the vegetation and climatic conditions in prehistoric times //The Journal of Ecology. – 1940. – C. 310-325.

97. Schove D. J. Summer temperatures and tree-rings in North-Scandinavia AD 1461–1950 //Geografiska Annaler. – 1954. – T. 36. – №. 1-2. – C. 40-80.

98. Schove D. J. Tree rings and summer temperatures AD 1501–1930 //Scottish Geographical Magazine. – 1950. – T. 66. – №. 1. – C. 37-42.

99. Schove D. J., Lowther A. W. G. Tree-rings and medieval archaeology //Medieval Archaeology. – 1957. – T. 1. – №. 1. – C. 78-95.

100. Schweingruber, F. H. Tree-Ring: Basics and Applications of Dendrochronology / F. H.Schweingruber // Dordrecht: Reidel- 1988. – 276 p.

101. Schweingruber, F. H. Tree-Rings and Environment. Dendroecology / F. H. Schweingruber // Berne; Stuttgart; Vienna: Paul Haupt: Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research - 1996. – 609 p.

102. Skene K. G. M. Cytokinins in the xylem sap of grape vine canes: changes in activity during cold-storage //Planta. – 1972. – T. 104. – №. 1. – C. 89-92.

103. von Jazewitsch W. Beiträge zur Methodik der Jahrringchronologie //Holzforschung-International Journal of the Biology, Chemistry, Physics and Technology of Wood. – 1952. – T. 6. – №. 3. – C. 82-89.

104. von Jazewitsch W. Jahrringchronologie der Spessart-Buchen //Forstwissenschaftliches Centralblatt. – 1953. – T. 72. – №. 7-8. – C. 234-247.

105. Wilson B. F., Wodzicki T. J., Zahner R. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology. – 1966.

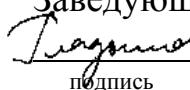
106. Yadav, R. R. Tree-ring footprints of drought variability in last ~300 years over Kumaun Himalaya, India and its relationship with crop productivity / R. R. Yadav, K. G. Misra, A. K. Yadava, B. S. Kotlia, S. Misra // Quaternary Science Reviews. – 2015. – No. 117. – P. 113-123.

ПРИЛОЖЕНИЕ А

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
 М. И. Гладышев
подпись инициалы, фамилия
«_____» 2020 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Построение древесно-кольцевой хронологии для *Pinus sylvestris*,
произрастающей в условиях Минусинской котловины

тема

06.04.01 «Биология»

код и наименование направления

06.04.01.02 «Физиология растений»

код и наименование магистерской программы

Научный руководитель


подпись, дата

проф. д-р биол. наук

Н. А. Гаевский

инициалы, фамилия

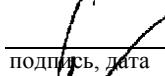
Выпускник


подпись, дата

Д. Р. Дергунов

инициалы, фамилия

Рецензент


подпись, дата

доцент, к. б. н.

А. Б. Сарангова

инициалы, фамилия

Красноярск 2020

